

Національна академія наук України
Державна установа «Інститут еволюційної екології НАН України»

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

КОВАЛЕНКО ПАВЛО АНДРІЙОВИЧ

УДК 574:575:579.2:595.7

ДИСЕРТАЦІЯ
**ОСОБЛИВОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ *BELGICA ANTARCTICA* JACOBS, 1900
(DIPTERA: CHIRONOMIDAE) В УМОВАХ ЗМІНИ КЛІМАТУ**

101 – Екологія
10 – Природничі науки

Подається на здобуття наукового ступеня **доктора філософії**

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

 **П.А. Коваленко**

Науковий керівник: **Горобчишин Володимир Анатолійович**
кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник відділу динаміки
популяцій Державної установи «Інститут еволюційної екології НАН України»

Київ – 2026

АНОТАЦІЯ

Коваленко П.А. Особливості популяцій *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera: Chironomidae) в умовах зміни клімату. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 101 – «Екологія». – Державна установа «Інститут еволюційної екології НАН України», Київ, 2026.

Актуальність дослідження. *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 – єдиний представник класу Insecta, що належить до ендемічної фауни наземних екосистем Антарктики. Нині ця хірономіда, як і інші аборигенні організми регіону, існує в умовах досить стрімкої відносно інших частин планети зміни клімату, зростання антропогенного впливу, формування нових міжвидових взаємодій із чужорідними видами та трансформації екосистем, які донедавна залишалися значною мірою ізольованими.

Здатність місцевих популяцій видів-екстремофілів адаптуватися до нових умов існування визначатиме подальші напрями їхнього розвитку, а також функціонування антарктичних екосистем загалом. Зміни екологічних умов можуть спричиняти як скорочення чисельності й ареалів окремих видів, так і розширення їхнього розповсюдження та зростання ролі в екосистемах. Тому для прогнозування наслідків глобальних змін довкілля та розроблення ефективних природоохоронних заходів необхідне всебічне вивчення екологічних, біогеографічних, морфологічних, генетичних, фізіологічних, біохімічних і фенологічних особливостей аборигенних видів Антарктики.

Попри те, що *Belgica antarctica* вважається перспективним модельним об'єктом для дослідження механізмів адаптації до екстремальних умов середовища та відносно детально вивчена на різних рівнях біологічної організації – від молекулярно-генетичного до популяційно-видового, низка важливих аспектів її біології

залишається недостатньо дослідженою. Зокрема, останнє масштабне дослідження ареалу *Belgica antarctica* було проведене понад 40 років тому, тоді як матеріал для аналізу хромосомного поліморфізму в природних популяціях востаннє зібрано понад 50 років тому. Крім того, до початку виконання цієї дисертаційної роботи були практично відсутні відомості про асоційований з видом мікробіом, його таксономічний склад, поширення потенційних ендосимбіонтів та можливі форми взаємодій із бактеріями, відомими як репродуктивні паразити членистоногих. Водночас результати досліджень морфометричної мінливості личинок із різних локалітетів та дані щодо наявності статевого диморфізму на личинковій стадії залишаються неоднозначними й подекуди суперечливими. Все це свідчить про необхідність уточнення сучасних уявлень щодо внутрішньовидової мінливості, структури популяцій, симбіотичних зв'язків та адаптаційного потенціалу *Belgica antarctica* в умовах сучасної зміни клімату.

Метою роботи було встановлення особливостей популяцій *Belgica antarctica* в умовах сучасної зміни клімату. Для досягнення поставленої мети було вирішено такі **завдання**: 1) дослідити та систематизувати наявні відомості щодо ареалу *Belgica antarctica* для подальшого аналізу впливу зміни клімату на її поширення; 2) з'ясувати варіативність морфометричних параметрів різних популяцій *Belgica antarctica*; 3) визначити особливості хромосомного поліморфізму популяцій *Belgica antarctica* у різних частинах Антарктичного регіону; 4) дослідити склад і структуру мікробних угруповань, асоційованих з *Belgica antarctica*. **Об'єктом дослідження** були популяції *Belgica antarctica*, а **предметом** – адаптації популяцій *Belgica antarctica* до виживання в умовах зміни клімату.

Матеріалом для дослідження слугували біологічні зразки, зібрані здобувачем під час сезонних експедицій до української антарктичної станції «Академік Вернадський» у 2021–2022 та 2023–2024 рр. у межах двох наукових стажувань, а також зразки, надані Державною установою Національний антарктичний науковий центр МОН України, зібрані учасниками ряду інших українських антарктичних

експедицій. Дозволи на збір і транспортування біологічного матеріалу в Антарктиці були надані Міністерством освіти і науки України.

Упродовж травня–липня 2022 р. здобувач пройшов стажування в Інституті біорізноманіття та екосистемних досліджень Болгарської академії наук (м. Софія, Болгарія), під час якого опанував методики виготовлення та аналізу препаратів політенних хромосом зі слинних залоз личинок і препаратів для дослідження морфометричної мінливості личинок хірономід.

Для виконання експериментальної частини дисертаційної роботи використано комплекс польових, морфологічних, цитогенетичних, молекулярно-генетичних і біоінформатичних методів. Збір матеріалу здійснено за допомогою екстаустера, пінцета, електратора Берлезе-Тулгренна та каскаду сит із різним діаметром вічок. Для камеральної обробки зразків, морфометричних досліджень та аналізу хромосомного поліморфізму застосовано методи світлової мікроскопії. Для дослідження мікробіому застосовано методи екстракції ДНК, полімеразної ланцюгової реакції, горизонтального гель-електрофорезу, штрихкодування ДНК та біоінформатичного аналізу. Статистичну обробку результатів виконано з використанням програмного середовища RStudio.

На підставі аналізу матеріалів, зібраних учасниками Українських антарктичних експедицій 2007–2025 рр., власних польових досліджень 2022–2024 рр. та літературних джерел уточнено сучасний ареал *Belgica antarctica*. Вид уперше виявлено у 67 локалітетах західного узбережжя Антарктичного півострова, зокрема в 11 материкових локалітетах та на 56 островах і скельних виходах. Найчастіше його виявляли в центральній частині ареалу, що охоплює архіпелаги Палмера та Вільгельма, а також північну частину берега Грея й берег Данко.

Попри наявні літературні відомості, *Belgica antarctica* не було виявлено у досліджених зразках із району острова Аделаїда. Водночас встановлено, що південна межа поширення виду знаходиться не на островах Реф'юдж, як вважалося раніше, а більш ніж на 220 км південніше – на острові Олександра I. Це свідчить про значно

ширший ареал виду, протяжність якого може досягати близько 1 200 км із північного сходу на південний захід.

Встановлено статистично достовірні відмінності між популяціями *Belgica antarctica* за низкою морфометричних параметрів личинок IV віку: ширина ментума, ширина центрального зубця ментума, ширина вентроментума, відстань між субментальними щетинками, довжина мандибул, ширина мандибул, відстань між субдентальними щетинками, довжина 1-го сегмента вусиків, довжина вусиків, довжина антенної пластинки, відстань від кільцевого органа до основи 1-го сегмента вусиків, довжина анальних щетинок, довжина супраанальних щетинок, довжина задніх паропод. Отримані результати свідчать про наявність вираженої міжпопуляційної морфометричної мінливості.

У личинок IV віку зафіксовано наявність низки аномалій будови структур головної капсули (ментум, мандибули та вусики). Їх виникнення може бути пов'язане як із проявами інбредної депресії в ізолюваних популяціях, так і з впливом несприятливих факторів середовища.

Не підтверджено можливість надійного розрізнення самців і самиць *Belgica antarctica* на личинковій стадії за дослідженими морфометричними характеристиками головної капсули. Аналіз розподілу ознак та результати методу головних компонент не виявили ознак бімодальності, що свідчило б про наявність статевого диморфізму.

Створено стандартну карту політенних хромосом слинних залоз личинок *Belgica antarctica*. У досліджених популяціях виявлено всі п'ять спадкових інверсій, описаних раніше, а також дві нові інверсії: на хромосомі III вдалося виявити інверсію D1 в ділянках 2–10, а на хромосомі II – в ділянках 9–11. Також було виявлено та описано 39 соматичних хромосомних перебудов та змін функціональної активності хромосом. Встановлено статистично достовірні відмінності між популяціями за частотами всіх незчеплених зі статтю спадкових інверсій ($p = 0,00009999$, критерій Фішера з моделюванням Монте-Карло, $B = 10\ 000$). Для частини інверсій виявлено

географічні кліни: частоти інверсій A та C зростали в напрямку на північ (від полюса), на противагу їм, частоти інверсії хромосоми I та інверсії D1 – у напрямку на південь (binomial GLM).

За допомогою біоінформатичного аналізу архівів повногеномних послідовностей у складі мікробіому *Belgica antarctica* виявлено 14 таксонів бактерій: чотири *Pseudomonas* spp., два *Arthrobacter alpinus*, *Janthinobacterium lividum*, *Serratia fonticola*, *Serratia plymuthica*, *Yersinia intermedia*, *Yersinia kristensenii*, *Neisseria* sp., *Humibacillus* sp. та *Pelomonas* sp. Методом штрихкодування ДНК встановлено наявність послідовностей *Wolbachia* spp. та двох інших бактерій-репродуктивних паразитів: *Rickettsia* spp. та *Cardinium* spp.

Наукова новизна одержаних результатів полягає в тому, що: 1) вперше за останні понад 40 років комплексно узагальнено сучасні дані щодо поширення *Belgica antarctica*; 2) вперше виявлено географічну клінальну мінливість хромосомного поліморфізму в популяціях виду, а також виявлено нові спадкові й соматичні хромосомні аберації; 3) вперше створено стандартну карту політенних хромосом виду; 4) вперше досліджено мікробіом *Belgica antarctica* та виявлено наявність у його складі ендосимбіонтів (бактерії родів *Wolbachia*, *Rickettsia* й *Cardinium*), які потенційно можуть впливати на статеву структуру популяцій комах; 5) вперше перевірено можливість визначення статевого диморфізму личинок IV віку *Belgica antarctica* за морфометричними показниками структур головної капсули із застосуванням методу головних компонент; 6) вперше описано вади розвитку окремих структур головної капсули личинок.

Практичне значення одержаних результатів полягає в: по-перше, можливості використання зібраного матеріалу для подальших досліджень екологічних, молекулярно-генетичних, каріологічних, цитологічних, мікробіомних, морфометричних особливостей популяцій *Belgica antarctica*; по-друге, використанні зібраних матеріалів у навчальному процесі під час підготовки фахівців екологічних та біологічних спеціальностей; по-третє, поглибленні розуміння механізмів адаптацій

наземних безхребетних до зміни клімату в Антарктиці на популяційному, морфологічному та хромосомному рівнях.

Усього за результатами виконання дисертаційної роботи здобувачем опубліковано **20** наукових публікацій, до числа яких входять: **10** статей у фахових наукових виданнях, в яких оприлюднено основні результати дисертації; **9** тез міжнародних наукових конференцій та симпозіумів, які засвідчують апробацію отриманих результатів. Крім того, до переліку додаткових робіт за темою дисертації включено **1** препринт, розміщений у загальнодоступному репозиторії BioRxiv з метою отримання експертних зауважень і рекомендацій перед поданням рукопису до рецензованого наукового журналу.

Ключові слова: кліматичні зміни, Diptera, *Belgica antarctica*, аборигенний вид, популяція, біогеографія, поширення, нові знахідки, морфологія, морфометрія, морфометричні характеристики, статевий диморфізм, хромосомний поліморфізм, мікробіом, штрихкодування ДНК

ANNOTATION

Kovalenko P.A. Population features of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera: Chironomidae) under climate change conditions. – The qualifying scientific work submitted as a manuscript.

The thesis for a Doctor of Philosophy scientific degree in the speciality 101 – “Ecology”. – Institute for Evolutionary Ecology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2026.

Research relevance. *Belgica antarctica* Jacobs, 1900, is the only representative of Insecta class for the endemic fauna of Antarctica’s terrestrial ecosystems. Currently, this chironomid, like other native organisms of the region, experiences rapid climate change compared to other parts of the planet, increasing anthropogenic impact, the emergence of new interspecific interactions with alien species, and the ecosystems’ transformation that until recently remained largely isolated. The ability of local populations of extremophile species to adapt to new conditions of existence will determine the further directions of their development, as well as the functioning of Antarctic ecosystems in general. Changes in ecological conditions can cause both a reduction in the number and habitats of individual species, and an expansion of their distribution and an increase in their role in ecosystems. Therefore, to predict the consequences of global environmental changes and develop effective conservation measures, a comprehensive study of the ecological, biogeographical, morphological, genetic, physiological, biochemical, and phenological features of native Antarctic species is necessary.

Despite the fact that *Belgica antarctica* is considered a promising model organism for studying the mechanisms of adaptation to extreme environmental conditions and has been studied in relative detail at various levels of biological organization, from molecular genetics to population level, a number of important aspects of its biology remain insufficiently studied. In particular, the last large-scale study of the range of *Belgica antarctica* was conducted over 40 years ago, while material for the analysis of chromosomal polymorphism

in natural populations was last collected over 50 years ago. In addition, prior to the start of this study, there was virtually no information on the species-associated microbiome, its taxonomic composition, the distribution of potential endosymbionts, and possible forms of interactions with bacteria known as reproductive parasites of arthropods. At the same time, the results of studies of morphometric variability of larvae from different localities and data on the presence of sexual dimorphism at the larval stage remain ambiguous and sometimes contradictory. All this indicates the need to clarify current ideas about intraspecific variability, population structure, symbiotic relationships, and adaptive potential of *Belgica antarctica* in the context of modern climate change.

The current **work aimed** to establish the population characteristics of *Belgica antarctica* under the conditions of modern climate change. To achieve this goal, a number of **tasks** were solved: 1) to study and systematize the available information on the *Belgica antarctica* range for further analysis of the impact of climate change on its distribution; 2) to clarify the variability of morphometric parameters of different populations of *Belgica antarctica*; 3) to determine the features of chromosomal polymorphism of *Belgica antarctica* populations in different parts of the Antarctic region; 4) to investigate the composition and structure of microbial communities associated with *Belgica antarctica*. The **object** of the study was *Belgica antarctica* populations, and the **subject** was the adaptation of *Belgica antarctica* populations to survival under climate change.

The material for the study was biological samples collected by the applicant during seasonal expeditions to the Ukrainian Akademik Vernadsky Station in 2021–2022 and 2023–2024 within the framework of two scientific internships, as well as samples provided by the State Institution National Antarctic Scientific Center of the Ministry of Education and Science of Ukraine, collected by participants of a number of other Ukrainian Antarctic expeditions. Permits for the collection and transportation of biological material in Antarctica were granted by the Ministry of Education and Science of Ukraine.

During May–July 2022, the applicant underwent an internship at the Institute of Biodiversity and Ecosystem Research at Bulgarian Academy of Sciences (Sofia, Bulgaria),

during which he gained experience in the methods of preparing and analyzing polytene chromosome slides from the salivary glands of larvae and preparations for studying the morphometric variability of chironomid larvae.

To perform the experimental part of the thesis, a complex of field, morphological, cytogenetic, molecular genetic, and bioinformatics methods was used. The material was collected using an exhaustor, tweezers, a Berlese-Tullgren funnel, and a cascade of sieves with different mesh diameters. Light microscopy methods were used for laboratory processing of samples, morphometric studies, and analysis of chromosomal polymorphism. To study the microbiome, DNA extraction methods, polymerase chain reaction, horizontal gel electrophoresis, DNA barcoding, and bioinformatics analysis were used. Statistical processing of the results was performed using the RStudio software.

Based on the analysis of materials collected by participants of the Ukrainian Antarctic Expeditions from 2007 to 2025, the author's own field research conducted during 2022–2024, and analysis of literary sources, the current range of *Belgica antarctica* has been clarified. The species was recorded for the first time in 67 localities of the western coast of the Antarctic Peninsula: in 11 localities on the mainland and on 56 islands and rocky outcrops. It was most often found in the central part of the range, including the Palmer and Wilhelm archipelagos, as well as the northern part of the Graham Coast and the Danco Coast.

Despite the available literature, *Belgica antarctica* was not found in the samples from the Adelaide Island area. At the same time, it was found that the southern limit of the species' distribution is not on the Refuge Islands, as previously thought, but more than 220 km south, on Alexander Island. This indicates a much wider range of the species, which may extend for approximately 1,200 km along a northeast-southwest axis.

Statistically significant differences were established between populations of *Belgica antarctica* in a number of morphometric parameters of fourth-instar larvae: width of the mentum, width of the central mentum tooth, width of the ventromentum, distance between submental setae, length of mandibles, width of mandibles, distance between submental setae, length of the 1st antennal segment, length of antennal segments, length of

antennal plate, distance from the ring organ to the base of the 1st antennal segment, length of anal setae, length of supraanal setae, length of posterior parapods. The obtained results indicate the presence of pronounced interpopulational morphometric variability.

In fourth-instar, a number of malformations of the structure of the head capsule structures (mentum, mandibles, and antennae) were recorded. Their occurrence may be associated both with manifestations of inbreeding depression in isolated populations and with the influence of adverse environmental factors.

The possibility of reliably distinguishing males and females of *Belgica antarctica* at the larval stage based on the studied morphometric characteristics of the head capsule was not confirmed. Analysis of the distribution of traits and the results of the principal component analysis did not reveal signs of bimodality, which would indicate the presence of sexual dimorphism.

A standard polytene chromosome map of the salivary glands of *Belgica antarctica* larvae was created. All five previously described hereditary inversions, as well as two new inversions, were detected in the studied populations: on chromosome III, the D1 inversion was detected in sections 2–10, and on chromosome II, in sections 9–11. 39 somatic chromosomal rearrangements and changes in the functional activity of chromosomes were also detected and described. Statistically significant differences between populations in the frequencies of all sex-unlinked inherited inversions were established ($p = 0.00009999$, Fisher's exact test with Monte Carlo simulation, $B = 10,000$). Geographic clines were found for some of the inversions: the frequencies of inversions A and C increased towards the north (from the pole); in contrast, the frequencies of chromosome I inversion and D1 inversion increased towards the south (binomial GLM).

Using bioinformatic analysis of archives of whole-genome sequences, 14 taxa of bacteria were identified in the *Belgica antarctica* microbiome: four *Pseudomonas* spp., two *Arthrobacter alpinus*, *Janthinobacterium lividum*, *Serratia fonticola*, *Serratia plymuthica*, *Yersinia intermedia*, *Yersinia kristensenii*, *Neisseria* sp., *Humibacillus* sp., and

Pelomonas sp. DNA barcoding revealed the presence of *Wolbachia* spp sequences and two other bacterial reproductive parasites: *Rickettsia* spp. and *Cardinium* spp.

The **scientific novelty** lies in: 1) for the first time in the last 40 years, modern data on the distribution of *Belgica antarctica* have been comprehensively summarized; 2) for the first time, geographic clinal variability of chromosomal polymorphism in populations of the species has been identified, as well as new hereditary and somatic chromosomal aberrations have been identified; 3) for the first time, a standard map of polytene chromosomes of the species has been created; 4) for the first time, the microbiome of *Belgica antarctica* has been studied and the presence of endosymbionts (bacteria of the genera *Wolbachia*, *Rickettsia* and *Cardinium*) in its composition has been identified, which can potentially affect the sexual structure of insect populations; 5) for the first time, the possibility of detecting sexual dimorphism of *Belgica antarctica* fourth-instar larvae by morphometric characteristics of head capsule structures using the principal component analysis has been tested; 6) for the first time, malformations of the head capsule structures and mouth parts of larvae have been described.

The **practical significance** lies in: firstly, the possibility of using the collected material for further research into the ecological, molecular genetic, karyological, cytological, microbiome, and morphometric features of *Belgica antarctica* populations; secondly, the use of the collected materials in the educational process during the training of specialists in ecological and biological specialties; thirdly, deepening the understanding of the mechanisms of adaptation of terrestrial invertebrates to climate change in Antarctica at the population, morphological, and chromosomal levels.

In total, based on the results of the thesis, the applicant published **20** scientific publications, including **10** articles in peer-reviewed scientific publications, which published the main results of the dissertation; **9** abstracts of international scientific conferences and symposia, the presentation and discussion of the results at international scientific meeting. In addition, the list of additional works on the topic of the thesis includes **1** preprint posted

on the publicly available repository BioRxiv to receive expert comments and recommendations before submitting the manuscript to a peer-reviewed scientific journal.

Key words: climatic changes, Diptera, *Belgica antarctica*, native species, population, biogeography, distribution, new records, morphology, morphometry, morphometric characteristics, sexual dimorphism, chromosome polymorphism, microbiome, DNA barcoding

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Наукові публікації, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації

1. **Kovalenko, P.** (2024). Chromosomal polymorphism of *Belgica antarctica* populations: possible links on ecology and geography. *Ukrainian Antarctic Journal*, 22(2), 198–218. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.2.2024.737>. Наукове фахове видання України, індексується у Scopus, Q3.

2. **Kovalenko, P.**, Serga, S., Einor, D., Gorobchyshyn, V., Trokhymets, V., Protsenko, O., & Kozeretska, I. (2022). Unsupervised learning for detection of possible sexual dimorphism in larvae of *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera, Chironomidae). *Czech Polar Reports*, 12(1), 1–14. <https://doi.org/10.5817/CPR2022-1-1>. Періодичне наукове фахове видання держави-члена ЄС, індексується у Scopus і Web of Science, Q3. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, камеральна обробка, вимірювання морфометричних параметрів, статистична обробка, інтерпретація отриманих результатів, написання, редагування та оформлення рукопису.*

3. **Kovalenko, P.**, Trokhymets, V., Parnikoza, I., Protsenko, Y., Salganskiy, O., Dzhulai, A., Dykyu, I., Nabokin, M., Kozeretska, I., & Gorobchyshyn, V. (2021). Current status of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera: Chironomidae) distribution by the data of Ukrainian Antarctic Expeditions. *Ukrainian Antarctic Journal*, (2), 76–93. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.2.2021.679>. Наукове фахове видання України, індексується у Scopus, Q4. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, розробка концепції дослідження, камеральна обробка, ідентифікація видової належності, аналіз та інтерпретація результатів, підготовка додатків, написання, редагування та оформлення рукопису.*

4. Ihtimanska, M. K., **Kovalenko, P. A.**, Michailova, P. V., & Parnikoza, I. Yu. (2023). Larval morphology of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) from central part of the maritime Antarctic and deformities found in the larvae. *Zootaxa*, 5311(3), 405–416. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5311.3.5>. Періодичне

наукове фахове видання держави-члена ОЕСР, індексується у Scopus і Web of Science, Q2. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, збір та фіксація зразків, визначення видової належності, проведення вимірювань морфометричних параметрів, статистична обробка, підготовка рисунків, написання, редагування та оформлення рукопису.*

5. Kozeretska, I., Serga, S., **Kovalenko, P.**, Gorobchyshyn, V., & Convey, P. (2022). *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae): A natural model organism for extreme environments. *Insect Science*, 29(1), 2–20. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12925>. Закордонне періодичне наукове фахове видання, індексується у Scopus і Web of Science, Q1. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, візуалізація, написання, редагування та оформлення рукопису.*

6. Maistrenko, O. M., Serga, S. V., **Kovalenko, P. A.**, & Kozeretska, I. A. (2023). Bacteria associated with the Antarctic endemic insect *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera Chironomidae). *Cytology and Genetics*, 57(3), 207–212. <https://doi.org/10.3103/S0095452723030064>. [Also published in Ukrainian as: *Цитологія і генетика*, 57(3), 3–9.] Наукове фахове видання України, індексується у Scopus і Web of Science, Q4. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, камеральна обробка зразків, виділення ДНК, виявлення цільових бактеріальних послідовностей методом ПЛР, участь у виконанні біоінформатичного аналізу, інтерпретація отриманих результатів, візуалізація, написання, редагування та оформлення рукопису.*

7. Michailova, P., Ilkova, J., **Kovalenko, P. A.**, Gorobchyshyn, V. A., Kozeretska, I. A., & Convey, P. (2021). External morphology of larvae of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera, Chironomidae) obtained from two locations in maritime Antarctica. *Insects*, 12(9). <https://doi.org/10.3390/insects12090792>. Періодичне наукове фахове видання держави-члена ОЕСР, індексується у Scopus і Web of Science, Q1. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, визначення видової належності,*

статистична обробка даних, інтерпретація отриманих результатів, візуалізація, редагування та оформлення рукопису.

8. Michailova, P., Ilkova, J., **Kovalenko, P.**, Dzhulai, A., & Kozeretska, I. (2021). Long-term retainment of some chromosomal inversions in a local population of *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera, Chironomidae). *Czech Polar Reports*, 11(1), 16–24. <https://doi.org/10.5817/CPR2021-1-3>. Періодичне наукове фахове видання держави-члена ЄС, індексується у Scopus і Web of Science, Q3. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, ідентифікація видової належності зразків, інтерпретація отриманих результатів, візуалізація, редагування та оформлення рукопису.*

9. Michailova, P., **Kovalenko, P. A.**, Serga, S., Parnikoza, I., Kozeretska, I., & Convey, P. (2023). A chromosome map of *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera: Chironomidae) from Antarctica, including chromosome variability. *Antarctic Science*, 35(5), 328–344. <https://doi.org/10.1017/S0954102023000202>. Періодичне наукове фахове видання держави-члена ОЕСР, індексується у Scopus і Web of Science, Q2. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, збір, камеральна обробка та фіксація матеріалу, приготування препаратів слинних залоз, аналіз хромосомного поліморфізму, участь у статистичній обробці та інтерпретації результатів, візуалізація, написання, редагування та оформлення рукопису.*

10. Serga, S., **Kovalenko, P. A.**, Maistrenko, O. M., Deconninck, G., Shevchenko, O., Iakovenko, N., Protsenko, Y., Susulovsky, A., Kaczmarek, Ł., Pavlovskaya, M., Convey, P., & Kozeretska, I. (2024). *Wolbachia* in Antarctic terrestrial invertebrates: Absent or undiscovered? *Environmental Microbiology Reports*, 16(6). <https://doi.org/10.1111/1758-2229.70040>. Періодичне наукове фахове видання держави-члена ОЕСР, індексується у Scopus і Web of Science, Q1. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою, формування набору даних для аналізу, участь у*

біоінформатичному аналізі, інтерпретація отриманих даних, візуалізація, написання, редагування та оформлення рукопису.

Наукові публікації, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

1. **Коваленко, П.А.**, Серга, С.В., Горобчишин, В.А., Трохимець, В.М., Ейно́р, Д.Ю., & Козерецька, І.А. (2021). Морфометрична мінливість личинок *Belgica antarctica* (Diptera, Chironomidae) острова Пітерман. *Зоологія в сучасному світі: виклики XXI століття* (Київ, Україна, 1–3 червня, 2021; с. 80). Київ: Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: <http://mail.izan.kiev.ua/IZAN90-abstracts.pdf>. *Особистий внесок здобувача: виконання експериментальної частини, написання та оформлення тез доповіді, підготовка презентації, представлення роботи.*

2. **Коваленко, П.А.**, Серга, С.В., Горобчишин, В.А., & Козерецька, І.А. (2021). Не дрозофілою єдиною: *Belgica antarctica* – модельний організм для вивчення механізмів пристосування до глобальних змін клімату. *VII Міжнародна конференція «Дрозофіла в експериментальній генетиці та біології»* (Одеса, Україна, 9–10 вересня, 2021; с. 36–40). Одеса: Одеський національний університет імені І. І. Мечникова. *Особистий внесок здобувача: написання та оформлення тез доповіді, підготовка презентації, представлення роботи.*

3. **Kovalenko, P.A.**, Gorobchishin, V.A., & Kozeretska, I.A. (2019). Modern genetic studies of *Belgica antarctica* (Diptera, Chironomidae) / Сучасні генетичні дослідження *Belgica antarctica* (Diptera, Chironomidae). *IX International Antarctic Conference Dedicated to the 60th anniversary of the signing of the Antarctic Treaty in the name of peace and development of international cooperation* (Kyiv, Ukraine, May 14–16, 2019; pp. 67–69). Kyiv: State Institution National Antarctic Scientific Center of Ukraine, Ministry of Education and Science of Ukraine. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: <http://uac.gov.ua/international-cooperation/mak/mak-2019/>. *Особистий внесок*

здобувача: написання та оформлення тез доповіді, підготовка презентації, представлення роботи.

4. **Kovalenko, P.A.**, Iarovy, O.O., Gorobchyshyn, V.A., Parnikoza, I.Yu., & Kozeretska, I.A. (2023). Influence of ornithogenic environmental load on the number density of Antarctic invertebrates. *XI International Antarctic Conference dedicated to the 160th anniversary of the birth of Volodymyr Vernadsky – the first president of the Ukrainian Academy of Sciences, founder of the study of Noosphere* (Kyiv, Ukraine, May 10–12, 2023; pp. 40–41). Kyiv: State Institution National Antarctic Scientific Center of Ukraine, Ministry of Education and Science of Ukraine. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: http://uac.gov.ua/wp-content/uploads/2023/05/Book-of-Abstracts_IAC-11_2023_.pdf.

Особистий внесок здобувача: виконання експериментальної частини, написання та оформлення тез доповіді, підготовка презентації, представлення роботи.

5. **Kovalenko, P.**, Michailova, P., Ihtimanska, M., Serga, S., Maistrenko, O., Convey, P., & Kozeretska, I. (2024). Cytogenetic features and associated microbiome of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera: Chironomidae). *22nd International Symposium on Chironomidae* (Niš, Serbia, June 17–19, 2024; p. 33). Niš: Faculty of Sciences and Mathematics, University of Niš. ISBN 978-86-6275-160-7. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: <https://isc22.mondorama-kongresi.rs/files/downloads/book-of-abstracts.pdf>. Особистий внесок здобувача: написання та оформлення тез доповіді, підготовка презентації, представлення роботи.

6. **Kovalenko, P.**, Michailova, P., Ilkova, J., Maistrenko, O., Einor, D., Serga, S., Protsenko, Y., Protsenko, O., Gorobchyshyn, V., Kozeretska, I., & Convey, P. (2022). *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae) as a natural model organism in Antarctica. *10th SCAR Open Science Conference “Antarctica in a Changing World”* (Online/Hyderabad, India, August 1–10, 2022; p. 599, Abstract No. 471). ISBN 978-0-948277-64-1. National Centre for Polar and Ocean Research (NCPOR), an autonomous organization under the Ministry of Earth Sciences (MoES), Government of India. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: <https://scar.org/~documents/conferences/scar-open-science->

conferences/abstracts/scar-open-science-conference-2022-abstracts?layout=default.

Особистий внесок здобувача: написання та оформлення тез доповіді, підготовка презентації, представлення роботи.

7. **Kovalenko, P.**, Michailova, P., & Kozeretska, I. (2025). Chromosomal polymorphism of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera, Chironomidae): Revealed patterns. *XII International Antarctic Conference “Antarctica at the cutting edge of planetary change”* (Kyiv, Ukraine, May 13–14, 2025; pp. 16–17). Kyiv: State Institution National Antarctic Scientific Center of Ukraine, Ministry of Education and Science of Ukraine. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: http://uac.gov.ua/wp-content/uploads/2025/05/Book-of-Abstracts_12_IAC_2025_27.05.2025.pdf. *Особистий внесок здобувача: написання та оформлення тез доповіді, підготовка презентації, представлення роботи.*

8. **Kovalenko, P.**, Serga, S., Michailova, P., Ilkova, J., Parnikoza, I., Gorobchyshyn, V., Einor, D., Protsenko, O., Protsenko, Yu., & Kozeretska, I. (2022). Antarctic midge *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae): Species distribution and some genetic features. *28th International Polar Conference “Polar Regions, Climate Change and Society”* (Potsdam, Germany, 01–05 May, 2022; p. 76). Potsdam: German Society for Polar Research. ISSN 1866-3192. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: https://epic.awi.de/id/eprint/55943/1/BzPM_0762_2022.pdf. *Особистий внесок здобувача: написання та оформлення тез доповіді, підготовка постера.*

9. **Kovalenko, P.A.**, Serga, S.V., Salganskiy, O.O., & Kozeretska, I.A. (2021). Analysis of mtDNA haplotypes in *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera, Chironomidae) populations. *X International Antarctic Conference dedicated to the 25th Anniversary of raising of the National Flag of Ukraine at the Ukrainian Antarctic Akademik Vernadsky station* (Kyiv, Ukraine, May 11–13, 2021; p. 46). Kyiv: State Institution National Antarctic Scientific Center of Ukraine, Ministry of Education and Science of Ukraine. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: <http://uac.gov.ua/wp-content/uploads/2021/05/Abstracts-X-IAC-2021.pdf>. *Особистий внесок здобувача:*

написання та оформлення тез доповіді, підготовка презентації, представлення роботи.

Наукові публікації, які додатково відображають наукові результати дисертації

1. **Kovalenko, P.**, Pavlovska, M., Prekrasna-Kviatkovska, Y., Puhovkin, A., & Kozeretska, I. (2025). *The microbiome of Antarctica's endemic chironomid midge: From general microbial community to endosymbiotic bacteria*. BioRxiv. <https://doi.org/10.64898/2025.12.13.694143>. [Препринт]. *Особистий внесок здобувача: виділення ДНК, візуалізація, оформлення даних, інтерпретація отриманих результатів, написання та оформлення рукопису.*

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ	2
ANNOTATION.....	8
СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ	14
ЗМІСТ	21
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ	24
ВСТУП.....	25
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ	34
1.1. Особливості Антарктики як середовища існування наземних безхребетних ...	34
1.2. <i>Belgica antarctica</i> : історія відкриття та близькоспоріднені види.....	36
1.3. Екологічні особливості та ареал <i>Belgica antarctica</i>	38
1.4. Особливості життєвого циклу <i>Belgica antarctica</i>	40
1.5. Морфологічні особливості <i>Belgica antarctica</i>	43
1.6. Геномні та цитогенетичні особливості <i>Belgica antarctica</i>	45
1.7. Адаптації <i>Belgica antarctica</i> до несприятливих факторів навколишнього середовища.....	49
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ	54
2.1. Збір матеріалу для досліджень	54
2.2. Визначення екологічних умов навколишнього середовища	56
2.3. Аналіз хромосомного поліморфізму личинок <i>Belgica antarctica</i>	57
2.4. Створення препаратів для аналізу морфометричної мінливості личинок <i>Belgica antarctica</i>	60
2.5. Світлова мікроскопія, мікрофотографії та обробка зображень	60
2.6. Аналіз мікробіому <i>Belgica antarctica</i>	61
2.7. Статистичний аналіз	63
2.8. Використання інструментів штучного інтелекту	65
РОЗДІЛ 3. СУЧАСНИЙ АРЕАЛ <i>Belgica antarctica</i>	67

3.1. Південні Шетландські острови.....	69
3.2. Берег Данко та прилеглі острови.....	73
3.3. Архіпелаг Палмера.....	77
3.4. Берег Грея та прилеглі острови.....	81
3.5. Район берегів Лубе та Фальєра, острів Аделаїда з навколишніми островами	103
3.6. Інші частини західного узбережжя Антарктичного півострова.....	108
3.7. Проблеми виявлення потенційних змін ареалу <i>Belgica antarctica</i>	111
3.8. Біотичні особливості середовища існування <i>Belgica antarctica</i>	113
РОЗДІЛ 4. МОРФОМЕТРИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЛИЧИНОК <i>Belgica antarctica</i>	120
4.1. Зовнішня морфологія личинок <i>Belgica antarctica</i>	120
4.2. Міжпопуляційна мінливість личинок <i>Belgica antarctica</i> за зовнішніми морфологічними ознаками	126
4.3. Можливість визначення статі у личинок <i>Belgica antarctica</i> за морфометричними особливостями головної капсули.....	131
4.4. Аномалії будови окремих структур головної капсули личинок <i>Belgica antarctica</i>	137
РОЗДІЛ 5. ЦИТОГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ <i>Belgica antarctica</i> ..	143
5.1. Каріотип <i>Belgica antarctica</i>	143
5.2. Спадкові хромосомні аберації	148
5.3. Соматичні хромосомні аберації та функціональні зміни структури хромосом	156
5.4. Зв'язок хромосомного поліморфізму виду з окремими екологічними факторами	166
РОЗДІЛ 6. МІКРООРГАНІЗМИ-СИМБІОНТИ <i>Belgica antarctica</i>	174
6.1. Мікроорганізми, пов'язані з <i>Belgica antarctica</i>	174

6.2. Питання наявності <i>Wolbachia</i> та інших репродуктивних паразитів у мікробіомі <i>Belgica antarctica</i>	179
ВИСНОВКИ.....	187
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	189
ДОДАТКИ.....	238

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

ПЛР – полімеразна ланцюгова реакція

мтДНК – мітохондріальна дезоксирибонуклеїнова кислота

МГК – метод головних компонентів

МГЕ – мобільні генетичні елементи

рРНК – рибосомальна рибонуклеїнова кислота

БТШ – білки теплового шоку

УАЕ – Українська антарктична експедиція

BR – кільце Бальбіані (англ. Balbiani ring)

NOR – Ядерцевий організатор (англ. Nucleolus organizer region)

ВСТУП

Екосистема Антарктики відома як одна з найбільш ізольованих та екстремальних для живих організмів на планеті. Серед безхребетних представників її ендемічної фауни є єдиний вид комах *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera: Chironomidae) (Kozeretska et al., 2022). Цей товкуновий комар поширений вздовж західного узбережжя Антарктичного півострова та прилеглих островів (Західна Антарктика) (Usher & Edwards, 1984; Convey & Block, 1996; Chown & Convey, 2016). Існування *B. antarctica* в унікальних умовах довкілля сформувало в нього комплекс адаптацій, який становить значний інтерес для дослідників. Крім того, регіон, у якому вид поширений, належить до тих, де зміна клімату відбувається одними з найшвидших темпів на Землі (Turner et al., 2014; Bargagli, 2020). А зважаючи на можливість вирощувати цих комах у лабораторних умовах та накопичення значної кількості знань про них, Kozeretska et al. (2022) запропонували розглядати цей вид як модельний.

З часу відкриття та першого опису цього виду на межі XIX–XX століть і до сьогодні він залишається об'єктом активних наукових досліджень. Попри значну кількість наукових робіт, присвячених адаптаціям *B. antarctica* на генно-молекулярному, хромосомному, фізіологічному та інших рівнях (Kozeretska et al., 2022), зберігається ряд прогалин у розумінні окремих аспектів його пристосувань до екстремальних умов середовища. Зокрема, дотепер недостатньо досліджено мікробіом *B. antarctica*, у тому числі можливість його інфікування відомими облігатними ендосимбіонтами членистоногих із інших регіонів світу, зокрема бактеріями роду *Wolbachia* Hertig, 1936.

Крім того, окремі напрями досліджень, такі як вивчення хромосомного поліморфізму різних популяцій цього виду, започатковані понад 60 років тому (Martin, 1962) та продовжені наприкінці 1970-х років (Atchley & Davis, 1979), фактично не отримали подальшого розвитку. Обидві роботи були зосереджені на

аналізі особин, зібраних лише з локалітетів, що охоплюють незначну частину ареалу комахи. Тому, навіть без урахування потенційних змін частот відомих хромосомних інверсій в уже досліджених популяціях, актуальним залишається аналіз популяцій *B. antarctica* з інших частин ареалу. Досі також не визначені фактори навколишнього середовища, які впливають на виникнення та частоту хромосомних аберацій.

Подібна ситуація невизначеності зберігається і з вивченням еколого-морфологічних особливостей цієї комахи, систематичні дослідження яких фактично не проводилися з 1970-х–1980-х років (Atchley & Hilburn, 1979; Sugg et al., 1983; Usher & Edwards, 1984). Наявні публікації містять суперечливі відомості, зокрема щодо наявності статевого диморфізму личинок за довжиною головної капсули. Водночас недостатньо з'ясовано є й міжпопуляційна варіабельність розмірних характеристик структур головної капсули личинок, особливо в контексті їхнього зв'язку з екологічними чинниками, такими як орнітогенний вплив, географічна широта та довгота, а також локальні умови середовища.

У другій половині минулого століття здійснювалися спроби узагальнення наявних на той час даних щодо ареалу *B. antarctica* (Gressitt, 1967b; Janetschek, 1970; Usher & Edwards, 1984). Проте якщо північна межа поширення виду є добре встановленою і проходить через острів Елефант (Південні Шетландські острови) (Usher & Edwards, 1984), то південна межа ареалу досі не визначена остаточно. Це зумовлено наявністю непідтверджених припущень, висунутих Usher and Edwards (1984) щодо можливого поширення виду на південніші острови архіпелагу Терра-Фірма, а також повідомленням британського дослідника Пітера Конвея про знахідку єдиної особини на острові Олександра I (Kozeretska et al., 2022). Крім того, протягом останніх кількох десятиліть не здійснювався цілеспрямований моніторинг локалітетів щодо наявності *B. antarctica* як у межах раніше відомих місцезнаходжень виду, так і на територіях, де його присутність раніше не фіксувалася. Така ситуація істотно обмежує можливості оцінки сучасного стану ареалу виду та його просторової динаміки в умовах кліматичних змін.

Протягом останніх кількох десятиліть інформація про наявність *B. antarctica* в окремих локалітетах формувалася майже винятково на підставі випадкових знахідок особин під час досліджень, не пов'язаних безпосередньо з аналізом ареалу виду. При цьому такі збори були зосереджені переважно в околицях лише двох антарктичних наукових станцій: американської «Палмер» та української «Академік Вернадський», що істотно обмежує уявлення про реальний просторовий розподіл виду.

Окреслені вище прогалини в знаннях потребують заповнення також у зв'язку з тим, що регіон, у якому *B. antarctica* є ендеміком, зазнає чи не найінтенсивнішого впливу кліматичних змін на планеті (Turner et al., 2014; Convey & Peck, 2019; Bargagli, 2020). Крім того, щороку зростає туристичне навантаження на екосистеми Антарктичного півострова та прилеглих островів (Chwedorzewska et al., 2020; Bargagli, 2020; Yevchun et al., 2021a). Додатково слід враховувати й опосередкований антропогенний вплив, який виходить за межі регіону: зокрема, Devlin et al. (2025) виявили сліди мікропластику в личинках *B. antarctica*, хоча наразі тільки у невеликої їх частки і в низьких концентраціях. Водночас в Антарктиці фіксується зростання кількості чужорідних видів, що потенційно змінює структуру локальних екосистем і може прямо чи опосередковано впливати на ендемічну фауну (Hughes et al., 2020; Chwedorzewska et al., 2020; Bokhorst et al., 2021; Leihy et al., 2023).

Отже, комплексне вивчення адаптацій *B. antarctica* в умовах кліматичних змін і зростаючого антропогенного впливу є необхідним для обґрунтованого прогнозування перспектив виживання цього виду, а також для поглибленого розуміння механізмів пристосування організмів-екстремофілів до швидкозмінних умов довкілля.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами, грантами. Дисертацію було виконано в рамках трьох тем науково-дослідних робіт та однієї науково-технічної програми:

1. НДР № 0117U004318 «Структурно-функціональні показники змін біологічних систем, як основа ведення моніторингу». Термін виконання роботи здобувачем: 2020–2021 рр.

2. НДР № 0122U002153 «Вплив глобальних змін клімату на популяції окремих представників рослинного і тваринного світу». Термін виконання роботи здобувачем: 2022–2023 рр.

3. НДР № 0125U000528 «Екологічна індикація стану біотопів із використанням модельних представників біоти в умовах антропогенної трансформації екосистем». Термін виконання роботи здобувачем: 2025–2026 рр.

4. Державна цільова наукову-технічна програма проведення досліджень в Антарктиці на 2011–2027 роки. Постанова Кабінету Міністрів України № 1002 від 03.11.2010 року (остання редакція від 01.01.2026). Термін виконання роботи здобувачем: 2022–2026 рр.

Мета і завдання дослідження. Мета роботи: встановити особливості популяцій *B. antarctica* в умовах сучасної зміни клімату. Для досягнення поставленої мети було виконано такі завдання:

1) дослідити та систематизувати наявні відомості щодо ареалу *B. antarctica* для подальшого аналізу впливу зміни клімату на її поширення;

2) з'ясувати варіативність морфометричних параметрів різних популяцій *B. antarctica*;

3) визначити особливості хромосомного поліморфізму популяцій *B. antarctica* у різних частинах Антарктичного регіону;

4) дослідити склад і структуру мікробних угруповань, асоційованих з *B. antarctica*.

Об'єкт дослідження: популяції *B. antarctica*.

Предмет дослідження: адаптації популяцій *B. antarctica* до виживання в умовах зміни клімату.

Методи дослідження. Матеріал було зібрано методом еклектування, за допомогою промивання субстрату дистильованою водою на каскаді сит із різним діаметром комірок, а також методом індивідуального збору з використанням ексгаустера та пінцета. Розбір та фіксація матеріалу, а також визначення видової

належності проводилися за допомогою світлових стереомікроскопів Bresser Advance ICD 10-160x (Німеччина), MICROmed XS-6320 (Китай), Olympus SZX12 (Китай) та МБС-10 (СРСР). Частину матеріалу було зафіксовано у 96% етиловому спирті, частину – в суміші 96% етилового спирту та крижаної оцтової кислоти у співвідношенні 3:1. Морфометричні вимірювання проводили під світловим стереомікроскопом Zeiss Axio Scope A1 (Німеччина) з вимірювальною шкалою та під'єднаною до нього камерою Jenoptik Progress MF Cool (Німеччина). Екстрагували ДНК за допомогою спеціальних наборів для екстракції ДНК. Ампліфікацію фрагментів ДНК здійснювали методом ПЛР із використанням специфічних праймерів. Отримані фрагменти відправляли для подальшого секвенування методом Сенгера до комерційних лабораторій. Для аналізу мікробіому застосовували метод штрихкодування ДНК (використано праймери 515F та 806R), а також інструментарій mOTU3, Kraken2 (“Standard” v. 6/5/2024), NCBI-класифікатора, FLASH (v1.2.7), QIIME2 (v2019.7), Uparse (v7.0.1090), Silva SSU Ref NR 99 (v.138). Для отримання препаратів політенних хромосом препарували слинні залози личинок, фарбували їх розчином 2% ацетоорсеїну та промивали розчином 10% молочної кислоти. Отримані препарати аналізували за допомогою світлового мікроскопа Zeiss Axio Scope A1 (Німеччина), оснащеного цифровою камерою та комп'ютерною системою аналізу зображень. Програмне забезпечення RStudio (v. 2024.04.2+764) було використане для статистичної обробки даних.

Наукова новизна отриманих результатів. Вперше за останні понад 40 років комплексно узагальнено сучасні дані щодо ареалу *B. antarctica*, що створює підґрунтя для подальшого оцінювання та моніторингу його динаміки під впливом кліматичних трансформацій у наземних екосистемах Антарктики.

Вперше встановлено географічну клінальність хромосомного поліморфізму в популяціях *B. antarctica* як прояв адаптивної відповіді виду на просторову та кліматичну гетерогенність наземних екосистем Антарктичного регіону. Виявлено нові спадкові та соматичні аберації політенних хромосом личинок IV віку, а також

зміни їхньої функціональної активності, що можуть бути пов'язані з дією екологічних стресових факторів.

Вперше створено стандартну карту політенних хромосом виду, що може полегшити подальший аналіз хромосомного поліморфізму *B. antarctica*.

Вперше досліджено мікробіом *B. antarctica*. Зокрема, проаналізовано можливість інфікування *B. antarctica* ендосимбіотичними бактеріями, які здатні впливати на репродукцію членистоногих, а саме: *Wolbachia*, *Rickettsia* da Rocha-Lima, 1916, *Spiroplasma* Saglio et al., 1973, “*Candidatus Cardinium*” Zchori-Fein et al., 2004 (часто позначають *Cardinium*) та *Arsenophonus* Gherna et al., 1991, як складову екологічних взаємодій на мікробіальному рівні та вказано наявність у складі мікробіому комахи бактерій родів *Wolbachia*, *Rickettsia* й *Cardinium*.

Вперше перевірено можливість визначення статевого диморфізму личинок IV віку *B. antarctica* за морфометричними показниками структур головної капсули із застосуванням аналізу головних компонент, що в перспективі розширює підходи до популяційно-екологічних досліджень виду.

Вперше виявлено та описано низку вад розвитку елементів ротового апарату та інших структур головної капсули личинок IV віку *B. antarctica*, які можуть розглядатися як морфологічні індикатори впливу несприятливих екологічних та кліматичних чинників.

Практичне значення отриманих результатів. Під час виконання роботи зібрано матеріал, який можна використовувати для подальших екологічних, молекулярно-генетичних, каріологічних, цитологічних, морфометричних, мікробіологічних досліджень. Крім того, отримані зразки можуть застосовуватися як наочний матеріал у навчальному процесі для студентів та аспірантів екологічних і біологічних спеціальностей.

Отримані результати сприяють поглибленню розуміння механізмів адаптації живих організмів, зокрема наземних безхребетних, до змін клімату в Антарктичному регіоні на популяційному, хромосомному та морфологічному рівнях.

Особистий внесок здобувача. У процесі виконання роботи здобувачем було особисто виконано:

- пошук, опрацювання та критичний аналіз наукових джерел за темою дисертації;
- опанування та застосування комплексу методів, необхідних для проведення експериментальної частини та аналізу отриманих даних;
- збір біологічного матеріалу, його камеральну обробку та первинний аналіз;
- виконання експериментальної частини досліджень, зокрема виділення ДНК, проведення ПЛР-аналізу, виготовлення препаратів політенних хромосом зі слинних залоз та препаратів структур головної капсули личинок IV віку;
- аналіз особливостей ареалу, хромосомного поліморфізму, морфометричної мінливості личинок та мікробіому *B. antarctica*;
- статистичний аналіз та інтерпретацію отриманих даних;
- написання та оформлення тексту дисертації.

Апробація матеріалів дисертації. Результати дисертаційної роботи було апробовано на дев'яти міжнародних наукових конференціях та симпозіумах: як закордонних, так і проведених в Україні.

Проведені за кордоном наукові конференції та симпозіуми, на яких було представлено матеріали дисертаційної роботи:

- 1) 28th International Polar Conference “Polar Regions, Climate Change and Society” (м. Потсдам, Німеччина, 1–5 травня 2022 р.);
- 2) 10th SCAR Open Science Conference “Antarctica in a Changing World” (м. Гайдерабад, Індія (відбулася онлайн), 1–10 серпня 2022 р.);
- 3) 22nd International Symposium on Chironomidae (ISC22) (м. Ниш, Сербія, 17–19 червня 2024 р.);

Проведені в Україні наукові конференції, на яких було апробовано матеріали дисертаційної роботи:

- 1) IX Міжнародна антарктична конференція, присвячена 60-річчю підписання Договору про Антарктику в ім'я миру та розвитку міжнародної співпраці (м. Київ, 14–16 травня 2019 р.);
- 2) X Міжнародна Антарктична Конференція, присвячена 25-річчю підняття Державного прапора України на українській антарктичній станції «Академік Вернадський» (м. Київ, 11–13 травня 2021 р.);
- 3) Зоологія в сучасному світі: виклики XXI століття (м. Київ, 1–3 червня 2021 р.);
- 4) VII Міжнародна конференція «Дрозофіла в експериментальній генетиці та біології» (м. Одеса, 9–10 вересня 2021 р.);
- 5) XI Міжнародна Антарктична конференція, присвячена 160-річчю з дня народження В.І. Вернадського – першого президента Української академії наук, засновника вчення про ноосферу (м. Київ, 10–12 травня 2023 р.);
- 6) XII Міжнародна Антарктична конференція «Антарктика на вістрі планетарних змін» (м. Київ, 13–14 травня 2025 р.).

Підтвердженням апробації є опубліковані тези у співавторстві у відповідних збірниках зазначених вище наукових конференцій та симпозіумів (додаток А).

Структура та обсяг дисертації. До складу дисертаційної роботи входять анотація українською та англійською мовами, зміст, перелік умовних скорочень, вступ, шість розділів (у чотирьох із яких висвітлено результати експериментальної частини роботи), висновки, список використаних джерел (містить 360 джерел, серед яких 359 латиницею), додатки. Дисертація має загальний обсяг 311 сторінок, у тому числі 164 сторінки, на яких вміщено основну частину роботи. Роботу ілюструють 35 рисунків, 14 таблиць та 12 додатків.

Подяки. Висловлюю щиру подяку своєму науковому керівникові, Горобчишину Володимирі Анатолійовичу за всебічну допомогу при виконанні та оформленні цієї роботи. Сердечно дякую Козерецькій Ірині Анатоліївні (Державна установа Національний антарктичний науковий центр МОН України) за неоціненну підтримку та надані консультації. Вельми дякую співробітникам Інституту

біорізноманіття та екосистемних досліджень Болгарської академії наук (Institute of Biodiversity and Ecosystem Research at Bulgarian Academy of Sciences), особливо Параскеві Михайловій, а також Мілі Іхтіманській та Юлії Ілковій за навчання методикам виготовлення препаратів та аналізу політених хромосом і морфометричної мінливості головної капсули хірономід. Гречно дякую Пітеру Конвею (Британська антарктична служба, British Antarctic Survey) за надану важкодоступну наукову літературу. Глибоко вдячний Парнікозі Івану Юрійовичу, Павловській Марії Олексіївні, Прекрасній-Квятковській Євгенії Петрівні (Державна установа Національний антарктичний науковий центр МОН України), Серзі Світлані Валеріївні (Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна), Майстренку Олександрю (Королівський Нідерландський інститут морських досліджень, Тексель, Нідерланди), Ейнору Даніелю (Університет Південної Кароліни, Колумбія, США) та іншим співавторам наукових публікацій за надану допомогу в організації експериментальної частини та аналізі отриманих даних. Щиро дякую учасникам українських антарктичних експедицій, а також екіпажам криголаму «Ноосфера» та яхти «Сельма» за допомогу і технічну підтримку у зборі зразків. Також уклінно дякую Трохимцю Владлену Миколайовичу, Дикому Ігорю Васильовичу, Єрмоленку Сергію Вадимовичу, Салганському Олександрю Олексійовичу, Пуговкіну Антону Юрійовичу, Джулаю Артему Олександровичу, Дзиндрі Марті Іванівні, Готову Сергію Володимировичу, Набокіню Михайлу Віталійовичу та Ткаченку Вадиму Вадимовичу – учасникам українських антарктичних експедицій, які зібрали й разом з Державною установою антарктичний науковий центр МОН люб'язно надали біологічні зразки, які були використані на додачу до зібраних власноруч під час виконання роботи.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Особливості Антарктики як середовища існування наземних безхребетних

Антарктичний регіон, що включає материк, вкритий на понад 99,5% льодовиками, прилеглі острови та води південніше 60° південної широти, відповідно до численних наукових досліджень, вважається територією з одними з найбільш екстремальних умов для існування живих організмів на нашій планеті. На додачу, Антарктида разом із навколишніми островами є ізольованою від решти материків водами Південного океану, в межах якого функціонує потужна течія Західних вітрів. Найближчий материк – Південна Америка, відокремлений від Антарктичного півострова приблизно 1 000 км протоки Дрейка, а Африка та Австралія знаходяться за понад 4 000 км (Rogers et al., 2012; Convey, 2013; Walton, 2013; Convey et al., 2014; Convey & Biersma, 2024).

Наземні екосистеми Антарктики характеризуються надзвичайно низьким рівнем структурної складності, біомаси та видовим різноманіттям. Найбільша концентрація біорізноманіття зустрічається вздовж Антарктичного півострова та окремих прибережних районів, представлених окремими оазами на материку, або островами, що розташовані на невеликій висоті над рівнем моря. У межах цих територій у теплий сезон регулярно відбувається танення снігового покриву, що створює тимчасові сприятливі умови для розвитку наземних екосистем (Kozieretska et al., 2022; Convey & Biersma, 2024). Більшість таких безльодовикових ділянок мають невелику площу та розташовані переважно на значній відстані одна від одної – від десятків до сотень кілометрів (Convey & Biersma, 2024). Вони ізольовані водами океану (які до того ж сезонно замерзають), гірськими масивами або постійними льодовиками (Bergstrom & Chown, 1999; Convey, 2013). Найбільшими вільними від льодовиків територіями є долини-оази Сухі Долини, площею декілька сотень квадратних кілометрів, що знаходяться на Землі Вікторії (Kozieretska et al., 2022; Convey & Biersma, 2024).

Більшість наземних територій Антарктики класифікують як холодні пустелі з надзвичайно низькою кількістю опадів. Значна частина вологи втрачається внаслідок інтенсивних процесів абляції, що істотно обмежує надходження атмосферної води до наземних екосистем (Convey & Biersma, 2024). Загалом же, доступність рідкої води є одним із головних лімітуючих факторів біорізноманіття в антарктичних наземних екосистемах (Convey et al., 2014).

Вільні від льоду під час теплого сезону, переважно невеликі за площею території здебільшого населяють мікроорганізми, дрібні безхребетні та нижчі рослини (Block et al., 2009; Convey, 2013; Convey et al., 2014). Загалом, наземні екосистеми Антарктики характеризуються не лише низьким рівнем біорізноманіття (Kozeretska et al., 2022), а й значною часткою видів-ендемів (Convey et al., 2020). Основу видового багатства наземних безхребетних регіону Прибережної Антарктики становлять кліщі – понад 100 видів (Pugh, 1993); ногохвістки (колемболи) – близько 20 видів (Greenslade, 1995; Protsenko et al., 2025); тихоходки – понад 75 видів (Kaczmarek et al., 2020); коловертки – понад 150 видів (Fontaneto et al., 2015); нематоди – більше 65 видів (Velasco-Castrillón & Stevens, 2014). Разом із тим, серед комах у наземних екосистемах Антарктики відомо лише два аборигенні види двокрилих з родини Chironomidae: *B. antarctica* і *Parochlus steinenii* (Gercke, 1889), які є єдиними представниками цієї групи, пристосованими до життя в умовах цього регіону (Convey & Block, 1996; Chown & Convey, 2016; Kozeretska et al., 2022).

Варто також зазначити, що Антарктика належить до регіонів, у яких упродовж останніх десятиліть фіксуються одні з найшвидших темпів кліматичних змін на планеті (Turner et al., 2014; Convey & Peck, 2019; Bargagli, 2020; Convey, 2020; Bokhorst et al., 2021). На додачу, впродовж останніх десятиліть спостерігається суттєве зростання туристичної активності, що посилює антропогенний тиск на локальні екосистеми регіону (Bargagli, 2020; Chwedorzewska et al., 2020; Yevchun et al., 2021a). Більше того, попри вжиті заходи, в регіоні збільшується кількість чужорідних видів (Hughes et al., 2015, 2020, 2025; Chwedorzewska et al., 2020). Відповідно, зазначені

чинники зумовлюють швидкі та часто незворотні зміни антарктичних екосистем (Convey & Peck, 2019; Bargagli, 2020).

Поєднання перелічених природних та антропогенних особливостей в Антарктиці формують специфічні умови для організмів, що її населяють, і робить цей регіон важливою природною моделлю для дослідження адаптаційних процесів у аборигенних видів (Kozeretska et al., 2022).

1.2. *Belgica antarctica*: історія відкриття та близькоспоріднені види

Під час Бельгійської антарктичної експедиції на яхті «Belgica» протягом 1897–1899 років Еміль Раковіце в наземних біотопах вздовж протоки Жерлаш зібрав імаго та личинок безкрилих комах, які невдовзі були описані в праці Jacobs (1900). Автор відніс цю комаху, яка в наші дні є найбільшим вільноживучим наземним безхребетним організмом фауни Антарктики, до роду *Belgica* Jacobs, 1900 (Diptera: Chironomidae) (Kozeretska et al., 2022).

Станом на сьогодні до роду *Belgica* відносять два види: *Belgica antarctica* Jacobs (1900) – ендемік західного узбережжя Антарктичного півострова та прилеглих островів (Convey & Block, 1996; Kovalenko et al., 2021b), а також *Belgica albipes* (Séguin, 1965) – ендемік субантарктичних островів Крозе в Південному океані (Séguin, 1965; Serra-Tosio, 1982; Hullé et al., 2018; Hullé & Vernon, 2021). Останній вид спочатку було описано в межах іншого, нині невалідного роду *Protobelgica* Séguin, 1965, після чого його таксономічне положення було переглянуто, й він був перенесений до роду *Belgica* (Serra-Tosio, 1982). Екологічні та біологічні дослідження, присвячені *B. albipes*, є поодинокими, внаслідок чого цей вид залишається недостатньо вивченим (Hullé et al., 2018).

Іншим можливим близьким до *B. antarctica* видом є *Eretmoptera murphyi* Schaeffer, 1914 (Cranston, 1985; Kozeretska et al., 2022). Припускається, що між *B. antarctica* та *Eretmoptera murphyi* відбулася дивергенція приблизно 49 млн років тому, після відокремлення від близькоспорідненого роду *Clunio* Haliday, 1855 68,5 млн

років тому (Allegrucci et al., 2006). На основі аналізу двох генетичних маркерів (гена, що кодує 28S рРНК, та гена *cox1* мтДНК) Allegrucci et al. (2012) встановили, що за ними *Eretmoptera murphyi* достатньо близька до *B. antarctica* та *B. albipes*. При цьому за результатами молекулярного аналізу *B. antarctica* виявилася ближчою до *Eretmoptera murphyi*, ніж до *B. albipes*, у зв'язку з чим автори запропонували перенести *Eretmoptera murphyi* з роду *Eretmoptera* Kellogg, 1900 до роду *Belgica* (Allegrucci et al., 2012). Проте ця таксономічна пропозиція наразі не отримала офіційного визнання через брак подальших комплексних морфологічних та генетичних досліджень (Kozeretska et al., 2022).

Сьогодні загальноприйнятим є припущення, що *Eretmoptera murphyi* була палеоендеміком субантарктичного острова Південна Джорджія, а її потрапляння на острів Сігні (Південні Оркнейські острови) відбулося внаслідок випадкового занесення. Ймовірними шляхами інтродукції вважають або порушення заходів біобезпеки під час завезення судинних рослин разом із ґрунтом у 1967 році, або діяльність китобійної станції у 1930-х роках (Convey & Block, 1996). Вперше на острові Сігні цю хірономіду було ідентифіковано на початку 80-х років минулого століття (Block et al., 1984). Зараз цей вид вважається інвазійним для Антарктики (Bartlett et al., 2020, 2023).

Раніше ще один вид, *Telmatogeton magellanicus* (Jacobs, 1900), був віднесений до роду *Belgica*. Цей вид лише нещодавно був повторно виявлений і детально досліджений (Lorenz Simões et al., 2020). Станом на сьогодні він поширений у локалітетах вздовж каналу Бігля та на Фолклендських островах (Nondula et al., 2004; Lorenz Simões et al., 2020).

Підсумовуючи вищевикладене, на сьогодні відомо три види хірономід, близьких до *B. antarctica*: субантарктичний маловивчений ендемік островів Крозе *B. albipes*, субантарктичний та інвазійний для Антарктики *Eretmoptera murphyi* та маловивчений аборигенний для Фолклендських островів і крайнього півдня Південної

Америци *Telmatogeton magellanicus*. Ступінь філогенетичної спорідненості між усіма чотирма видами залишається відкритим питанням.

1.3. Екологічні особливості та ареал *Belgica antarctica*

Belgica antarctica є звичним представником наземних антарктичних екосистем, вона тісно пов'язана з рослинними угрупованнями, до складу яких входять мохоподібні, наземні зелені водорості та судинні рослини (Convey & Block, 1996; Dykyy et al., 2012; Parnikoza & Kozeretska, 2020). Личинки зустрічаються у дрібних водоймах із зеленими водоростями (Wirth & Gressitt, 1967; Harada et al., 2014), у куртинах мохів та в ризосфері трави *Deschampsia antarctica* É.Desv., 1854 (щучник антарктичний), разом із нітрофільною водорістю *Prasiola crispa* (Lightfoot) Kützing, 1843 (празіола гребінчаста) (Peckham, 1971), а також у ціанобактеріальних матах сезонних струмків (Richard et al., 1994; Dykyy et al., 2012). Найбільшу щільність особин цього виду зафіксовано в мохових ценозах, збагачених органічними рештками (Gressitt, 1967b; Sugg et al., 1983; Dykyy et al., 2012; Potts et al., 2020).

Ареал цього виду охоплює Південні Шетландські острови та західну частину Антарктичного півострова з прилеглими островами (Peckham et al., 1971; Usher & Edwards, 1984; Convey & Block, 1996; Allegrucci et al., 2006; Harada et al., 2014). Стосовно південної межі поширення *B. antarctica* слід зауважити, що, хоча нині загальновизнаною вважають острови Реф'юдж (-68,35°, -67,13°; затока Маргарет) (Usher & Edwards, 1984; Convey & Block, 1996; Kovalenko et al., 2021b), проте Usher and Edwards (1984) припустили, що ця комаха може зустрічатися й дещо південніше – на островах Терра-Фірма. Крім того, британський науковець Пітер Конвей виявив одну личинку в зразку вологого моху зі ще більш південного острова Олександра І (локалітет -69,366667°, -71,845000°) (Kozeretska et al., 2022), що збігається з найпівденнішими знахідками двох аборигенних для Антарктики видів судинних рослин: *Deschampsia antarctica* та *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl., 1831 (перлинниця антарктична) (Convey et al., 2011). Станом на сьогодні найпівнічнішою

межею ареалу *B. antarctica* вважається острів Елефант (-61,17°, -55,23°; Південні Шетландські острови) (Usher & Edwards, 1984). Слід зауважити, що цю комаху досі не було виявлено на Південних Оркнейських островах (Kozeretska et al., 2022).

Незважаючи на те, що загалом межі ареалу виду відомі, за останні 40 років не проводилися систематичні дослідження, спрямовані на його уточнення і наповнення. Крім того, значна кількість згадок про цей вид, особливо за останні два десятиліття, зосереджена поблизу американської антарктичної станції «Палмер» у радіусі близько 5 км, що є мізерною частиною ареалу *B. antarctica*. Тому важливо проводити дослідження у ширшому колі локалітетів у межах усього ареалу виду для розуміння можливих змін його поширення під впливом кліматичних трансформацій, а також туристичної та наукової діяльності людини в регіоні. Особливо зважаючи на те, що зміни поширення видів часто пов'язані з їхньою здатністю адаптуватися до змін навколишнього середовища (Nunney, 2016).

Живиться *B. antarctica* лише на личинковій стадії. Личинки споживають широкий спектр харчових ресурсів: детрит рослинного походження, водорості, гриби, мікроорганізми (Strong, 1967; Baust & Edwards, 1979; Sugg et al., 1983; Usher & Edwards, 1984; Rinehart et al., 2006; Dykyy et al., 2012; Harada et al., 2014), що дозволяє розглядати їх як важливу ланку кругообігу речовин у наземних антарктичних екосистемах. Втім для повного розуміння місця виду в трофічній мережі наземних екосистем Антарктики сьогодні бракує даних щодо організмів, які можуть житися *B. antarctica*. Ймовірними хижаками можуть бути деякі види кліщів, які зустрічаються в Антарктиці; оскільки деякі з них, наприклад *Gamasellus racovitzai* (Trouessart, 1903), полюють на ногохвісток (Dykyy et al., 2012).

У контексті міжвидових взаємодій також нерозкритим залишається питання симбіотичних зв'язків *B. antarctica* з мікроорганізмами. Лише в одній праці, присвяченій вивченню мікробних угруповань, асоційованих *Alaskozetes antarcticus* (Michael, 1903) (цікаво, що обидва види часто співіснують разом в наземних екосистемах Антарктики), в обговоренні згадується відсутність у протестованих

особин цієї хірономіди репродуктивного паразита *Wolbachia*, проте деталей не наведено (Holmes et al., 2019). Слід підкреслити, що мікроорганізми загалом є важливими для адаптацій організмів-хазяїв, зокрема комах, з якими перебувають у симбіозі, до умов існування, впливати на їхні фізіологічні процеси, репродуктивні особливості, можуть викликати захворювання та знижувати життєздатність, бути задіяними у процесах живлення, детоксикації, захисті від широкого спектру абіотичних та біотичних екологічних факторів навколишнього середовища (McFall-Ngai et al., 2013; Douglas, 2015; Bang et al., 2018; Kolodny et al., 2020; Sela & Halpern, 2022; Chabanol & Gendrin, 2024; Haider et al., 2025). Добре відомо, що зміна клімату та антропогенна діяльність здатні впливати на мікробіом комах (Graber & Moreau, 2026).

Зважаючи на це, для більш точного прогнозування перспектив подальшого виживання *B. antarctica* та здатності виду пристосуватись до змін клімату, необхідно розуміти склад мікробіому виду та можливу форму міжвидових біотичних взаємовідносин між *B. antarctica* та конкретними мікроорганізмами.

1.4. Особливості життєвого циклу *Belgica antarctica*

Як типовий представник двокрилих, цей вид проходить повне перетворення (яйце, личинка, лялечка, імаго) (Convey & Block, 1996; Harada et al., 2014; Finch et al., 2020). Життєвий цикл *B. antarctica* є значно довшим порівняно з більшістю інших представників родини Chironomidae ряду Diptera і триває два роки (Sugg et al., 1983; Usher & Edwards, 1984; Convey & Block, 1996; Dykyu et al., 2012). Такий пролонгований розвиток є типовим для полярних безхребетних (Convey, 1996; Søvik, 2002, 2003; Rinehart et al., 2006). Ймовірно, подовження часу розвитку в умовах дефіциту тепла та енергетичних ресурсів є не стільки адаптивним пристосуванням, скільки наслідком загального зниження метаболічних темпів (Kozeretska et al., 2022).

Слід додати, що тривалість розвитку *B. antarctica* може істотно змінюватися залежно від мікрокліматичних умов (Sugg et al., 1983). Відомо, що за температури

близько $+4^{\circ}\text{C}$ ембріональний розвиток триває приблизно 16 діб, водночас експериментально показано, що підвищення температури до $+13^{\circ}\text{C}$ скорочує тривалість ембріонального розвитку до 10 діб (Harada et al., 2014). Личинкова стадія є найтривалішою, складається з чотирьох віків (Usher & Edwards, 1984); така її властивість характерна для родини Chironomidae (Bartlett et al., 2019b; Finch et al., 2020). Метаморфоз зазвичай триває близько одного місяця під час кінця весни – першої половини літа (Martin, 1962).

Цікаво, що *B. antarctica* має здатність переживати несприятливий зимовий період кількома фазами розвитку: наприклад, лялечками (Wirth & Gressitt, 1967) та всіма чотирма личинковими стадіями (Sugg et al., 1983; Yoshida et al., 2025), що є нетиповим для більшості безхребетних і вказує на відсутність еволюційної переваги єдиної стадії, здатної перезимовувати (Convey, 1996). Yoshida et al. (2025) виявили, що ця комаха може перезимовувати завдяки здатності входити в діапаузу.

Для *B. antarctica* відомі й варіації фенології. Так, імаго *B. antarctica* зазвичай зустрічаються протягом теплого сезону, вони активні на поверхні субстрату, рослинності та скель, переважно за теплої ясної погоди. На цій стадії розвитку, яка зазвичай триває лише 1–2 тижні, особини не живляться (Sugg et al., 1983; Usher & Edwards, 1984; Convey & Block, 1996, Rinehart et al., 2006; Finch et al., 2020). Але через незвично ранню весну 2006 року стався більш ранній вихід імаго (Schulte et al., 2008). Ймовірно, відмінності у фенології *B. antarctica* зумовлені географічною варіабельністю популяцій і впливом міжрічних кліматичних флуктуацій (Kozeretska et al., 2022). Водночас значна частина аспектів впливу абіотичних чинників на динаміку розвитку цього комара-дзвінця залишається недостатньо з'ясованою, особливо в умовах природних екосистем, де температурні зсуви поєднуються з іншими стресорами середовища.

У природних популяціях *B. antarctica* спостерігається переважання кількості дорослих самців, хоча у лабораторних умовах співвідношення статей близьке до 1:1 (Wirth & Gressitt, 1967; Sugg et al., 1983). Відомо, що в природі самці заляльковуються

на кілька днів раніше, ніж самки, проте імаго обох статей з'являються майже одночасно (Sugg et al., 1983). У лабораторних встановлено, що умовах тривалість життя самців зазвичай є більшою, тоді як самиці гинуть невдовзі після відкладання єдиної кладки, оскільки процес яйцекладки супроводжується механічним ушкодженням черевця (Harada et al., 2014). Можливо, коротша тривалість життя самиць частково пояснює відхилення статевого співвідношення у польових популяціях (Kozeretska et al., 2022).

Парування відбувається незабаром після виходу імаго, часто в групах, один самець може купулювати кілька разів (Edwards & Baust, 1981). Приблизно через добу після парування самиці відкладають одну кладу у вигляді компактного скупчення (30–60 яєць), оточеного гігроскопічним желатиноподібним білковим гелем, аналогічно до кладок яєць *Eretmoptera murphyi* (Strong, 1967; Edwards & Baust, 1981; Convey, 1992; Harada et al., 2014; Bartlett et al., 2019a). Цей гель не лише запобігає зневодненню, а й може слугувати додатковим поживним середовищем для личинок, крім того, він виконує терморегуляційну функцію, оберігаючи ембріони від перегрівання. У його складі ідентифіковано вітелогенін, білки сироватки личинок та аполіпофорин (Finch et al., 2020), що свідчить про складні фізіологічні адаптації виду до екстремальних умов Антарктики (Kozeretska et al., 2022).

Незапліднені самиці відкладають яйця через 5–7 діб після появи з пупаріїв за температури від +6 до +7°C, проте розвиток таких яєць, на відміну від *Eretmoptera murphyi*, для якої характерний партеногенез, не відбувається, що свідчить про відсутність цієї форми розмноження в *B. antarctica* (Edwards & Baust, 1981; Cranston, 1985; Convey & Block, 1996; Bartlett et al., 2019b; Kozeretska et al., 2022).

Попри певні труднощі, низці дослідників вдалося успішно підтримувала життєздатність личинок *B. antarctica* у лабораторних умовах протягом кількох місяців (Benoit et al., 2007b; Harada et al., 2014; Finch et al., 2020; Yoshida et al., 2025). Harada et al. (2014) отримали імаго *in vitro*, а Finch et al. (2020) вдалося забезпечити спаровування та відкладання запліднених яєць із подальшим розвитком личинок. Для

транспортування з природного середовища до лабораторій зазвичай збирають личинок разом із природним субстратом (мохи, детрит, водорості) і утримують за температури близько $+4^{\circ}\text{C}$ при режимі освітлення 18 годин світла / 6 годин темряви з регулярним зволоженням субстрату (Benoit et al., 2007b; Harada et al., 2014; Finch et al., 2020; Kozeretska et al., 2022). У лабораторних умовах розвиток ембріонів триває понад два тижні, але лише близько 15% яєць розвиваються в життєздатні личинки (Harada et al., 2014).

Загалом, особливості життєвого циклу *B. antarctica* відображають комплекс адаптацій до екстремальних умов Антарктики, зокрема значне подовження розвитку, здатність входити в діапаузу, перезимовувати на кількох стадіях розвитку. Втім залишається недостатньо з'ясованим, яким чином сучасні кліматичні зміни в Антарктиці впливатимуть на фенологію, репродуктивний успіх і довготривалу стабільність популяцій цього виду.

1.5. Морфологічні особливості *Belgica antarctica*

Дослідження морфології личинок *B. antarctica* мають понад столітню історію: перші описи були здійснені ще на початку XX століття (Rübsaamen, 1906; Roubaud, 1907; Keilin, 1912, 1913). У середині минулого століття личинок виду було повторно описано з уточненням деяких діагностичних ознак (Torres, 1953). Подальші публікації переважно містили лише стислий опис морфології личинок без детальних ілюстрацій або анатомічних схем (Wirth & Gressitt, 1967; Peckham, 1971; Atchley & Hilburn, 1979).

Atchley and Hilburn (1979) інтерпретували відмінності у розмірах головної капсули як прояв статевого диморфізму. Водночас Sugg et al. (1983) зазначали, що середні розміри капсули голови можуть варіювати також під впливом локальних абіотичних чинників і умов існування. Більш повний опис будови ротового апарата та варіацій довжини головної капсули личинок в різних популяціях наведено у роботі Usher and Edwards (1984), автори також не виключають вплив умов навколишнього середовища на морфометричні параметри личинок цього виду.

Личинки IV віку досягають довжини 5–7 мм, іноді до 8 мм (Wirth & Gressitt, 1967; Usher & Edwards, 1984; Michailova et al., 2021b). За даними Atchley and Hilburn (1979), личинки самиць, як правило, більші за личинок самців.

Будова личинок є типовою для роду *Belgica*: три грудних і вісім черевних сегментів, більш інтенсивно забарвлених дорзально (Usher & Edwards, 1984). Стать личинки IV віку можна визначити за наявністю гонадного зачатку та специфічної гетерозиготної інверсії D у самців (Atchley & Davis, 1979), проте цей спосіб не дозволяє зберегти личинку живою і не може бути застосованим у польових умовах.

Лялечки *B. antarctica* дещо менші за личинок IV віку, із білуватою головою, зігнутими ногами, розташованими поблизу головного кінця тіла. Черевце звужене, статеві органи вільні. На завершальних етапах метаморфозу чітко видно очі й зачатки крил, що мають відносно більші розміри, ніж у дорослих особин (Wirth & Gressitt, 1967; Kozeretska et al., 2022).

Дорослі особини *B. antarctica* темного забарвлення (від темно-бурого до чорного), із дещо світлішою головою та антенами. Самки більші за самців: довжина тіла самиць становить 1,5–3,2 мм, самців – 1,6–2,5 мм (Wirth & Gressitt, 1967). Вусики самців довші, очі мають більше фасеток (35–44 проти 29–33 у самиць) (Meyer-Rochow & Reid, 1994). Також стать імаго можна легко визначити за будовою геніталій, які детально описано Wirth and Gressitt (1967).

Загалом, попри наявність ряду досліджень, присвячених морфології *B. antarctica*, залишаються дискусійними питання щодо можливості визначити стать личинок за розмірами та формою хітинізованих структур головної капсули. Крім того, незрозуміло, чи зустрічаються в личинок вади розвитку ротового апарату саме як відповідь на несприятливі умови навколишнього середовища, що трапляються в інших представників родини Chironomidae (Bird et al., 1995; Bisthoven et al., 1998a, 1998b; Servia et al., 2000). Вивчення таких відхилень може мати важливе значення для оцінки стану популяцій *B. antarctica* в умовах кліматичних змін та зростаючого антропогенного навантаження в Антарктиці.

1.6. Геномні та цитогенетичні особливості *Belgica antarctica*

Каріотип *B. antarctica* $2n = 6$ (Martin, 1962; Atchley & Davis, 1979), як у представника підродини Orthoclaadiinae (Bauer & Beermann, 1952; Michailova, 1980; 2022). Для більшості представників інших підродин родини Chironomidae характерний каріотип $2n = 8$ (Martin et al., 1974).

Як і більшість хірономід, *B. antarctica* має добре розвинені політенні хромосоми у клітинах слинних залоз личинок (Martin, 1962; Atchley & Davis, 1979). Проте ці хромосоми мають відносно невеликі розміри, що значно ускладнює їхній цитогенетичний аналіз (Atchley & Davis, 1979). Найкоротшою з них є хромосома I, у якій чітко візуалізується кільце Бальбіані, розташоване приблизно на чверті її довжини від одного кінця, а також ядерцевим організатором поблизу центру. Хромосома II відзначається медіальною зтяжкою, також асоційованою з NOR, і темною субтермінальною смугою, тоді як хромосома III – найдовша, має субтермінальний NOR і позбавлена чітких субтермінальних темних ділянок (Atchley & Davis, 1979).

Дослідження хромосомного поліморфізму *B. antarctica* проводилися на основі аналізу політенних хромосом слинних залоз личинок четвертого віку (Martin, 1962; Atchley & Davis, 1979). У результаті було описано шість гетерозиготних інверсій: одну в хромосомі I, дві у хромосомі II та три у хромосомі III (Atchley & Davis, 1979). При цьому, статистично достовірних зв'язків між рівнем гетерозиготності за інверсіями та фізико-хімічними параметрами середовища (рН, електропровідністю, вмістом органічних речовин і структурою рослинного покриву) авторами виявлено не було.

Як і в інших видів Diptera (Garcia & Valente, 2018), у *B. antarctica* частоти хромосомних перебудов можуть змінюватися під впливом колонізації нових біотопів або зміни умов середовища (Kozeretska et al., 2022). Але після класичних робіт 1960–1970-х років політенні хромосоми цього виду не досліджувалися детально, а сучасний

стан його хромосомного поліморфізму в різних регіонах ареалу залишається невідомим. Дані щодо каріотипу виду також є обмеженими: Martin (1962) визначив диплоїдне число $2n = 6$ на основі соматичних метафазних препаратів, проте подальших уточнень цих результатів не було здійснено.

Міжпопуляційні відмінності *B. antarctica* вперше були зафіксовані Atchley and Davis (1979) на матеріалі з 18 місць збору на островах поблизу Анверса, що охоплювало лише частину ареалу виду. З огляду на значну протяжність ареалу виду (майже 1 000 км), можна очікувати істотно більшу варіабельність хромосомних аберацій. Оскільки великі інверсії складно виявити методами повногеномного секвенування, класичний аналіз політенних хромосом залишається важливим інструментом у вивченні інверсійного поліморфізму.

Геномні дослідження обох антарктичних хірономід: *B. antarctica* та *Parochlus steinenii*, дозволили оцінити молекулярні основи адаптацій до екстремального середовища (Kelley et al., 2014; Kim et al., 2017). Геном *B. antarctica* є одним із найменших серед усіх досліджених комах і становить лише 99,25 Мб у самок та 98,4 Мб у самців (Kelley et al., 2014). Згодом було показано, що невеликий розмір геному є характерним для представників родини Chironomidae, зокрема для підродини Orthoclaadiinae (Kozeretska et al., 2022; Nell et al., 2024). Слід додати, що наразі (травень 2026), через п'ять років після нашої публікації (Kozeretska et al., 2022), геноми споріднених видів, *Eretmoptera murphyi* та *B. albipes*, досі не секвеновані.

Невеликий розмір геному *B. antarctica* спочатку розглядався як парадокс, адже існувала гіпотеза про позитивну кореляцію між холодостійкістю та збільшенням розміру геному (Hessen et al., 2013; Kelley et al., 2014). Однак подальші дослідження припустили, що зменшення геному може бути адаптивною рисою, спрямованою на оптимізацію метаболічних витрат в умовах низьких температур (Kelley et al., 2014; Kozeretska et al., 2022). Попри невеликий розмір, кількість функціональних генів у *B. antarctica* є співставною з показниками інших двокрилих і становить 13 517, з яких близько 19,4% кодують білки. Для порівняння, в іншого антарктичного аборигенного

виду хірономід, *Parochlus steinenii* – 13 468 генів при суттєво більшому геномі (Kim et al., 2017; Kozeretska et al., 2022).

Компактність геному *B. antarctica* зумовлена скороченням кількості повторюваних послідовностей і мобільних генетичних елементів (МГЕ), а також меншою довжиною інтронів (Kelley et al., 2014). У геномі *B. antarctica* МГЕ становлять лише 0,12%, що істотно менше, ніж в інших представників ряду Diptera (Nene et al., 2007; Kelley et al., 2014; Kutsenko et al., 2014; Kim et al., 2017; Coba-Males et al., 2025). Незважаючи на низьку частку МГЕ, їхня структура охоплює 154 родини, що представляють усі основні надродини транспозонів (Kelley et al., 2014; Kozeretska et al., 2022).

Одним із можливих пояснень низького вмісту МГЕ є постійно високий рівень експресії *hsp90* у личинок, який може впливати на біогенез піРНК (некодуюча рибонуклеїнова кислота, що взаємодіє з PIWI-білками) і пригнічувати транспозицію (Specchia et al., 2010; Kelley et al., 2014). Крім того, низька частота горизонтального перенесення генетичного матеріалу, властива антарктичним екосистемам із обмеженим видовим багатством, також може відігравати роль у цьому процесі (Kelley et al., 2014). Попри незначну кількість транспозонів у *B. antarctica*, їхній потенційний внесок у формування адаптивних фенотипів не можна повністю виключати (Franchini et al., 2004; Kozeretska et al., 2022).

За даними Kim et al. (2017), середня довжина інтронів у *B. antarctica* становить 309, а в *Parochlus steinenii* – 319 пар основ, але в *Parochlus steinenii* кількість інтронів на ген є значно більшою. Скорочення інтронів є типовим для представників родини Chironomidae, але в антарктичних видів ця тенденція виражена найсильніше (Kozeretska et al., 2022), що узгоджується з гіпотезою загального зменшення геному як адаптації до екстремально холодних середовищ (Kelley et al., 2014).

Досить детально вивчені й особливості експресії генів у *B. antarctica*, зокрема й у відповідь на дію стресорів (Teets & Denlinger, 2014). Цікавою особливістю цього виду є підвищена експресія протягом усієї личинкової стадії генів, що кодують білки

теплого шоку (БТШ, або HSP; *hsp70*, *hsp90*, *smhsp*). Що є нетиповим для більшості комах тропічних і помірних широт, у яких БТШ синтезуються переважно у відповідь вплив стресових факторів, внаслідок чого відбувається зміна профілів експресії інших білків (Feder et al., 1992; Krebs & Feder, 1997; Rinehart et al., 2006). Так, у комах помірних широт БТШ активуються зокрема під час діпаузи, коли розвиток тимчасово призупиняється (Rinehart & Denlinger, 2000; Denlinger et al., 2001). Проте у *B. antarctica* висока експресія *hsp90* зберігається й поза діпаузою. Постійно високий рівень експресії БТШ у *B. antarctica* свідчить про існування механізму, який забезпечує функціональну активність цих білків без пригнічення загального метаболізму. Експериментально встановлено, що личинки *B. antarctica* не демонструють додаткового підвищення експресії БТШ чи зростання терmostійкості у відповідь на короткочасне нагрівання або охолодження, що вказує про конститутивну (сталодіючу) активність цієї системи (Rinehart et al., 2006). Хоча згідно з більш новими даними Teets et al. (2020), у випадку замерзання зміна експресії окремих БТШ все ж можлива. На відміну від личинок, у дорослих особин збільшення експресії БТШ відбувається під дією підвищеної температури (Rinehart et al., 2006).

Rinehart et al. (2006) припустили, що постійна експресія БТШ у личинок *B. antarctica* може бути адаптацією, необхідною для виживання в полярному регіоні. Подібну закономірність спостережено у риб *Trematomus bernacchii* Boulenger, 1902 (Buckley et al., 2004), інфузорій *Euplotes focardii* Valbonesi & Luporini, 1990 (La Terza et al., 2001) та кількох інших антарктичних організмів (Place et al., 2004; Clark et al., 2008), а також у дріжджів *Candida psychrophila* (Goto, Sugiy. & Iizuka) S.A. Mey. & Yarrow, 1978, виділених із гуано пінгвінів, де конститутивно експресуються *hsp70* та *hsp90* (Deegenaars & Watson, 1997). Припускається, що у цих організмів БТШ виконують роль шаперонів, забезпечуючи правильне згортання білків за низьких температур, одночасно знижуючи вплив оксидативного стресу та зневоднення (Rinehart et al., 2006; Clark & Worland, 2008; Clark & Peck, 2009).

Отже, попри компактність і низький вміст МГЕ, геном *B. antarctica* за своєю організацією є типовим для хірономід. Очевидно, що адаптація цього виду до антарктичних умов пов'язана не лише з розміром геному, а й із функціональними особливостями та експресією окремих генів, їхніх регуляторних механізмів. Для визначення генетично-молекулярних основ адаптацій та екологічної диференціації популяцій виду слід здійснити аналіз генетичних варіацій у різних популяцій виду та ідентифікацію локусів, які зазнали відбору з використанням технологій високопродуктивного секвенування (Kozeretska et al., 2022).

1.7. Адаптації *Belgica antarctica* до несприятливих факторів навколишнього середовища

Вживання антарктичних безхребетних значною мірою залежить від здатності протистояти комплексу екстремальних чинників середовища, тому особливості їхньої стресостійкості досліджувалися в численних роботах (Cannon & Block, 1988; Convey, 1996; Peck et al., 2006; Convey et al., 2014; Teets & Denlinger, 2014; Everatt et al., 2015; Ajayi et al., 2021; Yoshida & Goto, 2023). Для *B. antarctica* ключовими екологічними чинниками, що обмежують її життєздатність, є низькі температури, дефіцит рідкої води та осмотичне навантаження, зумовлене періодичним впливом морської води (Baust & Edwards, 1979; Baust & Lee, 1983, 1987; Kozeretska et al., 2022).

Низькі температури вважаються одним із найпотужніших екологічних стресорів, що визначає виживання та поширення наземних безхребетних в Антарктиці. Личинки *B. antarctica* зберігають високу холодостійкість протягом усього року (Kawarasaki et al., 2014a). Вони здатні витримувати переохолодження до -8°C , що загалом достатньо для витримування зимових температур під сніговим покривом (Convey et al., 2018). Крім того, вид здатен переносити утворення льоду в позаклітинному просторі (Baust & Lee, 1987) і виживати при температурах до -20°C (Lee et al., 2006; Teets et al., 2008; Teets & Denlinger, 2014).

Толерантність до замерзання має чітко виражену сезонну динаміку: влітку личинки гинуть за вищих мінусових температур (-6°C), тоді як взимку витримують охолодження до -12°C (Lee et al., 2006). Нижня температурна межа виживання варіює за різними експериментальними даними від -13°C (Baust & Lee, 1987) до -20°C (Lee et al., 2006; Teets et al., 2008). Michaud et al. (2008) виявили під час кількогодінного заморожування личинок підвищення концентрацій аланіну, аспартату та сечовини, а також накопиченням поліолів (гліцерину, маніту, еритриту) при одночасному зниженні рівня серину, який автори вважають потенційним маркером стресу для цього виду. Також відомо, що личинки здатні швидко реагувати на короткочасне охолодження, проявляючи значну фенотипову пластичність, яка проявляється у здатності швидко підвищувати холодостійкість після короткотривалого охолодження (Kawarasaki et al., 2019).

Дефіцит рідкої води є ще одним із викликів для виживання наземних безхребетних в Антарктиці (Kennedy, 1993; Campbell & Claridge, 1987; Convey et al., 2014; Convey & Biersma, 2024). Оскільки протягом більшої частини року вода перебуває у замерзломому стані, тому виживання *B. antarctica* пов'язане з ефективними механізмами толерантності до зневоднення або її поєднанням з холодостійкістю (Teets & Denlinger, 2014; Everatt et al., 2015; Chown & Convey, 2016). Личинки *B. antarctica* здатні витримувати втрату до 70% води та зберігати життєздатність навіть після кількох циклів дегідратації-регідратації (Benoit et al., 2007b; Hayward et al., 2007; Teets et al., 2012a). Імаго мають значно нижчу толерантність: вони витримують втрату організмом не більше ніж 34% води (Benoit et al., 2007b).

Важливою адаптивною стратегією антарктичних безхребетних є кріопротекторна дегідратація – механізм, що дозволяє уникнути утворення льоду в тканинах шляхом швидкої втрати води за мінусових температур (Holmstrup & Sømme, 1998; Worland et al., 1998). Для личинок *B. antarctica* експериментально підтверджено як стійкість до замерзання, так і здатність до кріопротекторної дегідратації (Elnitsky et al., 2008; Benoit et al., 2009; Teets et al., 2011, 2013; Kawarasaki et al., 2014a).

Дослідження транскриптому *B. antarctica* свідчать про суттєву реакцію організму на зневоднення. Зокрема, серед більш ніж 11 500 досліджених Teets et al. (2012b) генів, експресія 3 275 змінювалася в умовах зневоднення, а 2 365 – під час кріопротекторної дегідратації, з яких у 1 909 зміни були спільними для обох процесів (Kozeretska et al., 2022).

Під час зневоднення у личинок пригнічується транскрипція генів пов'язаних із загальним метаболізмом і синтезом АТФ, що супроводжується зниженням споживання кисню та сприяє мінімізації втрат води організмом (Benoit et al., 2007b; Teets et al., 2012a). За даними Lopez-Martinez et al. (2008), рівень води в організмі личинок впливає на експресію численних генів, зокрема тих, що кодують антиоксидантні та детоксикаційні ферменти, мембранні білки та компоненти цитоскелета, БТШ та інші регуляторні білки. До генів, чия експресія підвищується під час втрати води, належать *smhsp*, *hsp40*, *hsp70* і *hsp90*, а також фактор транскрипції *hsf*, який регулює синтез БТШ (Morimoto, 1998; Teets et al., 2012b). Ключову роль у цих процесах відіграють аквапорини (AQP) – мембранні білки, що формують водні канали і забезпечують транспортування води, гліцерину, сечовини та інших малих молекул (Jung et al., 2020). У *B. antarctica* ідентифіковано AQP із п'яти підродин, блокування яких призводить до порушення звичного процесу зневоднення (Goto et al., 2011, 2015; Yi et al., 2011). Крім того, у *B. antarctica* за цих умов активується щонайменше 92 гомологи генів, пов'язаних з аутофагією та апоптозом, що забезпечує збереження клітинної життєздатності за рахунок перерозподілу внутрішніх ресурсів (Teets et al., 2012b). Також припускається, що аналогічний ефект для клітин цієї хірономіди може забезпечувати накопичення речовин-кріопротекторів, наприклад білків-антифризів. Оскільки зазначені білки виявлені у роботі Basu et al. (2015) в інших представників цієї ж родини з озера Онтаріо (кордон США та Канади) (Kozeretska et al., 2022). Це вказує на багаторівневий характер генетично-молекулярної відповіді *B. antarctica* на зневоднення.

Цікаво, що подібно до інших видів комах для *B. antarctica* експериментальними даними підтверджено, що активація механізмів толерантності до зневоднення та кріопротекторної дегідратації може знижувати репродуктивну здатність особин (Finch et al., 2020).

Ще одним пристосуванням *B. antarctica* є здатність переживати значний осмотичний стрес. Так, личинки гинуть тільки після тижневого впливу розчинів із концентрацією NaCl близько 58%, а також після перебування 10 діб у нерозбавленій морській воді й 28 діб у прісній (Baust & Lee, 1987; Elnitsky et al., 2009). Ймовірно ця адаптація сформувалася у відповідь на те, що прибережні ділянки ареалу цього виду можуть періодично затоплюватися морською водою (Baust & Lee, 1987), а субстрат на ділянках поблизу колоній пінгвінів та тюленів характеризується підвищеним вмістом концентрації солей (Bokhorst et al., 2019).

Крім того, личинки *B. antarctica* здатні переносити значні коливання кислотності середовища: хоча вид часто виявляють в екосистемах із рН, близьким до 4 (Baust & Lee, 1983), проте, згідно з експериментальними даними, личинки також здатні виживати понад два тижні при рН від 3 до 12, тоді як 90% личинок залишаються життєздатними протягом чотирьох тижнів у діапазоні значень рН 6–11 (Baust & Lee, 1987).

Ще один чинник, який може діяти на особин цього виду, особливо влітку – інтенсивне УФ-випромінювання, яке індукує окислювальний стрес і характерне для відкритих антарктичних наземних екосистем, проте як імаго, так і личинки *B. antarctica* завдяки високій активності фермента супероксиддисмутази демонструють надзвичайно високий антиоксидантний потенціал – у п'ять разів вищий порівняно з деякими іншими представниками ряду Diptera, наприклад, *Eurosta solidaginis* (Fitch, 1855), яка мешкає в помірних широтах (Lopez-Martinez et al., 2008).

Наостанок, короткочасна дія різних стресових чинників на *B. antarctica* (гіпо- чи гіперосмотичні умови, зміна рН, сублетальні температури, замерзання, інтенсивне

УФ-випромінювання тощо) може підвищувати загальну стійкість організму та збільшувати фертильність (Teets et al., 2019; Gantz et al., 2020; Ajayi et al., 2021).

Загалом *B. antarctica* характеризується високим рівнем адаптацій до комплексу абіотичних чинників наземних екосистем Антарктики, зокрема доколювань значень рН, низьких температур, інтенсивного ультрафіолетового випромінювання, обмеженої доступності рідкої води та тривалих періодів підвищень осмотичного тиску. Поєднання зазначених адаптацій робить цей вид цінною модельною системою для дослідження механізмів стійкості екстремофілів (Kozeretska et al., 2022), а також для подальшого використання отриманих знань у подальших фундаментальних і прикладних дослідженнях.

З огляду на тривалу та ґрунтовну історію вивчення, зокрема фізіології, біохімії, генетики, а також можливість утримувати *B. antarctica* у лабораторних умовах протягом частини життєвих стадій, цей вид є перспективною модельною системою для вивчення адаптації організмів до тривалого впливу низьких температур. Водночас актуальним залишається з'ясування особливостей його адаптації до сучасних змін клімату в регіоні Антарктичного півострова. Слід зауважити, що досі немає повного розуміння щодо можливих змін ареалу *B. antarctica* протягом останніх десятиліть унаслідок фрагментарності та недостатності наявних даних, крім того бракує інформації про її мікробіом і потенційні довгострокові зміни в хромосомного поліморфізму в популяціях.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

2.1. Збір матеріалу для досліджень

У дослідженні використані біологічні зразки, зібрані як автором особисто під час участі в складі сезонних загонів 26-ї та 28-ї Українських антарктичних експедицій 2021–2022 та 2023–2024 років (від кінця антарктичних весни до середини осені), так і інших науковців (табл. 2.1) під час цих та інших експедицій до української антарктичної станції «Академік Вернадський» (2007–2010, 2012, 2019–2021, 2022–2023 та 2024–2025 рр.), які передала Державна установа Національний антарктичний науковий центр МОН України.

Таблиця 2.1

Список учасників українських антарктичних експедицій, які здійснили збір матеріалу, використаного в дисертаційній роботі

№	Збирач матеріалу	Роки збору	Кількість зразків
1	Коваленко Павло Андрійович	2022, 2023, 2024	334
2	Трохимець Владлен Миколайович	2007, 2008, 2020	236
3	Єрмоленко Сергій Вадимович	2024, 2025	78
4	Парнікоза Іван Юрійович	2020, 2022, 2024	64
5	Салганський Олександр Олексійович	2012, 2021	49
6	Пуговкін Антон Юрійович	2023, 2024	17
7	Джулай Артем Олександрович	2020	14
8	Дикий Ігор Васильович	2019, 2020	7
9	Дзиндра Марта Іванівна	2024, 2025	5
10	Глотов Сергій Володимирович	2022	3
11	Набокін Михайло Віталійович	2021	3
12	Ткаченко Вадим Вадимович	2021	2

Всього було зібрано 812 (з них 334 особисто) зразків наземних антарктичних безхребетних та субстрату для аналізу з локалітетів регіону західного узбережжя Антарктичного півострова (рис. 2.1).

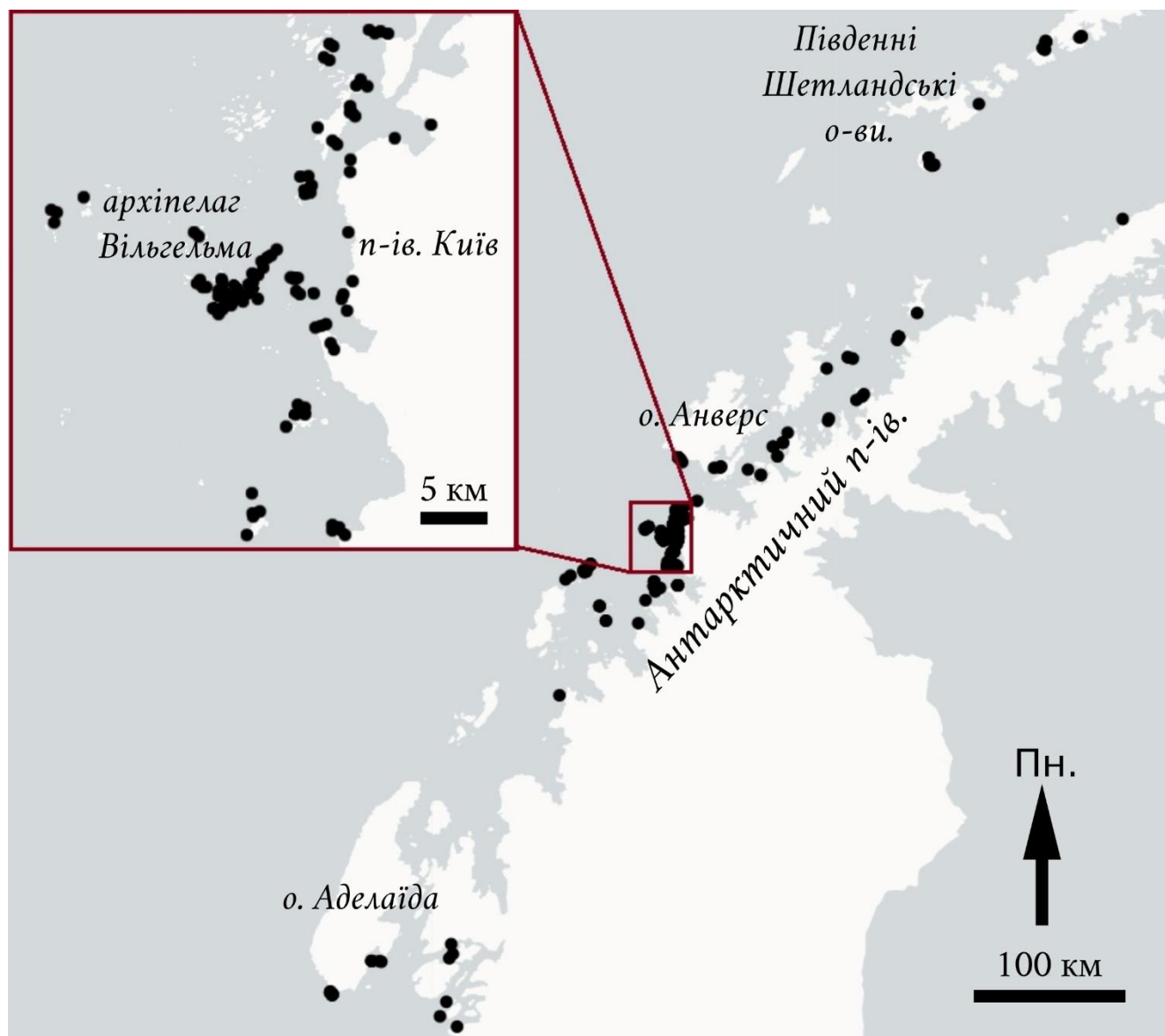


Рис. 2.1. Місця, де під час УАЕ було зібрано проаналізований в дисертаційній роботі біологічний матеріал

Для відлову безхребетних застосовували декілька методів. Частина особин було виловлено індивідуально за допомогою ексгаустера та пінцета (для аналізу

мікробіому використовувався стерильний інструмент, змочений у 96% етиловому спирті). Інші зразки екстрагували з різноманітного, переважно рослинного, субстрату або гніздового матеріалу птахів двома способами: за допомогою еклектора Берлезе-Тульгрена, або шляхом промивання води через каскад сит із різним діаметром вічок (від 2 до 0,1 мм), з подальшим аналізом змивів у камері Богорова.

Визначення видів комах було суттєво полегшене низьким видовим багатством цієї таксономічної групи в досліджуваному регіоні. Видову приналежність до *B. antarctica* здійснювали на підставі діагностичних ознак, наведених у роботах Wirth and Gressitt (1967) та Usher and Edwards (1984).

Зібрані зразки транспортувалися в Україну. Перед тим, залежно від поставлених завдань, безхребетні були законсервовані у різних фіксаторах: 96% чи 70% етиловому спирті, суміші 96% етанолу та крижаної оцтової кислоти (співвідношення 3:1), суміші 96% етанолу та гліцерину (співвідношення 9:1), розчині DNA/RNA Shield (виробник Zymo Research, Сполучені Штати Америки) з подальшими охолодженням або заморожкою. Субстрат або висувшали в паперових пакетах, або охолоджували в стерильних пластикових пакетах, або зафіксували в розчині DNA/RNA Shield з подальшим заморожуванням.

Збір зразків для досліджень регламентувався дозвольними документами, виданими Міністерством освіти і науки України (див. додаток Б).

Географічні назви місць дано згідно зі «Зведеним географічним покажчиком Антарктики» (SCAR Composite Gazetteer, 2025) та Yevchun et al. (2021b).

2.2. Визначення екологічних умов навколишнього середовища

Локалітети, в яких було зібрано матеріал для досліджень, було диференційовано за окремими екологічними факторами.

Рослинні угруповання наземних екосистем Антарктики класифікували відповідно до даних, наведених у роботах Parnikoza et al. (2018a) та Ochyra et al. (2008). Частину визначення видової приналежності рослин та лишайників виконав д.б.н.,

завідувач відділу біології та екології Державної установи Національний антарктичний науковий центр МОН України Парнікоза Іван Юрійович.

Тип субстрату, використаний під час аналізу залежності частот хромосомних інверсій від екологічних факторів, визначали згідно з класифікацією, наведеною в роботі Atchley and Davis (1979) (в оригіналі – ecological complexity).

Рівень орнітогенного впливу визначали як:

- слабкий – для локалітетів, поруч з якими гнізда морських птахів були відсутні, або поодинокі;
- середній – для локалітетів, де поруч знаходилося кілька гнізд птахів, або закинутих поодиноких гнізд;
- високий – для локалітетів, які були розташовані поруч з великими колоніями птахів.

Подібну класифікацію рівнів орнітогенного впливу використано у роботі Prekrasna-Kviatkovska et al. (2024).

2.3. Аналіз хромосомного поліморфізму личинок *Belgica antarctica*

2.3.1. Матеріал, використаний для аналізу політенних хромосом

Для аналізу хромосомного поліморфізму *B. antarctica* було досліджено політенні хромосоми слинних залоз личинок четвертого віку. Загалом проаналізовано 173 особини з семи локалітетів регіону західного узбережжя Антарктичного півострова. Матеріал було зібрано впродовж антарктичного літа у 2020 (один локалітет) та 2022 (шість локалітетів) роках (табл. 2.2).

Таблиця 2.2

Координати, дата та кодування місць, де були зібрані личинки IV віку *Belgica antarctica*, використані для аналізу хромосомного поліморфізму

Назва локалітету	Координати	Дата збору	Розмір вибірки	Код зразка
О. Вінке	-64,829070°, -63,488680°	03.02.2020	8	WI2020
Безіменний острів поблизу мису Стернек	-64,047706°, -61,014187°	21.01.2022	25	B1105
О. Бут	-65,066675°, -64,014096°	26.01.2022	20	B1109
О. Піквік	-65,484316°, -65,642274°	29.01.2022	25	B1039
Мут-Пойнт	-65,203826°, -64,075375°	10.02.2022	29	B1316
О. Гадіндез	-65,247278°, -64,250111°	10.02.2022	35	Gal1
О. Гадіндез	-65,247861°, -64,243500°	07.02.2022	31	Gal2

Обрані локалітети характеризуються різними умовами існування (додаток В).

Личинок зафіксували в суміші 96% етилового спирту та крижаної оцтової кислоти у співвідношенні 3:1; фіксувальний розчин змінювали кілька разів протягом 15 хвилин, після чого зразки заморожували при -20°C для тривалого зберігання. Після транспортування та перед проведенням аналізу фіксувальний розчин змінювали ще раз. Натомість для створення стандартної хромосомної карти використано живих особин, оскільки їхні хромосоми мали кращу структуру та більш чітку смугастість.

Живих личинок транспортували до лабораторії разом із субстратом (вологими мохами) у стерильних пластикових пакетах за температури +4°C.

Для визначення потенційного зв'язку частот хромосомних інверсій в популяціях *B. antarctica* з екологічними факторами також використано опубліковані літературні дані щодо частот хромосомних інверсій у 1 263 особин із 19 локалітетів. Ці дані наведено у двох роботах минулого століття: дослідження з одного локалітету поблизу Чилійської антарктичної станції імені Гонсалеса Відели (González Videla Base), виконане на початку 1960-х Martin (1962), а також результати аналізу личинок, зібраних у 1974–1975 роках із 18 локалітетів поблизу антарктичної станції «Палмер» (Palmer Station), опубліковані Atchley and Davis (1979) (додаток Г).

2.3.2. Створення та аналіз препаратів політенних хромосом слинних залоз личинок *Belgica antarctica*

Приготування препаратів політенних хромосом здійснювали згідно з методикою, описаною Michailova (1989), із використанням 2% розчину ацетоорсеїну як барвника.

Для ідентифікації центромер політенних хромосом слинних залоз личинок застосовували методику С-забарвлення відповідно до Michailova (1994).

Номенклатуру спадкових хромосомних інверсій використовували згідно з Atchley and Davis (1979). Хромосомні перебудови, виявлені в усіх клітинах слинних залоз окремої особини, вважали спадковими, тоді як перебудови, що траплялися лише в одній або кількох клітинах, – соматичними (Michailova et al., 2023).

Для локалізації хромосомних перебудов у зразках з кодами B1039 (о. Піквік), B1105 (безіменний острів поблизу мису Стернек), B1109 (о. Бут), B1316 (Мут-Пойнт) використовували позначення ділянок хромосом, запропоновані Michailova et al. (2023).

Під час аналізу хромосомного поліморфізму також використовували спадковий (H) та соматичний (S) індекси, розроблені Sella et al. (2004), які розраховували як

співвідношення кількості різних, відповідно спадкових чи соматичних, хромосомних перебудов, виявлених у вибірці з конкретного локалітету, до загальної кількості проаналізованих особин із нього (див. також Michailova et al., 2021c).

2.4. Створення препаратів для аналізу морфометричної мінливості личинок *Belgica antarctica*

Для приготування препаратів личинок, використаних для опису зовнішньої морфології та аналізу морфометричної мінливості, застосовували наступний протокол. Кожну особину поміщали в окрему пробірку з 10% водним розчином гідроксиду калію на 3–4 год, потім послідовно переносили на 3 хв у крижану оцтову кислоту та на 3 хв в 96% етиловий спирт. Далі за допомогою препарувальних голок головні капсули личинок розділяли на передню й задню частини і монтували на предметних скельцях у смолі для виготовлення мікропрепаратів Euparal (Pinder, 1978; Michailova et al., 2021b).

Морфологічну термінологію застосовували відповідно до Sæther (1980).

2.5. Світлова мікроскопія, мікрофотографії та обробка зображень

Для первинного аналізу зразків безхребетних використано стереоскопи Bresser Advance ICD 10-160x (Німеччина), MICROmed XS-6320 (Китай), Olympus SZX12 (Китай) та МБС-10 (СРСР).

Готові препарати політених хромосом та препарати для аналізу морфометричної мінливості досліджували з використанням світлового мікроскопа Zeiss Axio Scope A1 (Німеччина) та сфотографували камерою Jenoptik Progress MF Cool (Німеччина), приєднаною до мікроскопа. Подальшу обробку зображень здійснювали з використанням програмного забезпечення Pros Res Capture Pro v.2.8.8 (Німеччина).

Для аналізу структур головних капсул личинок з метою виявлення можливого статевого диморфізму проводили за допомогою застосунка TopView v3.5 на основі

мікрофотографій, зроблених камерою Sigeta MCMOS 5100 (5.1Mp USB 2.0; Республіка Корея), під'єднаною до стереоскопа МБС-10.

Об'ємні зображення особин *B. antarctica* різних стадій розвитку створювали у програмі Helicon Focus v6 на основі серій знімків, зроблених за допомогою камери Olympus E-410 (Китай), асоційованої зі стереоскопом Olympus SZX12.

Для покращення контрастності отриманих мікрофотографій і зображень, а також їхнього компонування застосовано функціонал програми Microsoft Paint (версія для Windows 11) та загальнодоступного ресурсу Fix The Photo (<https://fixthephoto.com/ua/%D1%84%D0%BE%D1%82%D0%BE%D1%88%D0%BE%D0%BF-%D0%BE%D0%BD%D0%BB%D0%B0%D0%B9%D0%BD.html>).

2.6. Аналіз мікробіому *Belgica antarctica*

Перелік зразків та локалітетів, де було зібрано матеріал для як аналізу окремих таксонів ендосимбіотичних мікроорганізмів, які здатні впливати на репродукцію членистоногих, так і загального мікробіому *B. antarctica*, а також використані методи виявлення цих організмів наведено в додатку Д.

2.6.1. Виділення ДНК, полімеразна ланцюгова реакція та гель-електрофорез

Для детекції в зразках бактерій родів *Wolbachia* та *Spiroplasma* методом полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР), екстраговано ДНК за допомогою набору QIAamp DNA Micro Kit (QIAGEN N.V., Німеччина) за протоколами, наведеними в інструкціях виробника.

Для виявлення *Wolbachia* використано дві пари праймерів, специфічні до послідовностей генів цієї бактерії. Перша – до гена 16S рРНК, підібрана O'Neill et al. (1992): 16S-F (5'-TTGTAGCCTGCTATGGTATAACT-3') 16S-R (5'-GAATAGGTATGATTTTCATGT-3'). Умови реакції: 1 цикл, 5 хв за 95°C, – ініціація; 35 циклів (95°C – 60 с, 55°C – 60 с, 72°C – 60 с) – синтез; 1 цикл за 72°C, 10 хв –

заклучна елонгація. Друга пара праймерів – до гена *wsp*, описана в роботах Braig et al. (1998) і Zhou et al. (1998): *wsp*-81F (5'-TGGTCCAATAAGTGATGAAGAAAC-3'), *wsp*-691R (5'-AAAAATTAAACGCTACTCCA-3'). Умови реакції: 1 цикл, 5 хв при 95°C, – ініціація; 40 циклів (94°C – 60 с, 55°C – 60 с, 72°C – 60 с) – синтез; 1 цикл, 72°C, 10 хв – заключна елонгація.

Для ідентифікації *Spiroplasma* sp., використано специфічні праймери до її гена 16S рРНК: *SpoulF* (5'-GCTTAACTCCAGTTCGCC-3') і *SpoulR* (5'-CCTGTCTCAATGTTAACCTC-3') (Montenegro et al., 2005; Duron et al., 2008). Умови реакції: 1 цикл, 5 хв при 95°C, – ініціація; 40 циклів (94°C – 60 с, 54°C – 60 с, 72°C – 60 с) – синтез; 1 цикл, 10 хв за 72°C – заключна елонгація.

Візуалізацію продуктів ПЛР здійснювали методом горизонтального гелелектрофорезу (2% агароза, трис-боратний буфер, фарбник – етидій бромід) (Folmer et al., 1994).

Із 33 зразків ДНК (кожен екстраговано з 10 личинок *B. antarctica*, зібраних на о. Галіндез у 2023 році; додаток Д) додатково було здійснено пошук генетичних послідовностей ендосимбіотичних мікроорганізмів методом штрихкодування ДНК з використанням універсальних праймерів 515F (5'-GTGYCAGCMGCCGCGGTAA-3') та 806R (5'-GGACTACNVGGGTWTCTAAT-3') до ділянки V3-V4 гена, що кодує 16S рРНК бактерій (Zhao et al., 2023). Умови реакції: 1 цикл, 1 хв при 98°C, – ініціація; 30 циклів (98°C – 10 с, 50°C – 30 с, 72°C – 60 с) – синтез; 1 цикл, 5 хв при 72°C – заключна елонгація. Сиквенування отриманих продуктів здійснила комерційна лабораторія Novogen (Novogene Co., Велика Британія) за допомогою методу Illumina. Більш детальний опис протоколу зазначено в Kovalenko et al. (2025). Для обробки й аналізу отриманих сиквенсів ділянки V3-V4 гена 16S рРНК використано програмне забезпечення FLASH (v1.2.7), QIIME2 (v2019.7) та Uparse (v7.0.1090) з подальшою таксономічною класифікацією за допомогою бази даних Silva SSU Ref NR 99 (v.138) (Kovalenko et al., 2025).

2.6.2. Біоінформатичний аналіз

Для аналізу були використані відкриті станом на 01.12.2021 повногеномні архіви нуклеотидних послідовностей і транскриптомні дані *B. antarctica* із платформи NCBI (табл. 2.3). Загалом було проаналізовано 34 архіви, що містили дані геномної ДНК (Kelley et al., 2014; Pavinato et al., 2019) та транскриптомні послідовності (Teets et al., 2012b). Матеріалом для екстракції у 24 випадках слугували імаго, у 10 – личинки (Teets et al., 2012b; Kelley et al., 2014; Pavinato et al., 2019).

Профілювання прокаріотів здійснювали за допомогою профайлера mOTU3, який базується на аналізі трьох маркерних генах, згідно з рекомендаціями (Milanese et al., 2019; Ruscheweyh et al., 2021). Окрім mOTU3, було проведено оцінювання наявності *Wolbachia* з використанням профайлера Kraken2 (“Standard” v. 6/5/2024) (Wood et al., 2019) та NCBI-класифікатора (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra/>).

Для mOTU3 та *Wolbachia* вважали потенційно присутньою при будь-якій ненульовій оцінці наявності маркерних генів у зразках; для NCBI-класифікатора – у випадку охоплення геному понад 0.01%; а для Kraken2 – у випадку більше 0% (Serga et al., 2024).

2.7. Статистичний аналіз

2.7.1. Аналіз морфометричної мінливості

Перед проведенням порівняльного аналізу морфометричних параметрів нормальність їхнього розподілу для кожного локалітету оцінювали окремо за допомогою критерію Шапіро–Віллка (Shapiro & Wilk, 1965). Відмінності між локалітетами для ознак із нормальним розподілом перевіряли за допомогою однофакторного ANOVA з подальшим множинним порівнянням середніх значень за тестом Тьюкі (Tukey, 1949). Для ознак, розподіл яких відрізнявся від нормального застосовували критерій Крускала–Уолліса (Kruskal & Wallis, 1952). Усі аналізи виконано в програмі PAST v.2.17c (Hammer et al., 2001).

Для виявлення загальних закономірностей морфометричної подібності між популяціями було здійснено кластерний аналіз середніх значень морфометричних параметрів для різних локалітетів у середовищі PRIMER 6 v.6.1.13 (Clarke & Gorley, 2006). До моделі додатково включено географічну відстань між локалітетами, рівні орнітогенного впливу і типи субстрату з метою перевірки гіпотези про формування морфометричних кластерів під впливом цих екологічних чинників. Такий підхід дозволив інтерпретувати морфометричну мінливість не лише як статистичний феномен, а й у контексті просторово-екологічної структури середовища існування *B. antarctica*.

Для аналізу статевого диморфізму обчислення проведено в програмному середовищі R v.3.6.2 з використанням базових статистичних функцій та пакета ggplot2 для візуалізації результатів, а також у програмному пакеті SAS University Edition (SAS Institute Inc., 2019). Нормальність розподілу кожного параметра окремо для кожного локалітету перевіряли за допомогою критерію Колмогорова–Смірнова (Massey Jr., 1951).

Наявність статевого диморфізму в досліджуваних популяціях оцінювали на основі результатів багатовимірної кластеризації (центроїдний ієрархічний аналіз, кластеризація k-середніх). Стійкість кластерної структури перевіряли за різної кількості кластерів (від 2 до 7, відповідно до числа локалітетів, включених до аналізу). Для додаткової інтерпретації морфометричних даних використано метод головних компонент (МГК; функція prcomp у програмному середовищі R).

2.7.2. Аналіз хромосомного поліморфізму

Довірчі інтервали частот хромосомних інверсій для чотирьох нових популяцій було обчислено за допомогою точного методу Клоппера–Пірсона з довірчим рівнем 0,95 (Clopper & Pearson, 1934). Окрім даних, отриманих у межах цього дисертаційного дослідження до статистичного додатково аналізу включено результати двох

попередніх робіт, що охоплювали ще 19 локалітетів (Martin, 1962; Atchley & Davis, 1979).

Статистичні розрахунки виконано в середовищі RStudio (версія 2024.04.2+764). Потенційні відмінності між 26 локалітетами за значеннями Н-індексу, частотами незчеплених зі статтю гетерозиготних інверсій, а також за часткою гетерозиготних особин (визначених як наявність принаймні однієї незчепленої гетерозиготної інверсії на будь-якій із трьох хромосом, а також окремо для хромосом II і III) оцінювали за допомогою точного критерію Фішера з використанням моделювання Монте-Карло (Valz & Thompson, 1994).

Відмінності частот інверсій та часток гетерозигот між локалітетами, згрупованими за факторами екологічної складності субстрату за Atchley and Davis, (1979), рівнями орнітогенного впливу та наявністю гніздового матеріалу, оцінювали за допомогою критерію Краскела–Волліса (Kruskal & Wallis, 1952). Для порівняння частот інверсій і гетерозиготності між локалітетами, згрупованими за роком збору (1962 та 1974/1975 проти 2020 і 2022), застосовували критерій Манна–Уїтні (Mann & Whitney, 1947). Цей же тест використано для аналізу впливу наявності гніздового матеріалу після виключення локалітетів із відсутніми даними за цим параметром.

Коефіцієнт рангової кореляції Спірмена (r_s) обчислено окремо для частки гетерозиготних особин та частот гетерозиготних інверсій щодо географічних змінних (широта та довгота). Інтерпретацію сили кореляцій проведено відповідно до Prion and Haerling (2014). Для залежностей, що демонстрували ненульові та потенційно біологічно значущі асоціації, додатково виконували логістичну регресію із застосуванням функції glm з біноміальним розподілом (Venables & Ripley, 2002; R Core Team, 2024).

2.8. Використання інструментів штучного інтелекту

Під час підготовки тексту дисертаційної праці було використано інструменти мовного редагування Grammarly (<https://app.grammarly.com/>), Scribens

(<https://www.scribens.com/uk/>) та Punctuator.org (<https://uk.punctuator.org/>), а також генеративного штучного інтелекту ChatGPT (OpenAI, GPT-4; зразок запиту наведено в додатку Е). Усі зазначені ресурси не застосовувалися для аналізу даних, генерації первинних результатів та їхньої інтерпретації чи формулювання наукових висновків, а використовувалися виключно для мовного та стилістичного редагування окремих фрагментів рукопису, та покращення структури викладення матеріалу.

РОЗДІЛ 3. СУЧАСНИЙ АРЕАЛ *Belgica antarctica*

Серед досліджених 812 зразків наземних антарктичних безхребетних та субстрату, зібраних власноруч та учасниками XII, XIV, XVI, XXIV, XXV–XXIX Українських антарктичних експедицій впродовж 2007–2025 років із району західного узбережжя Антарктичного півострова та прилеглих островів, *B. antarctica* було виявлено в 654 зразках (у тому числі – у 293 зібраних власноруч).

Крім того, разом із цією хірономідою в субстраті було виявлено також представників інших груп наземних антарктичних безхребетних, зокрема ногохвісток (*Collembola*) (Protsenko et al., 2025), кліщів (*Acari*) (Hushtan et al., 2025), тихоходок (*Tardigrada*) (Polishchuk et al., 2023), нематод (*Nematoda*) та коловерток (*Rotifera*).

У біологічних пробах, у яких було зафіксовано *B. antarctica*, ідентифіковано 125 кладок яєць та 23 822 особини інших життєвих стадій (з них 10 112 – у власноруч зібраному матеріалі) (рис. 3.1, додаток Е). Найчисленнішою стадією були личинки усіх чотирьох віків – 20 924 особини. Найменшу кількість становили лялечки – 571 особина. Імаго нарахували 2 327, з яких 1 594 – самці, 373 – самиці (співвідношення 4,27:1), ще для 360 дорослих особин стать не було визначено.



Рис. 3.1. Зразки *Belgica antarctica*, виявлені під час досліджень (зафіксовані у 96% етиловому спирті): А – личинки I–IV віків; Б – імаго (самиця та самець); В – кладка яєць; Г – лялечки. Збільшення 25×

Яйця виявлено у зразках, зібраних із грудня по березень, лялечки – з початку листопада до початку березня, імаго – з середини листопада до початку березня. Личинкова стадія є єдиною, яку зафіксовано протягом усього року.

Переважає більшість дослідженого матеріалу, в якому було ідентифіковано особини *B. antarctica*, походить із прибережних районів або невеликих островів із висотою менше ніж 100 м н. р. м. Проте слід відзначити потенційну здатність виду до виживання на невисоких гірських вершинах, про що раніше для цього виду не повідомлялося. Так, у наданому А. Пуговкіним (3 березня 2024 р.) вологому фрагменті скельного моху *Andreaea* sp., відібраному поблизу вершини гори Демарія (західне узбережжя півострова Київ, висота понад 600 м н. р. м.), виявлено одну особину IV личинкового віку. У зразках безхребетних з іншого виду моху (*Sanionia* sp.), зібраних О. Салганським поблизу цієї точки раніше, 5 березня 2012 року, також виявлено 63 особини різних життєвих стадій. Це може свідчити про те, що *B. antarctica* здатна виживати і в гірських умовах, а не лише на висоті до 150 м н. р. м., як повідомлялося

раніше (Wirth & Gressitt, 1967). Втім, для підтвердження цього припущення необхідне подальше дослідження подібних біотопів на предмет наявності цієї хірономіди.

Загалом вид зафіксовано у 68 зразках із материкових ділянок (63 локалітети на десяти мисах, двох підніжжях та одній вершині гори, в одній прибережній оазі) та у 586 зразках (495 локалітетів із 70 островів та п'яти скель). Для 56 островів та скель, а також для 11 материкових локалітетів наявність *B. antarctica* наведено вперше.

Найпівнічнішим та найсхіднішим локалітетом, де *B. antarctica* вдалося виявити, є острів Кінг-Джордж (Південні Шетландські острови; -62,195750°, -58,961267°), а найпівденнішим та найзахіднішим – мис Евенсен (півострів Стрешер, навпроти острова Марі; -66,143998°, -65,726981°). Відстань між цими точками становить майже 550 км і відповідає відомим широтним межам ареалу виду (Kovalenko et al., 2021b; Kozeretska et al., 2022).

Географічно локалітети, в яких виявлено *B. antarctica*, доцільно поділити на чотири регіони: Південні Шетландські острови, берег Данко та прилеглі острови, архіпелаг Палмера, а також берег Грея з прилеглими островами. Водночас у зразках із п'ятого, найпівденнішого серед досліджених регіонів – берегів Лубе та Фальєра й острова Аделаїда з навколишніми островами – вид не виявлено. Також його не зафіксовано в єдиній проаналізованій пробі безхребетних із найпівнічнішої частини Антарктичного півострова – півострова Триніті (мис Легупіль, 2020 р.; матеріал А. Джулая).

Детальні результати дослідження сучасного ареалу *B. antarctica* наведено нижче за основними географічними регіонами.

3.1. Південні Шетландські острови

Серед чотирьох досліджених островів 44 особини *B. antarctica* було виявлено на трьох (з півночі на південь): Кінг-Джордж, Півмісяця (*Half Moon Island*) та Десепшен. На четвертому дослідженому – острові Нельсон (20.01.2024, А. Пуговкін, N = 10) – вид виявити не вдалося (додаток І).

Острів Кінг-Джордж: 1 личинка *B. antarctica* зібрана в південній частині острова (півострів Філдес), локалітет -62,195750°, -58,961267°, 24.01.2020 (А. Джулай).

Примітки. Вид виявлено в одній із п'яти проб, зібраних поблизу того самого місця впродовж одного дня. Зазначений острів є найпівнічнішим та найсхіднішим локалітетом, де вдалося виявити *B. antarctica*. У матеріалі, зібраному 16.04.2022 (П. Коваленко, N = 4) та 17.12.2023 (П. Коваленко, N = 1) у більш східній частині острова – поблизу польської антарктичної станції «Генрик Арцтовський» – вид не виявлено. Це перша реєстрація виду на зазначеному острові (Kovalenko et al., 2021b). Водночас на карті розповсюдження виду згідно з GBIF.org (2025) є дані про наявність зазначеного комара-дзвінця для цього острова у 1966 році, проте набір даних, у якому зазначені відповідні координати, посиляється на розділи в книзі Gressitt (1967a), де не вказано його наявність на цьому острові. Натомість зазначено, що вид було зареєстровано на розташованому близько до зазначеної точки острові Пінгвін у ту ж дату. Ймовірно, координати були заокруглені, що й призвело до того, що точка відображається на території острова Кінг-Джордж.

Острів Півмісяця: виявлено 14 личинок *B. antarctica*, локалітет -62,595883°, -59,897083°, 25.01.2020 (А. Джулай).

Примітки. Вид вперше зареєстровано для цього острова (Kovalenko et al., 2021b).

Острів Десепшен: *B. antarctica* була присутня у двох із трьох зразків безхребетних, зібраних у 2020 році з близько розташованих локалітетів у західній частині острова: 1) 18 личинок, локалітет -62,979000°, -60,555917°, 27.01.2020 (А. Джулай); 2) 11 личинок, локалітет -62,979117°, -60,577450°, 27.01.2020 (А. Джулай).

Примітки. У пізніших зразках субстрату та безхребетних з цієї ж частини острова, зібраних у 2022 (П. Коваленко, N = 4), 2024 і 2025 роках (М. Дзиндра, N = 4), вид виявити не вдалося. Наявність його на зазначеному острові вперше зафіксовано в

1966 році у трьох локалітетах: Коллінз-Пойнт, Макароні-Пойнт та Ранчо-Пойнт (Gressitt, 1967b; Wirth & Gressitt, 1967).

Крім зазначених островів з цієї групи, *B. antarctica* відома й для інших (рис. 3.2, додаток К). На особливу увагу заслуговує острів Елефант – сьогодні він вважається найпівнічнішою точкою ареалу цієї комахи (Usher & Edwards, 1984; Kozeretska et al., 2022), на якому її вперше виявлено у 1966 році на мисі Белшам (Gressitt, 1967b; Wirth & Gressitt, 1967). Є й спостереження імаго на сусідньому мисі цього острова у 2020 році (iNaturalist, n.d.). Також у 1966 році, за даними Gressitt (1967b) та Wirth and Gressitt (1967), *B. antarctica* виявлено на двох інших островах архіпелагу: Гіббс, розташованому приблизно за 55 км на південний захід від мису Белшам, та Пінгвін, відділеному від острова Кінг-Джордж вузькою протокою. На Ардлі, ще одному невеликому острові поблизу Кінг-Джордж, вид було виявлено у 1982 році (Usher & Edwards, 1986). На півострові Баєрс острова Лівінгстон вид було зібрано для подальших досліджень у 1981 (Usher & Edwards, 1986; Richard et al., 1994), 1991 (Richard et al., 1994), 2001–2010 роках (Rico & Quesada, 2013) та не пізніше 2011 (Allegrucci et al., 2012). На острові Сноу вперше зафіксовано наявність виду в 1991 (Richard et al., 1994), наявне й спостереження у 2025 році (iNaturalist, n.d.).



Рис. 3.2. Поширення *Belgica antarctica* в районі Південних Шетландських островів. Острів Ардлі (розташований між островами Нельсон і Кінг-Джордж) не позначено через його малий розмір. Острови Тауер та Астролябія, а також мис Легупіль не належать до цього архіпелагу. Червоні точки позначають локалітети, де вид виявлено; незафарбовані – де не виявлено; чорні – за літературними даними

Загалом, *B. antarctica* поширена як на південних, так і на північних островах, що входять до складу Південних Шетландських островів. Проте відчувається дефіцит сучасних даних щодо присутності цієї хірономіди за останнє десятиліття, що значно обмежує можливості оцінки динаміки її ареалу. Це особливо важливо в контексті регіонально вираженого потепління на Західному узбережжі Антарктичного півострова, яке, згідно з численними дослідженнями, супроводжується змінами

структури наземних біоценозів, гідрологічного режиму і тривалості безсніжного періоду (Cook & Vaughan, 2010; Turner et al., 2014; Burton-Johnson et al., 2016; Lee et al., 2017; Convey & Peck, 2019; Siegert et al., 2019; Bargagli, 2020; Pysarenko et al., 2023; Roland et al., 2024).

Експериментальні та польові дослідження показують, що *B. antarctica* демонструє значну толерантність до заморожування, втрати вологи та осмотичного стресу (Baust & Lee, 1987; Hayward et al., 2007; Benoit et al., 2007b; Elnitsky et al., 2008, 2009; Lopez-Martinez et al., 2008; Lee & Denlinger, 2015; Teets et al., 2020), однак її розповсюдження все ж жорстко обмежене наявністю стабільно зволжених мікробіотопів, зокрема мохових і водоростевих угруповань, а також квіткових рослин (Benoit et al., 2007a; Kozeretska et al., 2022).

У цьому контексті Південні Шетландські острови набувають особливого біогеографічного значення, оскільки саме тут проходить північна межа ареалу *B. antarctica* (Usher & Edwards, 1984; Kovalenko et al., 2021b). Відомо, що периферійні популяції є найбільш чутливими до змін середовища та можуть як зникати, так і виступати джерелом подальшої експансії за сприятливих умов (Kawecki, 2008; Rehm et al., 2015; Usui et al., 2023; Hoff et al., 2025).

Таким чином, оновлення даних щодо сучасного поширення *B. antarctica* у межах Південних Шетландських островів є критично важливим для виявлення можливих зсувів північної межі ареалу, оцінки стійкості популяцій до кліматичних змін та розуміння загальних закономірностей функціонування наземних екосистем Антарктики.

3.2. Берег Данко та прилеглі острови

Усього зафіксовано 1 083 особини *B. antarctica* з вісімнадцяти зразків, зібраних з восьми островів та трьох мисів у цьому регіоні (рис. 3.3, додаток Ж).



Рис. 3.3. Поширення *Belgica antarctica* в районі берега Данко та прилеглих островів, а також частини архіпелагу Палмера. Червоні точки позначають локалітети, де вид виявлено; незафарбовані – де не виявлено; чорні – за літературними даними

Бенден-Хед: 316 особин виявлено у двох досліджених локалітетах: 1) 2 ♂ та 1 ♀ імаго, 233 личинки, локалітет -64,764727°, -62,696712°, 24.01.2022 (І. Парнікоза); 2) 80 личинок, локалітет -64,764837°, -62,696318°, 24.01.2022 (І. Парнікоза).

Примітки. Це перше свідчення про присутність виду на зазначеному мисі. На платформі iNaturalist (n.d.) є спостереження одного самця імаго у 2023 році, позначене в гавані Неко, що омиває Бенден-Хед із півдня, проте через низьку точність

геолокаційних даних (радіус 14,55 км) існує ймовірність того, що особина була із цього мису.

Грін-Пойнт, півострів Пефаур: 1 личинка, локалітет -64,40824°, -61,51831°, 30.01.2020 (І. Парнікоза).

Примітки. Це перша реєстрація виду для зазначеного мису (Kovalenko et al., 2021b).

Спайгот-Пойнт: 11 личинок, локалітет -64,624631°, -62,554717°, 02.02.2020 (І. Парнікоза).

Примітки. Раніше вид тут не фіксували. Є дані про спостереження цієї комахи із зазначеного місця через чотири дні після збору матеріалу, а також інше спостереження через п'ять років (iNaturalist, n.d.).

Острів Брайд: всього 56 особин ідентифіковано в трьох зразках. 9 личинок, локалітет -64,87614°, -62,92574°, 02.02.2020 (І. Парнікоза); 1 ♂ імаго, 1 лялечка, 1 личинка, локалітет -64,843358°, -63,107226°, 24.01.2022 (І. Парнікоза); 43 личинки, 1 лялечка, локалітет -64,874311°, -62,929187°, 24.01.2022 (І. Парнікоза).

Примітки. Виявлення *B. antarctica* у 2020 році – перше свідчення наявності виду для зазначеного острова (Kovalenko et al., 2021b).

Острів Кувервіль: 128 личинок, 1 лялечка, локалітет -64,683848°, -62,623425°, 24.01.2022 (І. Парнікоза).

Примітки. Вид не було виявлено у двох зразках, зібраних на цьому острові у 2020 році (Kovalenko et al., 2021b). На платформі iNaturalist (n.d.) є спостереження виду у 2016, 2017, 2019 та 2023 роках.

Острів Мюррей: 15 личинок, локалітет -64,394356°, -61,496695°, 30.01.2020 (І. Парнікоза).

Примітки. Це перша реєстрація виду для зазначеного острова (Kovalenko et al., 2021b).

Острів Ронж: 80 личинок, локалітет -64,707333°, -62,762711°, 24.01.2022 (І. Парнікоза); 91 личинка, локалітет -64,708354°, -62,751060°, 24.01.2022 (І. Парнікоза).

Примітки. Раніше присутність виду на цьому острові не фіксували.

Також виявлено 140 особин на двох безіменних островах поблизу **острова Ентерпайз** у 2020 році (координати **першого**: -64,55345°, -61,99451°; координати **другого**: -64,540220°, -61,983385°) та 244 особини на двох безіменних островах (координати **першого**: -64,047636°, -61,013726°; координати **другого**: -64,049808°, -61,005671°) за понад 1 км на північний захід від **мису Стернек** у 2022 році.

Окрім досліджених локалітетів, наявні літературні дані про присутність *B. antarctica* й на інших, які теж входять до регіону берега Данко та прилеглих островів (рис. 3.3, додаток К). Так, найпівнічнішою точкою на континенті, де дотепер виявлено цей вид, є С'єрва-Пойнт (де розташована станція «Примавера»). Із цього місця три особини були зібрані Allegrucci et al. (2012) для молекулярно-генетичних досліджень мтДНК, а також на островах поблизу відома присутність виду в 1996 році згідно з GBIF.org (2025). У 2024 році, згідно з iNaturalist (n.d.), зафіксовано одну дорослу особину на перешийку поблизу підніжжя гори Фуркад, який поєднує зазначену гору з півостровом Арцтовського, проте точність наведених геолокаційних даних низька (близько 10,6 км). На Дют'єр-Пойнт *B. antarctica* було зібрано впродовж антарктичного літа 1960–1961 років (Wirth & Gressitt, 1967). У цей же час вид зібрано поблизу розташованої на Вотербот-Пойнт станції імені Гонсалеса Відели (Martin, 1962; Wirth & Gressitt, 1967). Наявні два спостереження цієї комахи поблизу розташованої на півострові Санаваріон станції імені адмірала Вільяма Брауна, датовані 2019 роком, а також одне, датоване 2022 роком, на безіменному мисі між двома вищезгаданими станціями (iNaturalist, n.d.). Серед островів та скель цього регіону *B. antarctica* зібрано на острові Данко для молекулярно-генетичних досліджень не пізніше 2011 року (Allegrucci et al., 2012), а також у 1966 році на скелях поблизу острова Нансена (Wirth & Gressitt, 1967) та в районі островів Гастона – півострова Реклю (Gressitt, 1967b).

Підсумовуючи наведені дані, *B. antarctica* поширена вздовж усього берега Данко, однак відсутність систематичних повторних зборів у тих самих локалітетах у

різні часові періоди суттєво обмежує можливості інтерпретації просторово-часової динаміки її популяцій. Тому наразі неможливо здійснити обґрунтовану оцінку потенційних змін ареалу виду в цьому регіоні від моменту його відкриття до сьогодні.

3.3. Архіпелаг Палмера

У зазначеному регіоні 273 особини *B. antarctica* виявлено на восьми різних островах за результатами аналізу зібраних під час УАЕ зразків: трьох (Ту-Гаммок, Кобалеску та Леконт), розташованих північніше острова Анверс – найбільшого острова архіпелагу; трьох (Торгерсен, Шорткат, Крістін), розташованих поблизу американської антарктичної станції «Палмер»; двох (Вінке та Думер), розташованих між островом Анверс та Антарктичним півостровом. У єдиному зразку з острова Триніті, зібраному у 2022 році, *B. antarctica* була відсутня.

Острів Кобалеску: 12 личинок *B. antarctica*, локалітет -64,179910°, -61,649790°, 29.01.2020 (І. Парнікоза).

Примітки. Це перше свідчення присутності виду на зазначеному острові (Kovalenko et al., 2021b).

Острів Леконт: 13 личинок *B. antarctica*, локалітет -64,23938°, -62,01304°, 30.01.2020 (І. Парнікоза).

Примітки. Це перша реєстрація виду на зазначеному острові (Kovalenko et al., 2021b).

Острів Ту-Гаммок (*Two Hummock Island*): 16 личинок *B. antarctica*, локалітет -64,171240°, -61,718690°, 29.01.2020 (І. Парнікоза).

Примітки. Це перше свідчення присутності виду на зазначеному острові (Kovalenko et al., 2021b). На платформі iNaturalist (iNaturalist, n.d.) представлені дані про його наявність на острові й після – у 2024 році.

Острів Торгерсен: виявлено 89 особин *B. antarctica* у трьох зразках. 1) 47 личинок, локалітет -64,771720°, -64,075670°, 03.03.2020 (В. Трохимець); 2) 4 личинки, локалітет -64,771760°, -64,075530°, 03.03.2020 (В. Трохимець); 3) 38 личинок,

локалітет -64,771820°, -64,074450°, 03.03.2020 (В. Трохимець). **Острів Крістін:** 37 личинок, локалітет -64,799250°, -64,021528°, 04.04.2024 (П. Коваленко). **Острів Шорткат:** 21 імаго (18 ♂, 3 ♀), локалітет -64,78348°, -64,04324°, 21.01.2025 (М. Дзиндра).

Примітки. На зазначених островах *B. antarctica* вже реєстрували раніше. Перші дані з острова Торгерсен датуються 1963–1966 роками (Wirth & Gressitt, 1967). З того часу особин з цього острова відловлювали для проведення різноманітних досліджень: у 1980–1981 (Lee & Baust, 1982b; Baust & Lee, 1983), 2005–2007 (Lee et al., 2006; Rinehart et al., 2006; Benoit et al., 2007a, 2007b; Hayward et al., 2007; Elnitsky et al., 2008; Lopez-Martinez et al., 2008; Teets et al., 2008; Li et al., 2009; Lee & Denlinger, 2015), 2017 (Gantz et al., 2020) та 2018 (Potts et al., 2020) роках. З островів Крістін та Шорткат *B. antarctica* вперше зібрано протягом південного літа 1974–1975 років для проведення аналізів хромосомного поліморфізму та морфометричної мінливості популяцій (Atchley & Davis, 1979; Atchley & Hilburn, 1979). У цих роботах острів Крістін був підписаний «Айкс» (Ikes). Також є відомості про наявність виду на цьому острові у 2005–2007 (Lee & Denlinger, 2015), 2011 (Kawarasaki et al., 2013, 2014b), 2017 (Finch et al., 2020) та 2018 роках (Potts et al., 2020). Не можна не згадати, що з цих трьох та інших островів поблизу станції «Палмер» починаючи з 70-х років минулого століття було неодноразово зібрано екземпляри *B. antarctica* (Baust et al., 1978; Baust & Edwards, 1979; Edwards et al., 1979; Baust, 1980, 1982; Edwards & Baust, 1981; Lee & Baust, 1981, 1982a; Sugg et al., 1983; Baust & Lee, 1987; Michaud et al., 2008; Teets et al., 2012a, 2012b, 2013, 2019, 2020; Harada et al., 2014; Kelley et al., 2014; Kawarasaki et al., 2019; Finch et al., 2020; Ajayi et al., 2021; Yoshida et al., 2021, 2025; Devlin et al., 2022; Yoshida & Goto, 2023), проте у вказаних працях не завжди наведено конкретні назви островів.

Острів Вінке: виявлено 107 особин *B. antarctica* в трьох із чотирьох зразків, зібраних у 2020 році. 1) 52 личинки, локалітет -64,82907°, -63,48868°, 03.02.2020 (А.

Джулай); 2) 30 личинок, локалітет -64,829300°, -63,495360°, 03.02.2020 (А. Джулай); 3) 25 личинок, локалітет -64,829467°, -63,489517°, 29.01.2020 (А. Джулай).

Примітки. Вперше *B. antarctica* на цьому та на невеликому острові Гоудіє (розташований менш ніж за 100 м від нього) було зібрано ще на початку досліджень цього виду, в 1908–1909 роках (Keilin, 1913). Також вид був зареєстрований на острові у 1963 році згідно з даними Wirth and Gressitt (1967).

Острів Думер: 3 личинки, локалітет -64,833350°, -63,577590°, 04.02.2020 (І. Парнікоза).

Примітки. У попередній публікації (Kovalenko et al., 2021b) було помилково зазначено, що присутність *B. antarctica* вперше наведено для цього острова. Однак більш ретельний аналіз наукових джерел показав, що перші дані про наявність цього виду на острові походять із матеріалів 1983 року (Meyer-Rochow & Reid, 1994).

Відомо ще низку островів у архіпелазі Палмера, де не проводився збір матеріалу в рамках цієї дисертаційної праці, але для яких відома наявність *B. antarctica* (рис. 3.4, додаток К). Це острови, розташовані неподалік станції «Палмер»: два безіменні з островів Розенталь (Gantz et al., 2018); один безіменний з островів Жубен (Potts et al., 2020); Амслер (у межах якого в літературі часто виділяють окремий локалітет – Норсел-Пойнт) (Strong, 1967; Goto et al., 2011; та ін.), Герміт, Корморант, Лімітроф, Літчфілд, Штрандтман (Atchley & Davis, 1979; Atchley & Hilburn, 1979; та ін.), Дрім (Edgington et al., 2023; Teets & Kawarasaki, 2024), Хамбл (Baust & Lee, 1983; Elnitsky et al., 2009; Edgington et al., 2023; та ін.). Відомості про присутність виду також є для різних локалітетів найбільшого острова архіпелагу – Анверс, зокрема Бонапарт-Пойнт, мис Монако та ін. (Gressitt, 1967b; Peckham, 1971; Allegrucci et al., 2006, 2012; та ін.), а також Біско-Пойнт, який зараз розглядають як окремий острів (Day et al., 2009). Острів Гаррі, де було зібрано найперші в історії науки екземпляри *B. antarctica* – 25 січня 1898 року (Rübsaamen, 1906); ймовірно саме на цьому матеріалі вид було описано (Jacobs, 1900), через що цей острів має особливе значення в історії досліджень виду. Мельхіорські острови (Torres, 1953; Usher & Edwards, 1984), зокрема, згідно з

Torres (1953), Дельта, Ета, Омега (усі три в зазначеній роботі підписані інакше), а також один безіменний, який автор відносить до меншої групи в межах цієї – Алжирських островів (невизнана офіційно назва). Крім того, наявність цього виду хірономід зафіксовано на островах Сперт та Ганд (Allegrucci et al., 2012; Edgington et al., 2023), Касаб'янка (Keilin, 1913), а також на крайньому північно-західному острові архіпелагу – Тауер (Gressitt, 1967b).

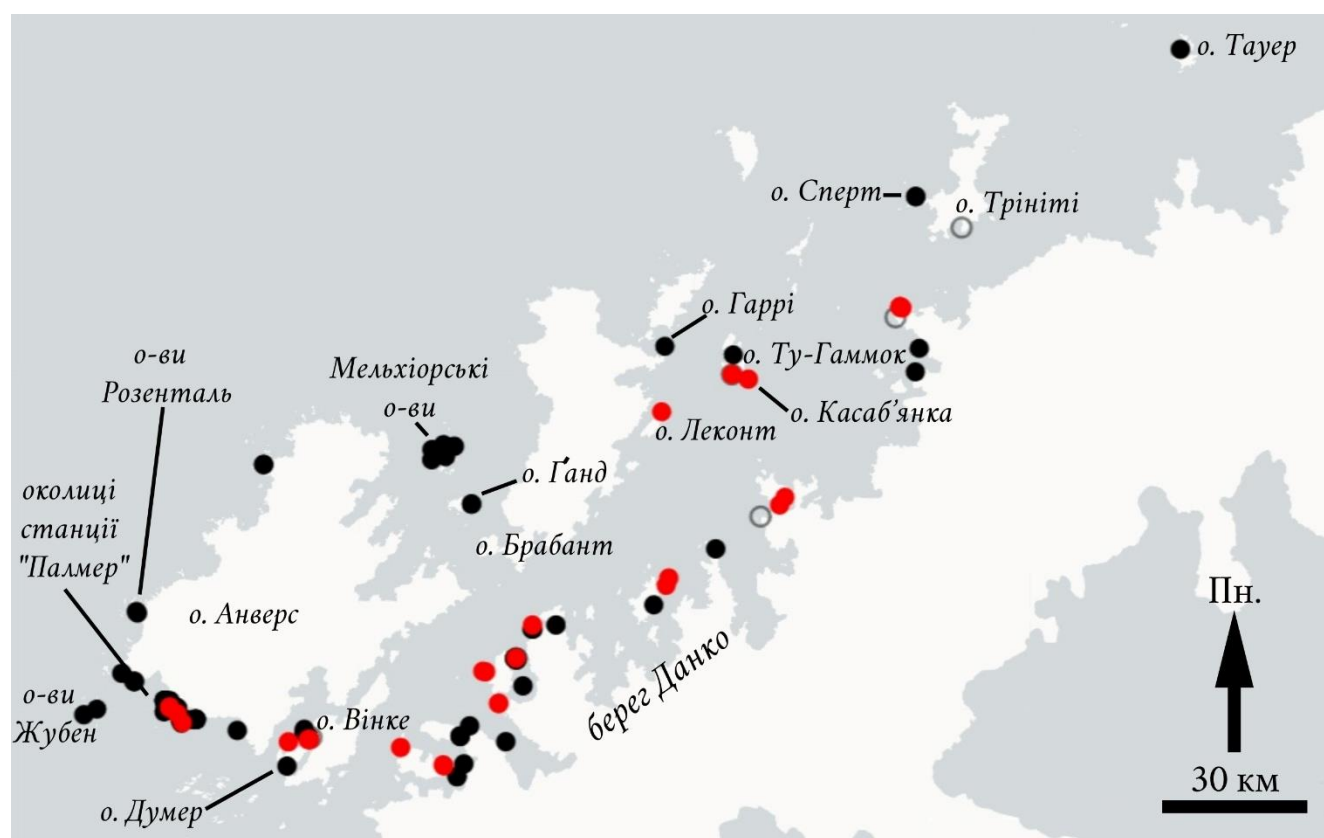


Рис. 3.4. Поширення *Belgica antarctica* в районі архіпелагу Палмера та берега Данко. Підписано тільки острови архіпелагу Палмера. Червоні точки позначають локалітети, де вид виявлено; незафарбовані – де не виявлено; чорні – за літературними даними

Отже, *B. antarctica* широко розповсюджена на різних островах архіпелагу Палмера. З огляду на наявність матеріалів як із кінця XIX століття, так і сучасних

зборів із різних, у тому числі географічно віддалених, локалітетів, можна припустити відносну стабільність ареалу виду в межах цього регіону. Водночас наявні дані не свідчать про виражені зсуви меж ареалу. Це дозволяє попередньо вважати, що сучасні кліматичні зміни наразі не спричинили помітних трансформацій просторового розподілу виду в межах архіпелагу Палмера.

3.4. Берег Грея та прилеглі острови

У цьому регіоні було зібрано та проаналізовано найбільше зразків. *B. antarctica* було виявлено у таких його частинах: півострів Київ, архіпелаг Вільгельма, острови Берселот, район заток Біскочі та Леру, південна частина берега Грея, а також острови Біско (рис. 3.5).

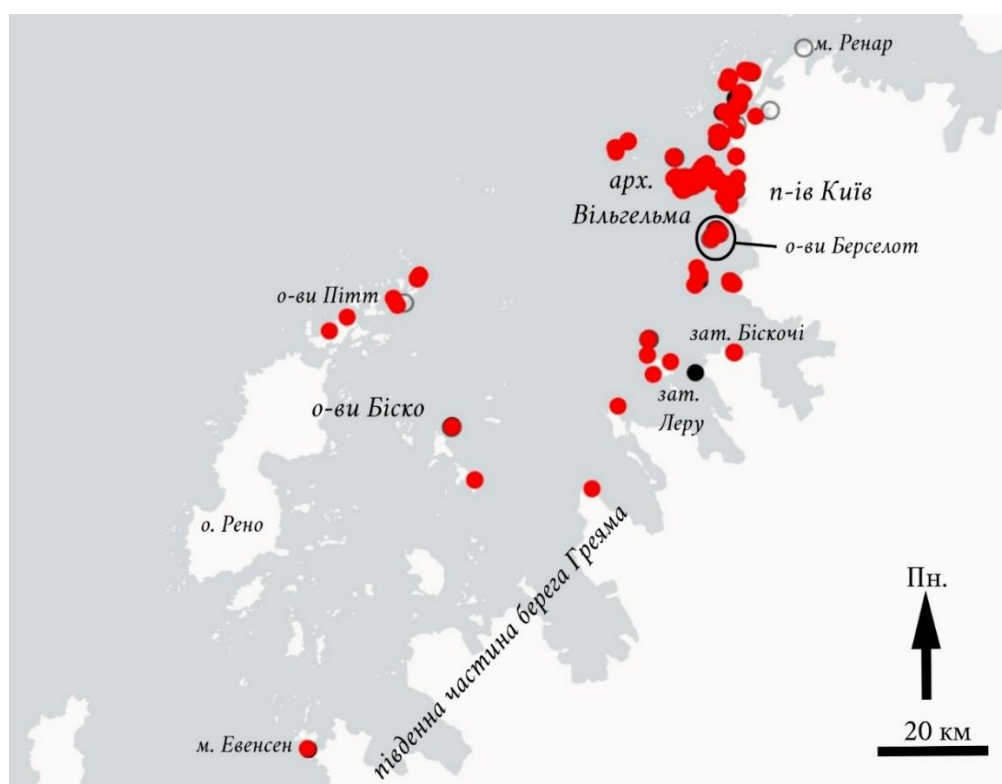


Рис. 3.5. Поширення *Belgica antarctica* в районі берега Грея та прилеглих островів. Червоні точки позначають локалітети, де вид було виявлено; незафарбовані – де не виявлено; чорні – за літературними даними

3.4.1. Півострів Київ

На півострові Київ 2 143 особини *B. antarctica* зареєстровано у 60 зразках із восьми місць збору (рис. 3.6): оаза бухти Жирар, Едж-Гіл, вершина гори Демарія, підніжжя гори Скотт, миси Туксен, Перес, Мут-Пойнт та Расмусен-Пойнт, а також на одному невеликому прилеглому острові Расмусен, розташованому приблизно за 900 м на південний схід від Расмусен-Пойнт у бухті Ведінгтон.



Рис. 3.6. Поширення *Belgica antarctica* в районі архіпелагу Вільгельма, півострова Київ та островів Берселот. Червоні точки позначають локалітети, де вид виявлено; незафарбовані – де не виявлено; чорні – за літературними даними

Оаза бухти Жирар: 36 личинок *B. antarctica*, локалітет -65,138483°, -64,001083°, 14.03.2024 (П. Коваленко).

Примітки. Це перша реєстрація виду для цієї оази. В субстраті, зібраному з протилежного (північного) берега бухти у 2020 році, зазначена комаха була відсутня (Kovalenko et al., 2021b).

Підніжжя гори Скотт: 39 личинок, 2 лялечки, 8 імаго (5 ♂, 3 ♀) *B. antarctica*, локалітет -65,16155°, -64,07443°, 05.03.2012 (О. Салганський).

Примітки. У роботі Kovalenko et al. (2021b) помилково вказано, що зазначені координати відповідають локалітету з мису Туксен. Це перша реєстрація *B. antarctica* для цього місця.

Мут-Пойнт: виявлено 201 особину *B. antarctica* в семи пробах субстрату з цього місця, зібраних у 2022 та 2025 роках. 1) 26 личинок, локалітет -65,203833°, -64,075389°, 26.01.2022 (П. Коваленко); 2) 79 личинок, локалітет -65,203826°, -64,075375°, 10.02.2022 (П. Коваленко); 3) 18 личинок, локалітет -65,203667°, -64,076147°, 10.03.2022 (П. Коваленко); 4) 55 личинок, локалітет -65,203830°, -64,075379°, 10.03.2022 (П. Коваленко); 5) 17 імаго (13 ♂, 4 ♀), локалітет -65,20358°, -64,07625°, 17.01.2025 (С. Єрмоленко); 6) 2 личинки, локалітет -65,20357°, -64,07514°, 20.02.2025 (С. Єрмоленко); 7) 3 личинки, 1 ♀ імаго, локалітет -65,20355°, -64,07622°, 20.02.2025 (С. Єрмоленко).

Примітки. Перше повідомлення про наявність *B. antarctica* для цього місця.

Едж-Гіл: ідентифіковано 78 особин *B. antarctica*. 57 ♂ та 6 ♀ імаго, 3 лялечки, 12 личинок, локалітет -65,238056°, -64,070000°, 20.12.2019 (І. Дикий).

Примітки. Це перше задокументоване підтвердження виду для цього місця.

Расмусен-Пойнт: було виявлено 271 особину *B. antarctica* в одинадцяти зразках протягом 2007–2024 років із кількох локалітетів. 53 личинки – у 2007 (В. Трохимець, N = 1); 64 особини – у 2020 (В. Трохимець, N = 1; І. Дикий, N = 1); 120 особин – у 2021

(О. Салганський, N = 4); 5 личинок – у 2022 (П. Коваленко, N = 1); 29 личинок у 2024 (П. Коваленко, N = 3).

Примітки. Це перші дані про наявність виду в зазначеному місці. Також тут було зібрано *B. antarctica* у 2023 році іншими дослідниками (Teets & Kawarasaki, 2024), де воно підписане як «мис Расмусен».

Острів Расмусен: усього 364 особини *B. antarctica* ідентифіковано в п'яти із семи досліджених зразків субстрату у 2020, 2022 та 2024 роках. Вперше зареєстровано на цьому острові 07.03.2020: 41 личинка в локалітеті з координатами -65,256990°, -64,078890° та 45 личинок у локалітеті -65,257190°, -64,077070° (В. Трохимець). Підтверджено наявність цього виду для цього острова у пізніших зборах: 1) 137 личинок, локалітет -65,256931°, -64,079133°, 20.02.2022 (П. Коваленко); 2) 47 личинок у локалітеті -65,257020°, -64,078774°, 20.02.2022 (П. Коваленко); 3) 94 личинки в локалітеті -65,25739°, -64,07727°, 18.12.2024 (С. Єрмоленко).

Примітки. Раніші дані про присутність виду на цьому острові відсутні (Kovalenko et al., 2021b).

Мис Туксен: загалом 846 особин *B. antarctica* виявлено у 23 із 24 проаналізованих зразків, зібраних у період з 2007 по 2025 роки. Вісім личинок у 2007 році (матеріал зібрав В. Трохимець, N = 1); 92 личинки – у 2020 (В. Трохимець, N = 3); 47 личинок та 34 імаго – у 2021 (О. Салганський, N = 2); 203 личинки – у 2022 (П. Коваленко, N = 3); 90 личинок та 110 імаго – у 2023 (П. Коваленко, N = 4); 164 особини – у 2025 (С. Єрмоленко, N = 10).

Примітки. Перша реєстрація виду на цьому мисі датується 1909 роком (Keilin, 1913), повторно його було виявлено у 1963 році (Wirth & Gressitt, 1967).

Гора Демарія: ідентифіковано *B. antarctica* у мохах із району вершини гори у 2012 та 2024 роках: 1) 4 ♀ та 8 ♂ імаго, 4 лялечки, 47 личинок, локалітет -65,282435°, -64,100000°, 05.03.2012 (О. Салганський); 2) 1 личинка, локалітет -65,281398°, -64,100804°, 03.03.2024 (А. Пуговкін). Приблизна висота над рівнем моря обох локалітетів – 600 м.

Примітки. Це перші реєстрації *B. antarctica* для зазначеної території, а також найвищі точки над рівнем моря, де виявлено цей вид комах. Його не було виявлено поблизу зазначених локалітетів у 2022 році (-65,279717°, -64,103793°, 27.02.2022, П. Коваленко, N = 1). У статті Kovalenko et al. (2021b) зразки, зібрані у 2012 році, позначені як такі, що були зібрані на мисі Туксен, оскільки сама гора розташована на ньому; натомість у дослідженні Kovalenko et al. (2021a) відмічено, що цей же матеріал був зібраний саме на горі Демарія.

Мис Перес: усього виявлено 234 особини та одну кладку яєць у дев'яти зразках. 1) 3 личинки, локалітет -65,404133°, -64,099867°, 06.01.2008 (В. Трохимець); 2) 6 личинок у локалітеті -65,404130°, -64,100000°, 25.02.2020 (В. Трохимець); 3) 96 личинок у локалітеті -65,407730°, -64,097250°, 25.02.2020 (В. Трохимець); 4) 20 личинок у локалітеті -65,408961°, -64,086820°, 14.03.2022 (П. Коваленко); 5) 5 ♂ та 1 ♀ імаго, 1 личинка, 1 кладка яєць у локалітеті -65,404488°, -64,099354°, 21.12.2023 (П. Коваленко); 6) 19 личинок у локалітеті -65,407567°, -64,097567°, 08.02.2024 (П. Коваленко); 7) 1 личинка у локалітеті -65,407583°, -64,097550°, 08.02.2024 (П. Коваленко); 8) 3 личинки у локалітеті -65,407600°, -64,097567°, 08.02.2024 (П. Коваленко); 9) 62 ♂ та 12 ♀ імаго, 5 личинок у локалітеті -65,409430°, -64,084269°, 08.02.2024 (П. Коваленко).

Примітки. Вперше *B. antarctica* виявлено на мисі Перес у 1909 році (Keilin, 1913).

Отримані результати показують, що сьогодні вид залишається поширеним уздовж усієї вільної від льодовиків прибережної зони півострова Київ.

3.4.2. Архіпелаг Вільгельма

У матеріалі, зібраному на островах архіпелагу Вільгельма, було виявлено найбільшу кількість особин *B. antarctica* – загалом, без урахування знайдених кладок яєць, 18 371 особину протягом 2007–2025 років. Усього наявність виду зафіксовано в 506 пробах із 35 островів та 5 скель архіпелагу (рис. 3.6), а саме: Лам'я, Елізабет

(острови Данеброг); Ноб, Блакитноокий (Анаграм); Фанфари, Ірізар, Малий Ірізар, Вісімка, Уругвай, Корнер, Гротто, Галіндез, Індикатор, Вінтер, Скуа, Леопард, Блек, Маринича, Янцелевичів, Західне Порося, Центральне Порося, Східне Порося, Бондарчука, Мітіна, Крапля, Дика, Зуб, Пташина (Аргентинські острови); Великий Ялур, Ялур Аделі, Гігантеус (острови Ялур); Локатор (Рока); два безіменні острови (острови Крулс); Бут, Плено, Ховгард, Пітерман, Стерна, Дарбу (додаток Ж).

3.4.2.1. Окремі острови архіпелагу Вільгельма

Острів Бут: усього за період із 2007 по 2024 роки виявлено 818 особин та вісім кладок яєць *V. antarctica* у 22 із 23 досліджених зразків. 69 личинок та 2 лялечки – у 2007 (В. Трохимець, N = 2); 160 личинок – у 2020 (В. Трохимець, N = 4); 303 особини – у 2022 (І. Парнікоза, N = 2; П. Коваленко, N = 7); 284 особини і 8 кладок яєць – у 2024 (П. Коваленко, N = 2; С. Єрмоленко, N = 5).

Примітки. Вперше вид виявлено на цьому острові у 1904 році (Roubaud, 1907), а також невдовзі, протягом 1908–1909 років, його зібрано повторно (Keilin, 1913).

Острів Дарбу: виявлено 273 особини та 32 кладки яєць *V. antarctica* у тринадцяти зразках, зібраних із 2008 по 2024 роки. 30 личинок – у 2008 (В. Трохимець, N = 2); 5 личинок – у 2020 (В. Трохимець, N = 1); 3 личинки – у 2022 (П. Коваленко, N = 1); 8 ♂ імаго, 1 лялечка, 73 личинки – у 2023 (П. Коваленко, N = 2); 32 кладки яєць, 123 личинки, 30 імаго – у 2024 (П. Коваленко, N = 7).

Примітки. Першими свідченнями присутності виду на острові є зразки, зібрані впродовж 1981–1982 років (Usher & Edwards, 1984, 1986).

Острів Пітерман: *V. antarctica* зафіксовано у 71 із 79 проаналізованих зразків, зібраних у період із 2007 по 2025 роки, – всього 2 898 особин і 30 кладок яєць. 1308 личинок та 39 лялечок – у 2007 (В. Трохимець, N = 24); 201 личинка – у 2008 (В. Трохимець, N = 2); 429 личинок – у 2020 (В. Трохимець, N = 9); 14 ♀ та 34 ♂ імаго, 145 личинок – у 2021 (О. Салганський, N = 9); 132 личинки – у 2022 (П. Коваленко, N = 4); 30 кладок яєць, 362 личинки, 31 лялечка, 84 імаго – у 2024 (С. Єрмоленко, N = 8;

П. Коваленко, N = 12); 117 личинок, 1 лялечка та 1 ♂ імаго – у 2025 (С. Єрмоленко, N = 3).

Примітки. Про присутність виду на острові існують раніші свідчення зарубіжних науковців: у 1909 році (Keilin, 1913; автор також відмічає вид на скелях поблизу південної частини острова) та не пізніше 2011 року (Allegrucci et al., 2012). Також існують публікації на основі матеріалу, зібраного вітчизняними дослідниками, в яких наведено інформацію про *B. antarctica* на острові впродовж 2006–2010 років (Caruso et al., 2013; Trokhymets et al., 2014).

Острів Плено: з 2007 по 2022 роки вдалося зібрати 789 особин *B. antarctica*. Чотири личинки виявлено у 2007 році (В. Трохимець, N = 1); 659 личинок – у 2020 (В. Трохимець, N = 3); 8 ♂ та 5 ♀ імаго, 56 личинок – у 2021 (О. Салганський, N = 2); 57 личинок – у 2022 (П. Коваленко, N = 1).

Примітки. Вид реєстрували на острові раніше – у 1963 та 1965 роках, згідно з даними Wirth and Gressitt (1967), а також пізніше – у 2024 році, згідно з оприлюдненими спостереженнями на iNaturalist (n.d.).

Острів Стерна: 70 личинок *B. antarctica* виявлено в матеріалі, зібраному в локалітеті -65,382870°, -64,227022°, 26.03.2022 (І. Парнікоза).

Примітки. До цього дані про поширення виду на острові були відсутні.

Острів Ховгард: у 35 із 41 проаналізованого зразка, зібраних переважно зі східної частини острова з 2007 по 2024 роки, виявлено 11 кладок яєць та 1619 особин *B. antarctica*. 277 личинок виявлено у 2007 році (В. Трохимець, N = 5); 725 личинок – у 2020 (В. Трохимець, N = 9); 44 личинки та 1 ♂ – у 2021 (О. Салганський, N = 4); 72 личинки – у 2022 (П. Коваленко, N = 5); 11 кладок яєць, 437 личинок, 5 лялечок, 51 ♂ та 7 ♀ імаго – у 2024 (С. Єрмоленко, N = 1; П. Коваленко, N = 11).

Примітки. Вид уперше виявили на острові у 1904 році за даними Roubaud (1907). Пізніше його присутність зафіксували у 1963 та 1965 роках Wirth and Gressitt (1967).

Отже, *B. antarctica* залишається розповсюдженою на окремих островах (які не входять до складу менших груп) архіпелагу Вільгельма й у наші дні. Це свідчить на користь того, що умови навколишнього середовища в цьому регіоні залишаються сприятливими для виживання виду.

3.4.2.2. Групи островів архіпелагу Вільгельма, що не входять до Аргентинських островів

Острови Анаграм: у пробах безхребетних із двох островів цієї групи вдалося ідентифікувати *B. antarctica*. **Острів Ноб:** 67 личинок, локалітет -65,203920°, -64,316790°, 22.02.2020 (В. Трохимець). **Острів Блакитноокий:** 41 личинка, локалітет -65,206160°, -64,311780°, 22.02.2020 (В. Трохимець).

Примітки. Це перші дані про наявність *B. antarctica* на зазначених островах. Острів Блакитноокий у роботі Kovalenko et al. (2021b) підписаний як «безіменний острів поруч з островом Ноб».

Острови Данебруг: *B. antarctica* була присутня у 2020 році на двох островах з цієї групи. **Острів Елізабет:** 1) 43 личинки, локалітет -65,074360°, -64,104940°, 18.02.2020 (В. Трохимець); 2) 28 личинок, локалітет -65,075640°, -64,099350°, 18.02.2020 (В. Трохимець). **Острів Лам'я:** 1) 37 личинок, локалітет -65,084150°, -64,113210°, 18.02.2020 (В. Трохимець); 2) 13 личинок, локалітет -65,084260°, -64,113300°, 18.02.2020 (В. Трохимець); 3) 9 личинок, локалітет -65,084430°, -64,106710°, 18.02.2020 (В. Трохимець).

Примітки. Це перша реєстрація *B. antarctica* для зазначених двох островів (Kovalenko et al., 2021b).

Острови Крулс. *Belgica antarctica* виявлено на двох безіменних. **Перший острів:** 24 личинки, локалітет -65,196750°, -64,538667°, 02.02.2008 (В. Трохимець). **Другий острів:** 4 личинки, локалітет -65,190317°, -64,537333°, 02.02.2008 (В. Трохимець). Підтверджено наявність цього виду через 16 років: 93 личинки, локалітет -65,189217°, -64,542567°, 17.03.2024 (П. Коваленко). На розташованих поруч

островах Рока наявність *B. antarctica* зафіксовано у п'яти зразках з **острова Локатор**, зібраних у 2008 та 2024 роках. Матеріал: 23 личинки, локалітет -65,178983°, -64,492017°, 02.02.2008 (В. Трохимець); 97 личинок, локалітет -65,178850°, -64,491890°, 16.02.2008 (В. Трохимець, N = 2). Наявність виду підтверджено через 16 років: 20 личинок у локалітеті -65,179017°, -64,492317°, 17.03.2024 (П. Коваленко).

Примітки. Виявлення *B. antarctica* у 2008 році на зазначених островах є першою реєстрацією цього виду для них за даними Kovalenko et al. (2021b). Також у цій роботі два безіменні острови з групи островів Крулс позначено як один, а острів Локатор підписано як «безіменний острів, острови Рока».

Острови Ялур. Серед зазначеної групи *B. antarctica* виявлено на двох досліджених островах та одній скелі. **Острів Великий Ялур:** 1 419 індивідів *B. antarctica* ідентифіковано в 25 пробах. 6 личинок – у 2007 (В. Трохимець, N = 4); 90 личинок – у 2008 (В. Трохимець, N = 1); 109 ♂ та 63 ♀ імаго, 459 личинок – у 2020 (В. Трохимець, N = 4; І. Дикий, N = 1); 1 ♂ імаго, 217 личинок – у 2022 (П. Коваленко, N = 7); 60 личинок, 30 лялечок, 130 імаго – у 2023 (П. Коваленко, N = 3); 11 ♂ та 1 ♀ імаго, 1 лялечку, 241 личинку – в 2024 (С. Єрмоленко, N = 2; П. Коваленко, N = 3). **Ялур Аделі:** 74 личинки зібрано у 2022 (П. Коваленко, N = 2). **Скеля Гігантеус:** 6 ♂ імаго, 5 личинок (А. Джулай).

Примітки. Острів Великий Ялур у Kovalenko et al. (2021b) позначено як «безіменний острів (1) островів Ялур», скелю Гігантеус – «безіменний острів (2) островів Ялур». Це перше свідчення про наявність *B. antarctica* на острові Ялур Аделі та скелі Гігантеус. Опубліковані дані про наявність виду на острові Великий Ялур за період із 2006 по 2008 роки (Caruso et al., 2013).

Для відслідковування можливих змін ареалу *B. antarctica* на зазначених островах слід проводити подальші моніторингові дослідження фауни безхребетних.

3.4.2.3. Аргентинські острови

Усього 9 884 особини та 40 кладок яєць *B. antarctica* виявлено в дослідженому матеріалі з двадцяти чотирьох островів і скель цієї групи.

Острів Блек: усього зафіксовано 893 особини *B. antarctica* у десяти пробах безхребетних. 46 личинок – у 2007 році (В. Трохимець, N = 2); 127 личинок – у 2020 (В. Трохимець, N = 4); 300 личинок, 1 лялечку та 1 ♂ імаго – у 2022 (П. Коваленко, N = 4).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2007 році є першим свідченням її присутності для зазначеного острова (Kovalenko et al., 2021b).

Острів Бондарчука: з 2008 по 2024 роки було виявлено 126 особин *B. antarctica* в шести з восьми досліджуваних зразків. 18 личинок – у 2008 (В. Трохимець, N = 1); 31 личинку – в 2020 (В. Трохимець, N = 2); 1 ♀ та 1 ♂ імаго – у 2021 (О. Салганський, N = 1); 9 личинок – у 2024 році (П. Коваленко, N = 2).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2008 році є першим свідченням її присутності для зазначеного острова; в роботі Kovalenko et al. (2021b) позначено як «безіменний острів (1) Бархан».

Острів Вінтер: у 17 з 19 проб безхребетних виявлено 467 екземплярів *B. antarctica*. 71 личинка – у 2020 році (В. Трохимець, N = 4); 36 личинок – у 2021 (О. Салганський, N = 4); 26 личинок – у 2022 (П. Коваленко, N = 5); 304 личинки, 28 лялечок, 2 ♂ імаго – у 2024 (С. Єрмоленко, N = 4).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2020 році є першими задокументованими даними її присутності для острова (Kovalenko et al., 2021b).

Острів Вісімка: виявлено 405 особин та чотири кладки яєць *B. antarctica* у сімнадцяти пробах. 9 личинок – у 2020 році (В. Трохимець, N = 1); 4 личинки – у 2022 (П. Коваленко, N = 1); 137 личинок, 54 лялечки, 45 імаго – у 2023 (П. Коваленко, N = 5); 1 ♂ та 1 ♀ імаго, 154 личинки, 4 кладки яєць – у 2024 (С. Єрмоленко, N = 3; П. Коваленко, N = 7).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2020 році є першим свідченням її присутності для зазначеного острова; острів позначений як «безіменний острів Аргентинських островів» у статті Kovalenko et al. (2021b).

З-поміж Аргентинських островів (та й загалом) найбільше особин *B. antarctica* було виловлено на **острові Галіндез** – всього 5 237 та 14 кладок яєць у 115 зі 144 проаналізованих зразків. 134 личинки, 14 лялечок – у 2007 році (В. Трохимець, N = 7); 1 ♂ та 1 ♀ імаго, 40 личинок – у 2008 (В. Трохимець, N = 2); 101 ♂ та 30 ♀ імаго, 16 личинок – у 2019 (І. Дикий, N = 2); 863 личинки – у 2020 (В. Трохимець, N = 17); 347 личинок – у 2021 (О. Салганський, N = 6; М. Набокін, N = 3; В. Ткаченко, N = 2); 14 кладок яєць, 2 479 личинок, 8 лялечок, 176 ♂ та 20 ♀ імаго – у 2022 (С. Глозов, N = 3; П. Коваленко, N = 53); 510 личинок, 30 лялечок, 140 імаго – у 2023 (А. Пуговкін, N = 6; П. Коваленко, N = 4); 273 личинки, 2 лялечки, 51 ♂ та 1 ♀ імаго – у 2024 (С. Єрмоленко, N = 6; П. Коваленко, N = 3); 1 ♂ імаго, 37 личинок – у 2025 (С. Єрмоленко, N = 1).

Примітки. Вперше вид зареєстровано на острові у 1963 році (Wirth & Gressitt, 1967), згодом – у 1980 (Block, 1982, 1983) та 1981 роках (Block, 1982). За даними Caruso et al. (2013), його присутність на острові була зафіксована і в проміжку з 2006 по 2008 рік.

Острів Гротто: виявлено 108 личинок у восьми з дев'яти проаналізованих зразків. 44 личинки – у 2020 році (В. Трохимець, N = 2); 5 личинок – у 2021 (О. Салганський, N = 1); 44 личинки – у 2022 (П. Коваленко, N = 3); 14 личинок – у 2024 (П. Коваленко, N = 1); 1 личинка – у 2025 (С. Єрмоленко, N = 1).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2020 році є першим задокументованим підтвердженням присутності цього виду для зазначеного острова (Kovalenko et al., 2021b). Проте не можна відкидати можливості того, що цю комаху вдалося ідентифікувати на острові раніше – ще у 2006–2007 або 2009–2010 роках (Дукуу et al., 2012), але чіткої вказівки, що на цьому острові її було знайдено, у наведеній роботі не зазначено.

Острів Західне Порося: виявлено *B. antarctica* у двох зразках: 1) 1 личинка в локалітеті -65,243763°, -64,279475°, 12.02.2020 (В. Трохимець); 2) 3 личинки в локалітеті -65,243748°, -64,279728°, 10.02.2022 (П. Коваленко).

Примітки: Наявність *B. antarctica* у 2020 році – перше повідомлення про її присутність на зазначеному острові (Kovalenko et al., 2021b).

Острів Індикатор: за період дослідження виявлено 436 особин та 10 кладок яєць *B. antarctica* в 13 з 15 проаналізованих зразків. 67 личинок – у 2020 році (В. Трохимець, N = 1); 159 личинок, 52 та 2 імаго – у 2022 (П. Коваленко, N = 7); 10 кладок яєць, 30 личинок, 30 лялечок, 80 імаго – у 2023 (П. Коваленко, N = 2); 16 личинок – у 2024 (П. Коваленко, N = 2).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2020 році – перше повідомлення про її присутність на зазначеному острові (Kovalenko et al., 2021b).

Острів Ірізар: за досліджуваний період 648 особин та 10 кладок яєць *B. antarctica* виявлено у 25 зразках. 22 личинки, 12 личинок, 2 ♂ імаго – у 2007 (В. Трохимець, N = 3); 35 личинок – у 2020 (В. Трохимець, N = 2); 19 личинок – у 2022 (П. Коваленко, N = 3); 140 личинок, 137 лялечок, 219 імаго, 10 кладок яєць – у 2023 (П. Коваленко, N = 8); 3 личинки – у 2024 (П. Коваленко, N = 1); 47 личинок, 12 лялечок – у 2025 (С. Єрмоленко, N = 8).

Примітки. Задokumentовано для зазначеного острова вперше учасниками УАЕ (Kovalenko et al., 2021b), зокрема вид було виявлено у зразках мохів звідси, зібраних у проміжку з 2006 по 2010 роки (Caruso et al., 2013).

Острів Корнер: всього 60 особин *B. antarctica* виявлено у п'яти досліджених зразках, зібраних у 2021 та 2024 роках. 1) 1 личинка, локалітет -65,245083°, -64,232889°, 04.02.2021 (О. Салганський); 2) 36 личинок, локалітет -65,244167°, -64,227917°, 21.02.2021 (О. Салганський); 3) 8 личинок, локалітет -65,244967°, -64,233283°, 04.03.2024 (П. Коваленко); 4) 3 личинки, локалітет -65,245017°, -64,233267°, 04.03.2024 (П. Коваленко); 5) 12 личинок, локалітет -65,245050°, -64,233517°, 04.03.2024 (П. Коваленко).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2021 році є першим задокументованим свідченням присутності цієї комахи для цього острова (Kovalenko et al., 2021b). Разом з тим, вид, імовірно, міг бути ідентифікований на острові ще у 2006–2007 або 2009–2010 роках (Дукуу et al., 2012), проте чіткої вказівки, що саме тут його було знайдено, у цій роботі не зазначено.

Острів Леопард: усього 142 особини *B. antarctica* виявлено у п'яти досліджених зразках. 1) 1 личинка, локалітет -65,254783°, -64,287783°, 05.05.2007 (В. Трохимець); 2) 14 личинок, локалітет -65,254867°, -64,287000°, 05.05.2007 (В. Трохимець); 3) 54 личинки, локалітет -65,254860°, -64,286860°, 27.02.2020 (В. Трохимець); 4) 56 личинок, локалітет -65,255060°, -64,286140°, 27.02.2020 (В. Трохимець); 5) 17 личинок, локалітет -65,255121°, -64,290177°, 11.02.2022 (П. Коваленко).

Примітки. У 1981 році було зібрано 847 личинок з цього острова (Usher & Edwards, 1984).

Острів Малий Ірізар: 5 личинок виявлено в локалітеті -65,231992°, -64,217424°, 27.03.2024 (П. Коваленко).

Примітки. Це перше свідчення про присутність *B. antarctica* на зазначеному острові.

Острів Маринича: 7 личинок *B. antarctica* виявлено в локалітеті -65,236860°, -64,277180°, 15.02.2020 (В. Трохимець).

Примітки. Це перше свідчення про наявність цього комара-дзвінця для зазначеного острова згідно з Kovalenko et al. (2021b); підписаний як «найбільший безіменний найпівденніший острів островів Фордж».

Острів Мітіна: 11 личинок *B. antarctica* виявлено в локалітеті -65,236083°, -64,307700°, 30.01.2008 (В. Трохимець).

Примітки. Це перше свідчення про наявність цього комара-дзвінця для зазначеного острова згідно з Kovalenko et al. (2021b); підписаний як «безіменний острів (2) Бархан».

Острів Скуа: виявлено 605 особин *B. antarctica* у 26 з 32 проаналізованих зразків, зібраних з 2007 по 2024 роки. 27 личинок – у 2007 (В. Трохимець, N = 2); 186 личинок – у 2020 (В. Трохимець, N = 2); 22 ♂ та 17 ♀ імаго, 45 личинок – у 2021 (О. Салганський, N = 3); 24 личинки – у 2022 (П. Коваленко, N = 6); 6 ♂ та 4 ♀ імаго, 1 лялечка, 273 личинки – у 2024 (С. Єрмоленко, N = 6; П. Коваленко, N = 7).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2007 році є першим свідченням присутності цієї комахи для зазначеного острова (Kovalenko et al., 2021b).

Острів Східне Порося: зафіксовано наявність 101 особини в семи з дев'яти проаналізованих зразків. 1 личинка, локалітет -65,242420°, -64,271920°, 12.02.2020 (В. Трохимець). Підтверджено наявність цього виду в усіх шести досліджених у 2022 році зразках субстрату (П. Коваленко).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2020 році є першим свідченням присутності цієї комахи для зазначеного острова відповідно до даних Kovalenko et al. (2021b).

Острів Уругвай: виявлено 718 особин та дві кладки яєць у 30 з 32 проаналізованих зразків. 10 личинок – у 2007 році (В. Трохимець, N = 1); 63 личинки – у 2020 (В. Трохимець, N = 3); 1 ♀ імаго, 5 личинок – у 2021 (О. Салганський, N = 2); 1 ♂ імаго, 2 кладки яєць, 190 личинок, 9 лялечок – у 2022 (П. Коваленко, N = 5); 6 ♂ імаго, 231 личинка – у 2024 (С. Єрмоленко, N = 5; П. Коваленко, N = 4); 11 ♂ та 12 ♀ імаго, 68 лялечок, 111 личинок – у 2025 (С. Єрмоленко, N = 10).

Примітки. У попередній роботі (Kovalenko et al., 2021b) помилково вказано, що зібрані учасниками УАЕ особини *B. antarctica* є першою реєстрацією виду для острова. Проте згідно з літературними даними (Tilbrook, 1967) вид було вказано для острова Уругвай ще за результатами аналізу матеріалу, зібраного 1964 року.

Острів Фанфари: 195 особин *B. antarctica* ідентифіковано в семи проаналізованих зразках. 44 личинки – у 2007 році (В. Трохимець, N = 2); 56 ♂ та 22 ♀ імаго, 1 лялечка, 13 личинок – у 2020 (І. Дикий, N = 1); 6 ♂ та 1 ♀ імаго, 52 личинки – у 2024 (П. Коваленко, N = 4).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2007 році є першим свідченням присутності цієї комахи для зазначеного острова згідно з Kovalenko et al. (2021b).

Острів Центральне Порося: 109 екземплярів *B. antarctica* ідентифіковано. 36 личинок – у 2020 (В. Трохимець, N = 2); 14 личинок – у 2022 (П. Коваленко, N = 4); 59 личинок – у 2024 (П. Коваленко, N = 4).

Примітки. Згідно з Kovalenko et al. (2021b) виявлення *B. antarctica* у 2020 році є першим свідченням її присутності для цього острова.

Острів Янцелевичів: 12 личинок, локалітет -65,237240°, -64,272730°, 15.02.2020 (В. Трохимець).

Примітки. У Kovalenko et al. (2021b) підписаний як «безіменний острів (2), острови Фордж»; перше свідчення про присутність *B. antarctica* на зазначеному острові.

Скелі Пташині: зафіксовано присутність *B. antarctica* на одній з них; 3 личинки, локалітет -65,237010°, -64,311910°, 28.02.2020 (В. Трохимець). **Скеля Дика:** 12 личинок у чотирьох розташованих поруч локалітетах виявлено 10.02.2022 (П. Коваленко). **Скеля Зуб:** виявлено 4 личинки у локалітеті -65,254420°, -64,274930°, 12.02.2020 (В. Трохимець, N = 2). **Скеля Крапля:** 3 личинки, локалітет -65,246936°, -64,244171°, 03.02.2022 (П. Коваленко).

Примітки. Наведено перші підтверджені відомості про поширення *B. antarctica* на всіх зазначених скелях. У Kovalenko et al. (2021b) скеля Пташина позначена як «безіменний острів (3) Бархан», а скеля Зуб – як «безіменний острів поблизу острова Вінтер».

До кінця 1960-х років район Аргентинських островів вважався найпівденнішою частиною ареалу *B. antarctica* (Schuster, 1969; Usher & Edwards, 1984). Хоча наявність виду в цьому регіоні відзначалася ще в ранніх роботах (зокрема, з 1909 р.; Keilin, 1913), проте конкретні острови архіпелагу не були чітко ідентифіковані. У праці Wirth and Gressitt (1967) використано неформальну назву «острів Пінгвін», яка нині не застосовується, що унеможливорює точну локалізацію місць збору матеріалу.

Водночас існують численні підтвердження присутності виду на Аргентинських островах, отримані в межах досліджень біорізноманіття наземних безхребетних учасниками попередніх УАЕ в співпраці як з іноземними, так і з українськими науковцями (Polishuk et al., 2009; Dykyy et al., 2012; Caruso et al., 2013; Kovalenko et al., 2021b).

Загалом, *B. antarctica* виявлено на всіх досліджених Аргентинських островах, що підтверджує його значне поширення в межах цього архіпелагу. З огляду на те, що в попередніх роботах цей регіон уже розглядався як складова ареалу виду, наведений перелік доцільніше трактувати як уточнення конкретних локалітетів поширення, а не як свідчення експансії виду в межах архіпелагу протягом періоду досліджень.

3.4.3. Острови Берселот

На трьох із-поміж досліджених островів Берселот усього виявлено 758 особин *B. antarctica* з 2007 по 2025: Україна (найбільший з архіпелагу), Малий Берселот та Грін.

Острів Грін: виявлено в одному з семи досліджених зразків. 1 личинка у локалітеті з координатами -65,322565°, -64,153736°, 02.03.2022 (П. Коваленко).

Примітки. Згідно з літературними даними, вперше вид було зібрано на острові у 1981 році (Usher & Edwards, 1986). Не було виявлено в єдиному дослідженому зразку із зазначеного острова у 2020 році (Kovalenko et al., 2021b): локалітет -65,322700°, -64,150970°, 09.03.2020 (В. Трохимець).

Острів Малий Берселот: усього 196 особин із зазначеного острова виявлено у 2020 році. 146 личинок у локалітеті -65,336960°, -64,170440°, 09.03.2020 (В. Трохимець, N = 2); 50 личинок у локалітеті -65,336740°, -64,173870°, 09.03.2020 (В. Трохимець).

Примітки. Перше свідчення про присутність *B. antarctica* на цьому острові; в Kovalenko et al. (2021b) позначений як «невідомий острів поруч з островом Берселот».

Острів Україна: виявлено 561 особину *B. antarctica* в 17 з 20 проаналізованих проб. 5 личинок – у 2007 році (В. Трохимець, N = 1); 22 личинки – у 2022 (П. Коваленко, N = 1); 185 личинок, 9 лялечок, 80 дорослих особин – у 2023 (П. Коваленко, N = 7); 121 личинка – у 2024 (П. Коваленко, N = 7); 139 личинок – у 2025 (С. Єрмоленко, N = 1).

Примітки. У підписах, наведених у Kovalenko et al. (2021b), позначений як «острів Берселот». Так же підписано острів у статтях Allegrucci et al. (2012) та Edgington et al. (2023). У першій публікації точну дату збору матеріалу не вказано. Враховуючи, що рукопис статті був поданий до редакції журналу наприкінці 2011 року, саме цей рік є найпізнішим можливим часом збору матеріалу з острова. У другій публікації досліджено особини *B. antarctica*, виловлені на острові у 2008 році, проте вказано некоректні координати збору.

Задokumentовано, що вид зустрічається принаймні на трьох із островів Берселот. Водночас він, імовірно, також присутній і на інших, зокрема Сварга, Івана Хмари та Байди, проте для встановлення цього факту потрібні подальші дослідження.

3.4.4. Район заток Біскочі та Леру

Всього 484 особини та 1 кладку яєць *B. antarctica* виявлено в зразках із зазначеного району.

Острів Лахіл: 55 особин виявлено в трьох локалітетах. 1) 42 личинки, локалітет -65,533430°, -64,328680°, 25.02.2020 (В. Трохимець); 2) 5 личинок, локалітет -65,553605°, -64,395064°, 07.02.2020 (І. Парнікоза); 3) 8 личинок, локалітет -65,522896°, -64,417755°, 09.01.2024 (П. Коваленко, N = 2).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2020 році є першим свідченням присутності цієї комахи на зазначеному острові згідно з Kovalenko et al. (2021b).

Острів Сагайдачного: *B. antarctica* присутня у двох зразках. 1) 5 личинок, локалітет -65,498033°, -64,413117°, 18.01.2008 (В. Трохимець); 2) 1 кладка яєць, 31

личинка, 1 лялечка, 5 ♂ імаго, локалітет -65,496750°, -64,414283°, 24.02.2024 (П. Коваленко).

Примітки. Наявність *B. antarctica* у 2008 році є першим свідченням присутності цієї комахи на зазначеному острові згідно з Kovalenko et al. (2021b); у зазначеній роботі острів позначено як «острів Ліпман», оскільки він є найбільшим серед островів Ліпман.

Острів Чавез: виявлено 88 личинок *B. antarctica* в локалітеті з координатами -65,604179°, -64,530818°, 15.03.2024 (П. Коваленко).

Примітки. Це перше свідчення наявності *B. antarctica* на зазначеному острові.

Підніжжя гори Вог: виявлено 299 особин *B. antarctica* в семи зібраних протягом 2008–2024 років пробах із цього місця. 30 личинок – у 2008 (В. Трохимець, N = 1); 140 личинок – у 2020 (В. Трохимець, N = 2); 129 личинок – у 2024 році (П. Коваленко, N = 4).

Примітки. Це перше підтверджене свідчення присутності *B. antarctica* у зазначеному локалітеті. Впродовж 1981–1982 років вид було виявлено на мисі Такакі (Usher & Edwards, 1984), розташованому на тому ж півострові (Барісон) приблизно за 6 км на південний захід від досліджених локалітетів.

Цей район загалом залишається недостатньо дослідженим щодо поширення *B. antarctica*. З урахуванням наявних даних можна припустити, що вид потенційно поширений на всіх вільних від льодовиків, вкритих наземною рослинністю ділянках суші, оскільки він регулярно реєструється на сусідніх територіях – архіпелазі Вільгельма та півострові Київ.

3.4.5. Південна частина берега Греяма

У матеріалі, зібраному в 2020 році з двох локалітетів південної частини берега Греяма виявлено 24 особини *B. antarctica*.

Мис Гарсія: 14 личинок, локалітет -65,73547°, -64,63110°, 07.02.2020 (І. Парнікоза).

Примітки. До цього наявність *B. antarctica* на зазначеному мисі не фіксувалася.

Мис Евенсен, півострів Стрешер (навпроти острова Марі): 10 личинок, локалітет -66,143998°, -65,726981°, 09.03.2020 (І. Парнікоза).

Примітки. Найпівденніший і найзахідніший серед досліджених у межах дисертаційної роботи локалітет, у зразках з якого ідентифіковано *B. antarctica*. Наявні відомості про присутність виду на цьому мисі як до проведення наведених зборів – у 2008 році (Edgington et al., 2023) та не пізніше 2011 року (Allegrucci et al., 2012), так і після них – протягом 2023–2024 років (Teets & Kawarasaki, 2024).

Це єдині два досліджені локалітети в цій частині Антарктичного півострова, розташовані на відстані 67 км один від одного (рис. 3.7).

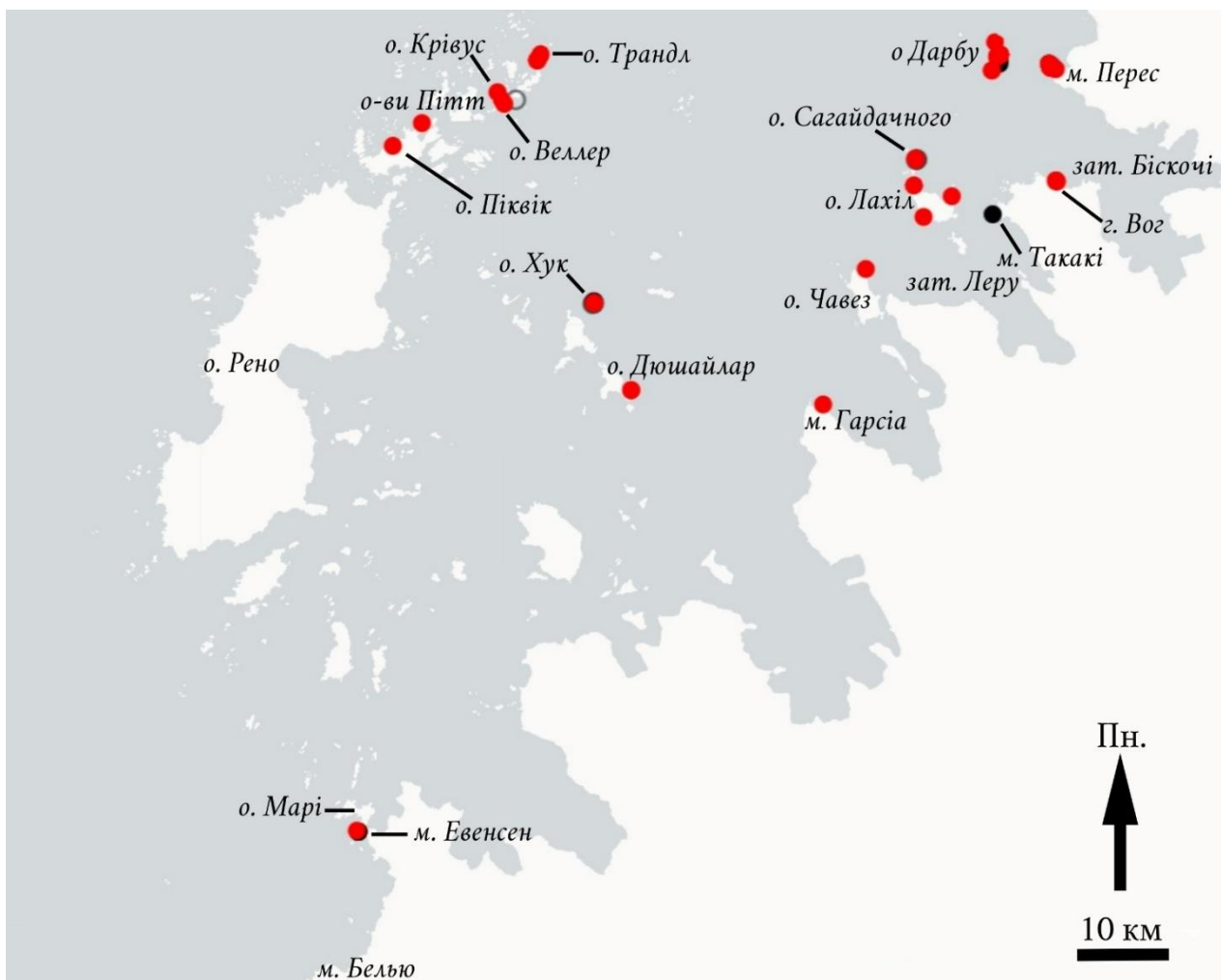


Рис. 3.7. Поширення *Belgica antarctica* в районі заток Бісочі та Леру, локалітетів південної частини берега Греяма й островів Біско. Червоні точки позначають локалітети, де вид виявлено; незафарбовані – де не виявлено; чорні – за літературними даними

Зважаючи на те, що вид також виявлено на всіх, окрім одного, з досліджених прилеглих островів Біско; доцільно у подальших дослідженнях приділити увагу безльодовиковим ділянкам материка, розташованим поруч із ними, для пошуку цього комара-дзвінця. Знахідки, здійснені різними науковими групами протягом майже двох десятиліть, свідчать про тривалу та стабільну присутність *B. antarctica* в районі мису Евенсен.

3.4.6. Острови Біско

Усього 614 особин та 2 кладки яєць *B. antarctica* виявлено на дев'яти островах, які входять до цієї групи: двох окремих та семи, які належать до меншої групи в межах архіпелагу – островів Пітт.

Острів Дюшайлар: 20 личинок, локалітет -65,72158°, -65,08225°, 08.02.2020 (І. Парнікоза, N = 2).

Примітки. Це перше свідчення наявності *B. antarctica* на зазначеному острові (Kovalenko et al., 2021b).

Острів Хук: загалом 29 особин *B. antarctica* виявлено у двох із трьох проаналізованих зразків, зібраних у 2024 році. 1) 5 личинок, локалітет -65,637120°, -65,169725°, 03.03.2024 (І. Парнікоза); 2) 24 личинки, локалітет -65,637271°, -65,169146° (І. Парнікоза).

Примітки. У єдиному проаналізованому зразку, зібраному з цього острова у 2020 році, *B. antarctica* не виявлено. Вперше присутність виду на острові задокументовано у 1969 році (Schuster, 1969). До цього часу південну межу ареалу виду пов'язували з Аргентинськими островами, а на материк – з мисом Перес.

Для більш точного розуміння поширення виду на островах Біско необхідні додаткові дослідження. Зважаючи на те, що для фауни острова Хук він відомий ще з кінця 60-х років минулого століття і досі бракує досліджень видового складу безхребетних наземних екосистем зазначеного архіпелагу, немає достатньо підстав вважати, що отримані дані засвідчують розширення ареалу *B. antarctica* на його території за останні роки.

3.4.6.1. Острови Пітт

Belgica antarctica виявлено на наступних островах із цієї групи: Веллер, Крівус, Піквік, Трандл та трьох малих безіменних островах. Не вдалося виявити цю хірономіду в зразках безхребетних зі ще одного безіменного острова (локалітет -65,43937°, -65,35348°, 2020, В. Трохимець).

Острів Веллер: 23 личинки, локалітет -65,443278°, -65,380500°, 29.01.2022 (П. Коваленко).

Примітки. Перше підтвердження поширення *B. antarctica* на острові.

Острів Крівус: 29 личинок, 2 лялечки, локалітет -65,431967°, -65,396267°, 17.12.2023 (П. Коваленко).

Примітки. Перше свідчення про наявність *B. antarctica* для зазначеного острова.

Острів Піквік: 129 особин *B. antarctica* загалом вдалося ідентифікувати у двох зразках. 1) 77 личинок, 1 лялечка, локалітет -65,484316°, -65,642274°, 29.01.2022 (П. Коваленко); 2) 51 личинка, локалітет -65,462141°, -65,573931°, 29.01.2022 (П. Коваленко).

Примітки. Раніше про наявність *B. antarctica* на цьому острові не повідомлялося.

Острів Трандл: 31 личинка, 1 кладка яєць, локалітет -65,394597°, -65,294882°, 29.01.2022 (П. Коваленко).

Примітки. Перше підтвердження присутності виду на острові.

Безіменний острів №1: виявлено 284 особини *B. antarctica* у зразках, зібраних у 2023 та 2024 роках. 1) 1 ♂ імаго, 56 личинок, локалітет -65,400167°, -65,302683°, 17.12.2023 (П. Коваленко); 2) 3 личинки, 4 лялечки, локалітет -65,400219°, -65,302641°, 17.12.2023 (П. Коваленко); 3) 72 ♂ та 3 ♀ імаго, 115 личинок, локалітет -65,400700°, -65,302600°, 12.01.2024 (П. Коваленко, N = 2); 4) 30 личинок, локалітет -65,400733°, -65,303200°, 12.01.2024 (П. Коваленко).

Примітки. Перша реєстрація *B. antarctica* для зазначеного острова. Острів розташований приблизно за 530 м на південний захід від острова Трандл.

Безіменний острів №2: 8 личинок, локалітет -65,395917°, -65,295583°, 17.12.2023 (П. Коваленко); 6 личинок, локалітет -65,395933°, -65,296100°, 17.12.2023 (П. Коваленко).

Примітки. Перше свідчення про наявність *B. antarctica* для зазначеного острова. Ймовірно, можна розглядати як частину острова Трандл – відмежений від останнього вузьким перешийком, який відкривається під час відливів.

Безіменний острів №3: 1 ♂ імаго, 10 лялечок, 42 личинки, 1 кладка яєць, локалітет -65,439519°, -65,385928°, 29.01.2022 (П. Коваленко).

Примітки. Це перше задокументоване підтвердження наявності *B. antarctica* для зазначеного острова. Острів знаходиться на північ від острова Веллер, відмежований протокою шириною близько 70 м від нього.

Попри те, що поширення *B. antarctica* на островах Пітт задокументовано вперше, це швидше є наслідком недостатнього вивчення видового багатства безхребетних наземних екосистем як цієї групи островів зокрема, так і всіх островів Біско загалом. Оскільки за останні роки є лише кілька робіт, в яких частина зразків безхребетних була зібрана на островах Пітт (Polishchuk et al., 2023; Protsenko et al., 2025; Hushtan et al., 2025).

3.5. Район берегів Лубе та Фальєра, острів Аделаїда з навколишніми островами

За результатами аналізу рослинного субстрату та гніздового матеріалу птахів, зібраного у 2020 та 2024 роках із цього регіону, в жодному з 23 досліджених зразків не вдалося виявити *B. antarctica* (рис. 3.8, додаток II).

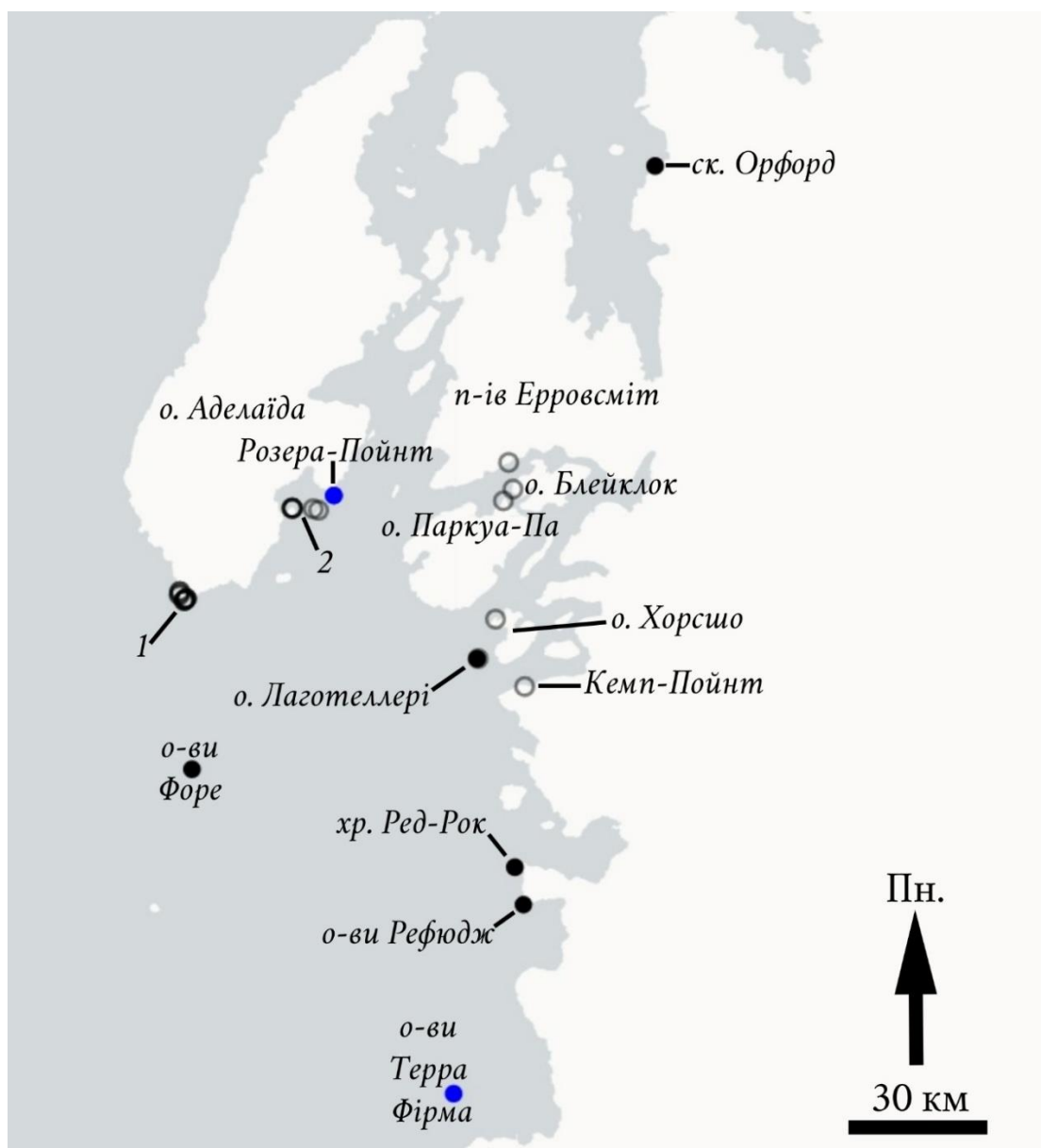


Рис. 3.8. Поширення *Belgica antarctica* в районі берегів Лубе та Фальєра, острова Аделаїда з навколишніми островами. 1 – острів Авіан та найбільш південна точка острова Аделаїда; 2 – острови Анкоридж, Лагун і Леоні. Незафарбовані точки позначають локалітети, де вид не виявлено; чорні – за літературними даними, сині – сумнівні або гіпотетичні дані

Загалом, цей район залишається недостатньо вивченим щодо поширення *B. antarctica*. Зважаючи на те, що тут популяції виду мають бути особливо чутливими до змін клімату через те, що знаходяться на периферії відомого ареалу, слід провести

додаткові дослідження, зокрема в нових локалітетах, з використанням більшої кількості матеріалу.

3.5.1. Берег Лубе, берег Фальєра

З берега Лубе було проаналізовано лише один зразок безхребетних, який походив з південної частини півострова Ерровсміт: локалітет -67,504220°, -67,231650°, 2020 (І. Парнікоза). Сьогодні є вкрай мало повідомлень, які вказують на присутність виду поруч. Так, найближчим є Розера-Пойнт (острів Аделаїда), ця точка знаходиться за понад 38 км на південний схід (рис. 3.8). За даними Usher (1986), *B. antarctica* на зазначеному мисі було виявлено у 1981 та 1982 роках. Трохи далі, за майже 43 км на південь від дослідженого локалітету, розташований острів Лаготеллері, серед видів фауни якого у 2022 році наводиться й ця хірономіда (Secretariat of the Antarctic Treaty, 2022). Безпосередньо на березі Лубе *B. antarctica* було знайдено в 1982 році на скелі Орфорд півострова Пернік (Usher & Edwards, 1984), що за 72 км на північний схід від дослідженого локалітету.

Тільки один зразок проаналізовано й з більш південної частини Антарктичного півострова – Кемп-Пойнт, берег Фальєра: локалітет -67,93874°, -67,14997°, 2020 (І. Парнікоза). Загалом, ця частина розташована в межах ареалу *B. antarctica*, оскільки представників цього виду знаходили в 1981 році за даними Usher and Edwards (1984) на більш південних хребті Ред-Рок та островах Реф'юдж (рис. 3.8), що знаходяться приблизно за 38 та 46 км від обстеженого локалітету відповідно і теж входять до берега Фальєра. Крім цього, вони є ще й найбільш південними науково визнаними точками ареалу цієї хірономіди (Kozeretska et al., 2022). Згідно з даними Secretariat of the Antarctic Treaty (2022), вона зустрічалася у 2022 році й за понад 11 км на північний захід на острові Лаготеллері.

Usher and Edwards (1984) припустили, що *B. antarctica* може також бути присутньою і на островах Терра-Фірма, які знаходяться південніше як від островів Реф'юдж (понад 40 км), так і від хребта Ред-Рок (майже 50 км), але після їхньої роботи

не було обґрунтованих ні підтверджень, ні спростувань наявності виду на цих островах.

Загалом, наразі бракує задокументованих свідчень про наявність *B. antarctica* на континенті вздовж берегів Лубе та Фальєра та на прилеглих островах. Є кілька можливих пояснень такого стану речей. По-перше, мала кількість досліджень фауни наземних екосистем цього регіону. По-друге, невисока щільність особин у популяціях, які знаходяться неподалік відомої південної межі ареалу виду, через що слід залучити більше зразків субстрату для аналізу. По-третє, не слід відкидати ймовірний вплив змін клімату на *B. antarctica* та придатні для виду біотопи, внаслідок чого комаха, яка ще була присутня в цій частині континенту на початку 80-х років минулого століття, зараз тут зникає. По-четверте, наявність прихованих популяцій виду у важкодоступних місцях через потенційні відмінності мікрокліматичних умов та локальну гетерогенність біотопів.

3.5.2. Острів Аделаїда та навколишні острови

Не було відзначено наявність *B. antarctica* в рослинному субстраті та гніздовому матеріалі птахів (N = 21), зібраних у 2020 та 2024 роках з острова Аделаїда та восьми навколишніх островів.

З островів Блейклок, Лаготеллері, Лагун, Паркуа-Па та Хорсшо було зібрано тільки по одному зразку субстрату у 2020 році (І. Парнікоза), повторні збори протягом наступних років не проводилися. З перелічених островів єдиним, де було виявлено *B. antarctica* за літературними даними, є Лаготеллері: на ньому вид було зафіксовано у січні 2022 року (Secretariat of the Antarctic Treaty, 2022). У цьому джерелі також зазначається, що про його присутність на острові було висунуто гіпотезу за результатами попередніх інспекцій у 1989 та 2011 роках, але підтвердження знахідок не наводяться.

Єдиний острів, у пробах субстрату якого було проаналізовано видове різноманіття безхребетних як у 2020 (І. Парнікоза, N = 1), так і у 2024 році (І.

Парнікоза, N = 3) – Леоні. Літературні дані щодо наявності *B. antarctica* на цьому острові наразі відсутні.

Ще із трьох островів: Авіан (І. Парнікоза, N = 7), Аделаїда (І. Парнікоза, N = 4), Анкоридж (І. Парнікоза, N = 1) проаналізовано лише зразки, зібрані у 2024 році. Слід додати, що серед них лише в іншій частині острова Аделаїда – Розера-Пойнт, яка знаходиться за понад 39 км на північний захід від місць, де були зібрані зразки у рамках цієї роботи, було виявлено вид у 1981–1982 роках (Usher, 1986). Втім, інші автори (Convey & Smith, 1997), які проаналізували зразки субстрату з цього ж місця, зібрані протягом антарктичного літа 1994–1995 років, наявність *B. antarctica* не зареєстрували. Згідно з їхнім припущенням, присутність виду на Розера-Пойнт у роботі Usher (1986) є помилкою автора через відсутність як необхідного для виду середовища існування, так і яких-небудь інших свідчень. Проте не можна відкидати й можливості випадкового занесення комахи на Розера-Пойнт, але у зв'язку з відсутністю сприятливих умов вона не змогла закріпитися у зазначеному локалітеті. Convey and Smith (1997) не знайшли *B. antarctica* і на решті з досліджених островів: Анкоридж, Лагун та Леоні. Gressitt (1967b) також не наводить наявність цієї хірономіди для фауни безхребетних острова Авіан у 1966 році.

Є дані про наявність *B. antarctica* у 1981 році на групі невеликих островів Форс (Usher & Edwards, 1986), які знаходяться за понад 30 км від крайньої південної точки острова Аделаїда і майже на тій же широті, що й хребет Ред-Рок та острови Реф'юдж, але за понад 70 км від них.

Як підсумок, можна стверджувати, що на більшості островів у зазначеному регіоні *B. antarctica* найімовірніше відсутня. А оскільки цей вид комарів-дзвінців присутній як у більш північних (скеля Орфорд), так і більш південних локалітетах (хребет Ред-Рок та острови Реф'юдж), це може бути ознакою диз'юнкції ареалу. Тому подальший моніторинг видового різноманіття наземних екосистем цих островів буде корисним для виявлення можливої динаміки змін поширення виду під час змін

клімату, особливо враховуючи їхню близькість до крайньої відомої південної межі його поширення.

3.6. Інші частини західного узбережжя Антарктичного півострова

Не можна оминати поодинокі літературні відомості, згідно з якими *B. antarctica* зустрічається і поза зазначеними у попередніх підрозділах регіонами.

Щодо північної частини ареалу, то відомо, що вид був зафіксований на острові Астролябія у 1981–1982 роках (Usher & Edwards, 1984), а також, імовірно (у роботі не вказано дати збору зразків), на початку 2000-х (Allegrucci et al., 2006). Цей острів не входить ані до архіпелагу Палмера (найближчий острів знаходиться майже за 60 км), ані до Південних Шетландських островів (найближчий острів знаходиться за 90 км), а найближча точка на континенті (берег півострова Триніті) знаходиться на відстані щонайменше 18 км. Зважаючи на це, залишається відкритим питання поширення *B. antarctica* на Антарктичному півострові північніше С'єрва-Пойнт та мису Стернек – у локалітетах берега Девіса та півострова Триніті, а також на східному його узбережжі та прилеглих островах. Відсутність цієї комахи в єдиному проаналізованому зразку безхребетних з мису Легупіль (півострів Триніті) у 2020 році не є достатньою підставою для формування остаточних висновків.

У роботі Gressitt and Leech (1961) зазначено, що *B. antarctica* зустрічається на території Землі Грея, і вказано координати, які відповідають точці, далекій як від східного, так і від західного узбережжя Антарктичного півострова. Більше того, ця точка розташована біля вершини гори, яка вкрита льодовиком. Це суперечить інформації про те, що вид розмножується в солонуватих прибережних водоймах, яку автори наводять буквально в тому ж реченні, цитуючи статтю Rübsaamen (1906). Враховуючи наступні роботи, у яких було або використано зібраний ними матеріал, або за авторства Грессітт (Martin, 1962; Gressitt, 1967a, 1967b; Wirth & Gressitt, 1967), найбільш імовірно, що автори навели приблизні координати, а на увазі мали локалітети вздовж берегів Грея та Данко.

Kozeretska et al. (2022) повідомляють також про неопубліковану раніше знахідку однієї личинки, виявленої в моховому субстраті з мису північно-східної частини острова Олександра I, що омивається затокою Лазарєва ($-69,366667^{\circ}$, $-71,845000^{\circ}$, П. Конвей). Вказаний локалітет цікавий з двох причин. По-перше, він знаходиться майже за 220 км на південний схід від островів Реф'юдж – найпівденнішої науково визнаної межі ареалу *B. antarctica*. По-друге, згідно з Convey et al. (2011), це також найпівденніша відома межа ареалів двох єдиних аборигенних видів покритонасінних рослин Антарктики (*Colobanthus quitensis* та *Deschampsia antarctica*). Якщо виявлена особина не була випадково занесена людьми, а належить до місцевої популяції виду, то відстань між крайніми північною та південною точками природного ареалу цієї хірономіди складає не 995, а майже 1 210 км (рис. 3.9).

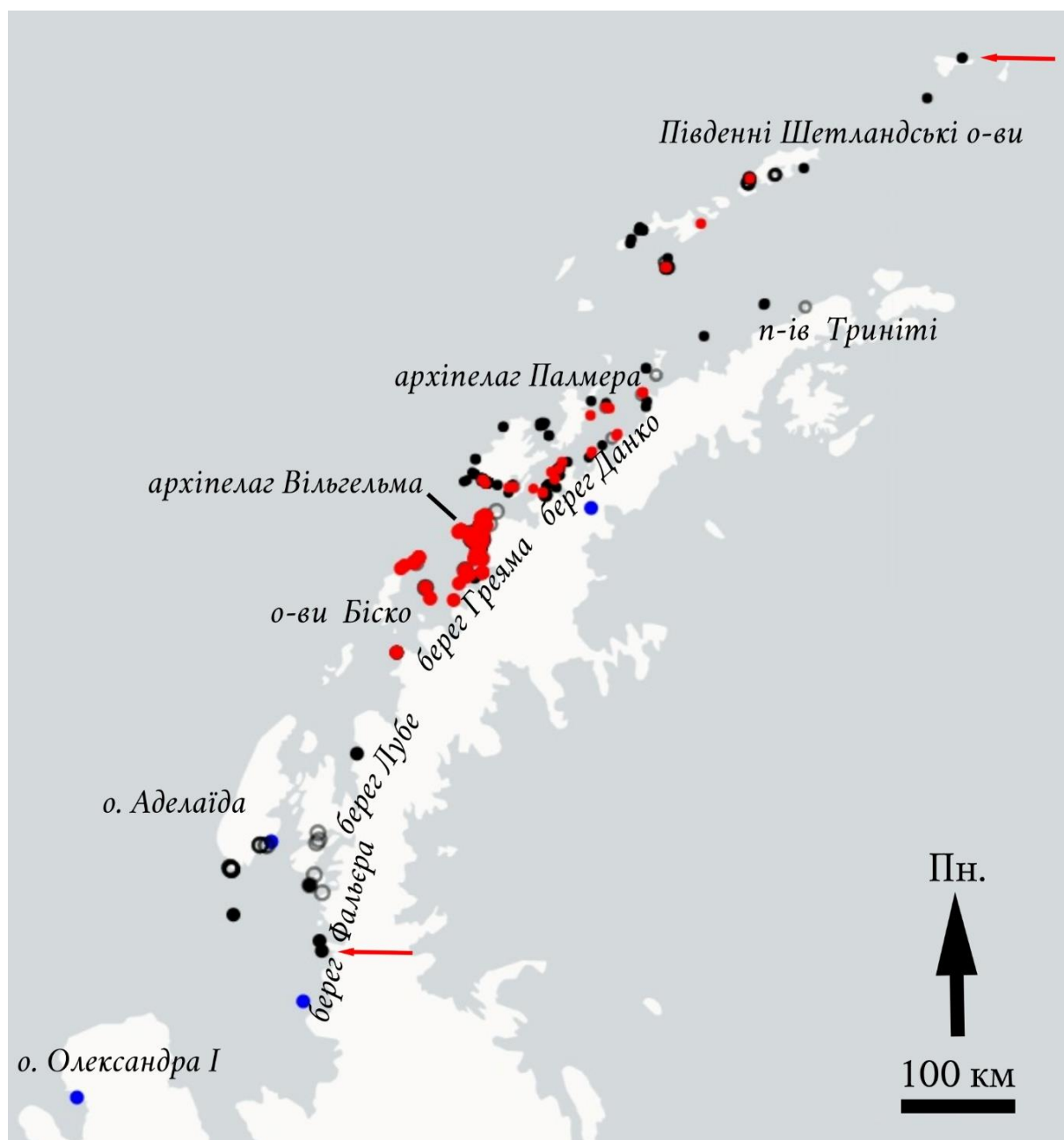


Рис. 3.9. Мапа відомого поширення *Belgica antarctica*. Окремі локалітети позначено точками: червоними – де вид виявлено; незафарбованими – де не виявлено; чорними – за літературними даними; синіми – спірні або за південною та північною межами загальновизнаного ареалу виду, які вказано червоними стрілками

Викладені вище дані додатково підкреслюють необхідність більш детального дослідження наземних екосистем Антарктичного півострова та навколишніх островів,

особливо поблизу південної відомої межі поширення *B. antarctica*, для уточнення реальних меж сучасного її ареалу та подальшого моніторингу поширення виду.

3.7. Проблеми виявлення потенційних змін ареалу *Belgica antarctica*

Зважаючи на зміну клімату, туристичну та наукову діяльність, а також появу адвентивних видів поблизу західного узбережжя Антарктичного півострова (Bargagli, 2020; Chwedorzewska et al., 2020; Hughes et al., 2020; Bokhorst et al., 2021; Yevchun et al., 2021a), а також вплив цих факторів як загалом на антарктичні екосистеми, так і на окремі аборигенні види, особливо важливо виявляти та прогнозувати можливі зміни в ареалах таких видів.

Так, протягом останніх кількох десятиліть зафіксовано колонізацію нових територій принаймні двома видами рослин, які часто співіснують у наземних екосистемах із *B. antarctica*: *Colobanthus quitensis* та *Deschampsia antarctica* (Fowbert & Smith, 1994; Parnikoza et al., 2011; Torres-Mellado et al., 2011; Vera et al., 2013). Крім того, простежується експансія на нові території, зокрема на південь, ще й *Pygoscelis papua* (Korczak-Abshire et al., 2021). У місцях зі значним орнітогенним впливом це призводить до деградації мохового субстрату та зміни таксономічної структури його мікробіому, підвищення концентрації PO_4^{3-} , NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ , зміни рН (Prekrasna-Kviatkovska et al., 2024), зростання щільності наземних безхребетних загалом (Kovalenko et al., 2023). Відповідно, можна припустити, що відбуваються і зміни ареалу *B. antarctica* внаслідок цих процесів.

Проблемним для прогнозування можливих змін ареалу *B. antarctica* є те, що за останні приблизно 20 років значна кількість досліджень цього виду була зосереджена переважно поблизу станції «Палмер» (наприклад, Lopez-Martinez et al., 2008; Benoit et al., 2009; Teets et al., 2011; Yi et al., 2011; Kawarasaki et al., 2014a; Lee & Denlinger, 2015; Potts et al., 2020; Spacht et al., 2021; Teets & Kawarasaki, 2024; Yoshida et al., 2025; та ін.). Відповідно, і більшість даних щодо його розповсюдження за останні роки

походять з цього району, який становить лише обмежену частину відомого ареалу *B. antarctica*.

Іншим достатньо добре дослідженим районом за останні роки є околиці станції «Академік Вернадський», а саме Аргентинські острови та локалітети півострова Кіів. Проте до недавнього часу, тобто до роботи Kovalenko et al. (2021b), дослідження у цьому регіоні (Polishuk et al., 2009; Dykyy et al., 2012; Caruso et al., 2013; Trokhymets et al., 2014) не включали детального картування поширеності виду.

Загалом же, у численних попередніх наукових роботах, де було зібрано *B. antarctica*, зазвичай наводили лише назви окремих, часто великих островів, або ж взагалі архіпелагів. У ряді випадків координати або не наводяться взагалі (наприклад, Martin, 1962; Wirth & Gressitt, 1967; Pavinato et al., 2019; Ajayi et al., 2021; та ін.), або були неточними чи некоректними, що призводило до локалізацій у морі чи поза межами ареалу. Наприклад, у роботі Edgington et al. (2023) частину особин *B. antarctica* було зібрано на острові Україна (Берселот), і на рисунку з місцями відбору матеріалу справді позначено цей острів, втім вказані координати через помилку в довготі відповідають точці в морі, приблизно за 40 км від східного узбережжя Антарктичного півострова, для якого наявність цієї комахи не відома. В окремих випадках (Goto et al., 2015) не наведено ні назви локалітетів, ні координат. Ще однією проблемою є те, що в деяких роботах, зокрема в Martin (1962), Baust (1982), Allegrucci et al. (2006, 2012) тощо, не вказано рік збору матеріалу.

Окремо варто звернути увагу на деякі платформи, де протягом останніх років активно оприлюднюються дані щодо розповсюдження живих організмів, зокрема GBIF.org (2025). Станом на 1 листопада 2025 року на ній опубліковано дані щодо 400 знахідок *B. antarctica*. Кілька датасетів відображають інформацію з одного й того ж джерела. Так, дані з розділу монографії Gressitt (1967b) використовують як Block and AADC (2021), так і Terauds (2025). Ще для частини даних, опублікованих у GBIF.org (2025), не вказані координати походження зразків.

Говорячи про використання даних із GBIF.org (2025), не можна не згадати і про помилки в датасетах. В уже згаданому вище Block and AADC (2021) цитується стаття Block (1983) і зазначається, що *B. antarctica* було виявлено на островах Галіндез, Аделаїда та Сігні. Останній острів належить до Південних Оркнейських островів, лежить приблизно за 500 км на північний схід від найближчого відомого локалітету, де поширена *B. antarctica*, – острова Елефант. Крім того, для Південних Оркнейських островів загалом наявність цього виду станом на 1 листопада 2025 року не підтверджено. То чи справді на основі інформації, поданої в GBIF.org (2025), можна стверджувати, що вид присутній і на острові Сігні? Ні. У Block (1983) справді було зібрано матеріал із островів Галіндез, Аделаїда та Сігні, але згідно з інформацією, зазначеною в цій роботі, *B. antarctica* виявлено лише на острові Галіндез. Тож у Block and AADC (2021) помилково вказано про присутність виду на островах Сігні та Аделаїда.

Іншими помилковими даними в датасеті Block and AADC (2021) можна вважати наявність *B. antarctica* на острові Кінг-Джордж у 1966 році, що ймовірно є наслідком заокруглення координат сусіднього острова Пінгвін, про що більш детально було описано в підрозділі 3.1.

Підсумовуючи вищевикладене, для достовірного прогнозування змін всього ареалу *B. antarctica* внаслідок змін клімату, діяльності людини та впливу чужорідних видів необхідно здійснювати довготривалі моніторингові дослідження наземних безхребетних в одних і тих же місцях протягом наступних років не лише поблизу станцій «Палмер» та «Академік Вернадський», а й в інших районах відомого ареалу цього виду та поза його межами.

3.8. Біотичні особливості середовища існування *Belgica antarctica*

3.8.1. Видовий склад рослин, з якими асоційована *Belgica antarctica*

Belgica antarctica зустрічалася у різноманітних субстратах: як живих, так і відмерлих мохах, зелених водоростях, травах, вологих субстратах без живих рослин,

гніздовому матеріалі птахів (додаток Ж). Дорослі особини, особливо самці, також траплялися на поверхні каменів та у калюжах.

Так, цю антарктичну хірономіду екстраговано з проб, що містили дев'ятнадцять видів мохів, які належать до дванадцяти родів:

1. Представники роду *Sanionia* (саніонія) були ідентифіковані у найбільшій кількості зразків із *B. antarctica* – у 419, зокрема *Sanionia georgicouncinata* (Müll.Hal.) Ochyra & Hedenäs, 1998 (саніонія південна) – в 91, а *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, 1907 (саніонія гачкувата) – в одній пробі.
2. *Warnstorfia fontinaliopsis* (Müll.Hal.) Ochyra, 2001 (варнсторфія шовкова) – 95 зразків.
3. *Polytrichum strictum* Menzies ex Brid., 1801 (рунянка стиснута, або зозулин льон стиснутий) – 64 проби.
4. Представники роду *Bryum* (головмох) присутні у 28 зразках: *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) G.Gaertn., B.Mey. & Scherb., 1802 (головмох несправжньоотрехгранчастий) – в одинадцяти зразках, а *Bryum pallescens* Schleich. ex Schwägr., 1816 (головмох блідуватий) – у двох зразках.
5. Два представники роду *Brachythecium* (короткокошик) виявлені у семи зразках: у шести – *Brachythecium austrosalebrosus* (Müll.Hal.) Kindb., 1891 (короткокошик яйцевидний) та в одному – *Brachythecium austroglareosum* (Müll.Hal.) Kindb., 1891 (короткокошик загострений).
6. *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., 1826 (всюдник пурпуровий) – 6 зразків.
7. Представники роду *Andreaea* (андреєя) були присутні в 13 зразках, зокрема у шести – *Andreaea regularis* Müll.Hal., 1890 (андреєя регулярна), а в одному – *Andreaea depressinervis* Cardot., 1900 (андреєя депресивна).
8. *Cratoneuropsis relaxa* (Hook.f. & Wilson) M.Fleisch., 1925 (кратонеуропсис повзучий) та *Cratoneuropsis chilensis* (Lorentz) Ochyra, 2008 (кратонеуропсис чилійський) містилися у чотирьох зразках кожен.

9. Представники роду *Pohlia* були ідентифіковані у десяти зразках, серед них: *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., 1879 (поля поникла) – у шести, *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb., 1879 (поля сиза) – в одному, *Pohlia drummondii* (Müll.Hal.) A.L.Andrews, 1935 (поля Друмонда) – в одному.
10. У трьох зразках виявлено аридницю (*Syntrichia*), зокрема в одному з них – *Syntrichia magellanica* (Mont.) R.H.Zander., 1993 (аридниця магеланська).
11. У трьох зразках ідентифіковано *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G.L.Sm., 1971 (рунозірка альпійська).
12. У двох зразках виявлено також *Bartramia patens* Brid., 1803 (бартрамія розкрита).

Як уже згадувалося вище, крім мохів, *B. antarctica* також ідентифіковано в субстраті навколо кореневої системи, а в окремих випадках – і навколо листків обох видів судинних рослин, присутніх у дослідженому регіоні: *Deschampsia antarctica* (44 зразки) та *Colobanthus quitensis* (6 зразків), а також в асоціації з розповсюдженою в Антарктиці наземною зеленою нітрофільною водоростю *Prasiola crispa* (65 зразків).

Окремі приклади субстрату, в яких траплялася *B. antarctica*, представлені на рис. 3.10.

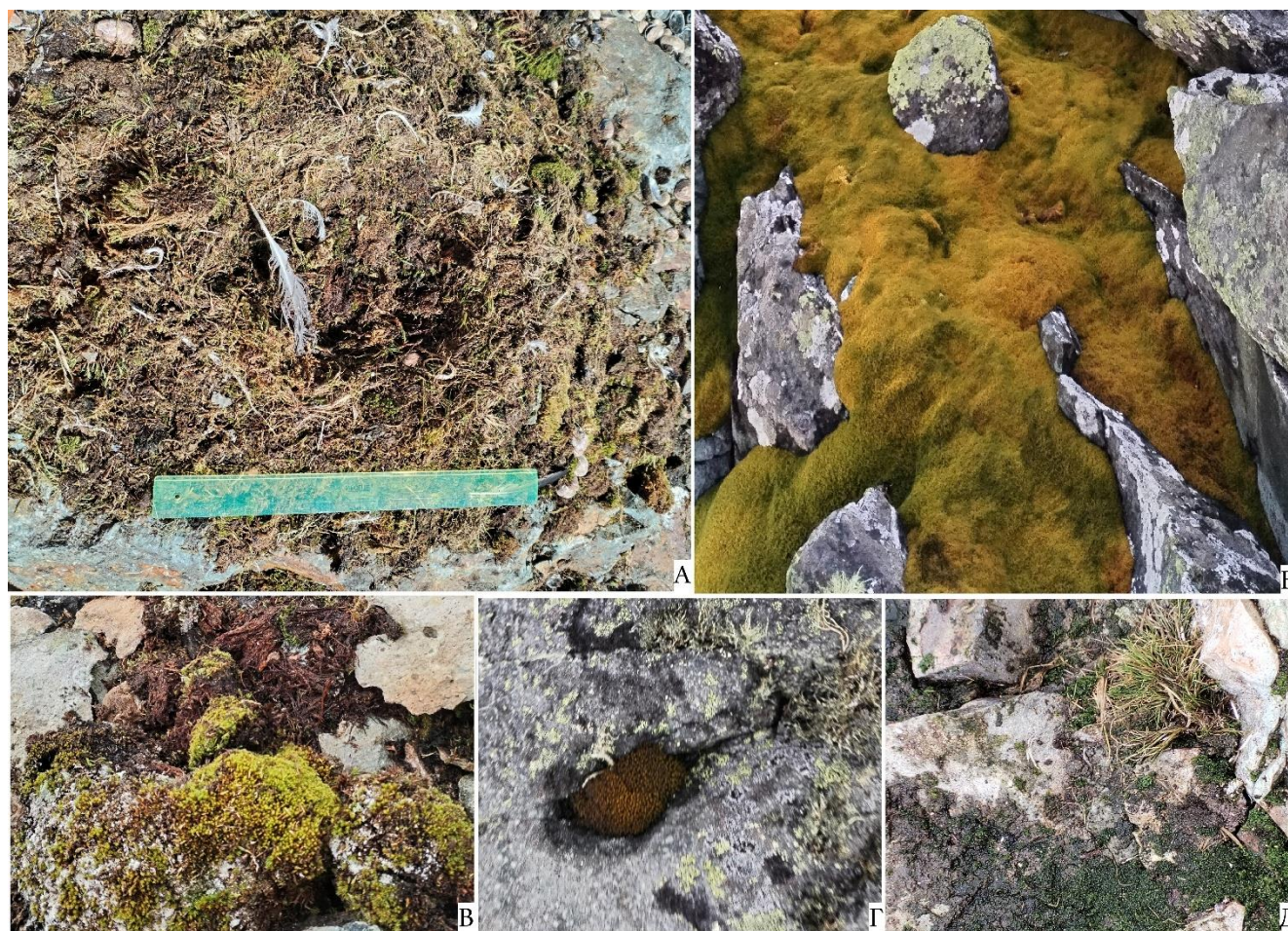


Рис. 3.10. Приклади субстратів, у яких було ідентифіковано *Belgica antarctica*: А – гніздо *Larus dominicanus*; Б – фрагмент килима *Sanionia* sp.; В – куртина *Polytrichum strictum*; Г – куртина *Andreaea* sp.; Д – куртина *Deschampsia antarctica* та фрагменти *Prasiola crispa*

Слід додати, що в частині зразків субстрату містилося кілька видів рослин. Крім цього, субстрат (у тому числі рослинний), у якому було виявлено *B. antarctica*, був відібраний поруч із зонами гніздування або годівлі – як окремими гніздами, так і колоніями морських птахів.

Загалом, рослинні субстрати, де *B. antarctica* було ідентифіковано, можна віднести до різних субформацій, згідно з Parnikoza et al. (2018a): угруповання килимових мохів; угруповання вологолюбних килимових мохів; угруповання торф'янистих мохів; угруповання кущистих, листуватих лишайників та мохових

куртин; угруповання біотопу захищених скельних стінок; угруповання наземних макроводоростей; угруповання біотопів поблизу колоній пінгвінів; прибережні угруповання місць годівлі та гніздування мартина домініканського *Larus dominicanus* Lichtenstein, 1823 (так звані «Скелі мартинів»; у випадку наявності в них *Colobanthus quitensis* і *Deschampsia antarctica* їх можна розглядати як варіант угруповання антарктичної трав'янистої тундри).

Belgica antarctica є досить пластичним видом у виборі субстратів та здатний існувати в симбіозі з різноманітними наземними рослинними та лишайниковими угрупованнями. Завдяки такій екологічній пластичності можна припустити, що навіть у випадку зникнення одного або кількох з них вид збережеться.

3.8.2. Потенційна роль морських птахів у поширенні *Belgica antarctica*

Як згадувалося вище, *B. antarctica* виявлено у гніздах або поруч із гніздовою територією морських птахів. Загалом, це десять видів: *Pygoscelis papua* (Forster, 1781) (пінгвін-шкіпер), *Pygoscelis adeliae* (Hombron & Jacquinot, 1841) (пінгвін Аделі), *Pygoscelis antarcticus* (Forster, 1781) (пінгвін антарктичний), *Leucocarbo bransfieldensis* (Murphy, 1936) (баклан антарктичний), *Chionis albus* (Gmelin, 1789) (сніжниця жовтодзьоба), *Larus dominicanus* (мартин домініканський), *Stercorarius maccormicki* Saunders, 1893 (поморник антарктичний, або південнополярний), *Stercorarius antarcticus* (Lesson, 1831) (поморник фолклендський), *Sterna vittata* Gmelin, 1789 (крячок антарктичний) й *Oceanites oceanicus* (Kuhl, 1820) (океанник, або качурка Вільсона).

Не можна не вказати, що значна частина з виявлених *B. antarctica* була зібрана безпосередньо з гнізд птахів: *Larus dominicanus* (87 із 98 обстежених), *Stercorarius maccormicki* (29 із 36), *Stercorarius antarcticus* (3 із 3), *Leucocarbo bransfieldensis* (11 із 17) та *Chionis albus* (2 з 2). Проаналізований гніздовий матеріал цих птахів зазвичай містив живі або відмерлі рослини, переважно *Sanionia* sp., *Polytrichum strictum*, *Warnstorfia fontinaliopsis*, *Bryum* sp.,

Deschampsia antarctica, *Prasiola crispa*, пір'я, шерсть морських ссавців, залишки їжі птахів, а також лишайники, наприклад *Usnea antarctica* Du Rietz, 1926 (лишайник-бородань антарктичний). У гніздах мартинів також часто зустрічалися мушлі лімпетів *Nacella* sp., а в гніздах бакланів – бурі та червоні водорості, мул.

Наявність *B. antarctica* в досліджених гніздах птахів вчергове підтверджує гіпотезу, висунуту Peckham (1971), про те, що останні можуть відігравати важливу роль у розселенні виду, коли переносять гніздовий матеріал. Крім того, це узгоджується з більш пізніми роботами, в яких показано присутність цього виду та інших наземних антарктичних безхребетних у гніздах морських птахів у численних працях (Dykyu et al., 2012; Kaczmarek et al., 2018; Parnikoza et al., 2018b; Gwiazdowicz et al., 2022; Ivanets et al., 2022; Polishchuk et al., 2023; Protsenko et al., 2025). Враховуючи це, можна підсумувати, що морські птахи Антарктики поєднані топічними (створюють сприятливі умови існування) та потенційно форичними (забезпечують розповсюдження) зв'язками з *B. antarctica*.

3.8.3. Відсутність *Belgica antarctica* в окремих субстратах: можливі причини

Водночас у частині проаналізованих субстратів (158 зразків) *B. antarctica* не зафіксовано. Більшість із них містили рослинні організми, в асоціації з якими зазначену комаху вдалося ідентифікувати (наприклад, *Polytrichum strictum*, *Sanionia* sp. тощо). Крім того, вид не виявлено у частині проаналізованих гнізд птахів. Отримані результати можна пояснити кількома причинами.

По-перше, забрудненням навколишнього середовища: комаха була відсутня у субстратах поруч із потенційно забрудненими продуктами згоряння палива та іншими хімічними речовинами ділянками. Наприклад, поблизу приміщення з дизельними генераторами станції «Академік Вернадський» на острові Галіндез, хоча на решті території цього острова *B. antarctica* поширена у великій кількості. Також її не виявлено у відмерлих мохах, розташованих безпосередньо в колоніях пінгвінів та вкритих значним шаром їхнього гуано.

По-друге, можливою низькою щільністю комах у певних різновидах субстрату: оскільки вони живляться здебільшого відмерлими гниючими рештками рослин, грибами та мікроорганізмами, непошкоджені живі мохи не можуть забезпечити личинок достатньою кормовою базою для підтримання великої популяції. Внаслідок цього комахи просто не потрапили до досліджених фрагментів субстрату.

По-третє, реальною відсутністю *B. antarctica* на певних островах чи в окремих локалітетах континенту.

Слід зауважити, що у пробах із кількома видами рослин *B. antarctica* не було ідентифіковано взагалі. Це три види мохів: *Drepanocladus longifolius* (Wilson ex Mitt.) Broth. ex Paris, 1909 (серпник довголистий), *Syntrichia filaris* (Müll.Hal.) R.H.Zander, 1993 (аридниця ниткоподібна), *Warnstorfia sarmentosa* (Wahlenb.) Hedenäs, 1993 (варнсторфія золота), а також один вид печіночників: *Barbilophozia hatcheri* (A.Evans) Loeske, 1907 (бородниця Гатчера). Навряд чи це спричинено несприятливим впливом зазначених організмів на антарктичних комарів-дзвінців. Натомість двома найімовірнішими причинами відсутності *B. antarctica* в субстраті з цими видами рослин є або мала вибірка (тільки по 1–2 зразки проаналізовано), або відсутність виду в досліджених локалітетах (наприклад, на острові Нельсон виявити досліджувану комаху не вдалося).

РОЗДІЛ 4. МОРФОМЕТРИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЛИЧИНОК *Belgica antarctica*

4.1. Зовнішня морфологія личинок *Belgica antarctica*

Морфологічні особливості личинок хірономід, зокрема будова ротового апарату та головної капсули, сьогодні широко використовуються для таксономічних, екологічних і популяційних досліджень (Milošević et al., 2018; Goretti et al., 2020; Antczak-Orlewska et al., 2021). У *B. antarctica* найбільш придатною для такого аналізу є личинки IV віку, оскільки саме на цьому етапі розвитку морфологічні структури є максимально сформованими та добре диференційованими. Нижче наведено характеристику зовнішньої морфології личинок IV віку *B. antarctica* з різних локалітетів регіону західного узбережжя Антарктичного півострова.

Довжина тіла личинок *B. antarctica* четвертого віку з досліджуваних локалітетів (табл. 4.1) знаходилася в межах від 6 до 8 мм (Michailova et al., 2021b; Ihtimanska et al., 2023).

Таблиця 4.1

Досліджувані локалітети, звідки було використано особин для аналізу морфології личинок IV віку *Belgica antarctica*

Код	Локалітет	Дата збору	Координати	Розмір вибірки
WI2020	О. Вінке	03.02.2020	-64,82907°, -63,48868°	11
UN2020	Безіменний острів поблизу острова Ентерпрайз	01.02.2020	-64,55345°, -61,99451°	10
Gal1	О. Галіндез	10.02.2022	-65,247278°, -64,250111°	44
Gal2	О. Галіндез	07.02.2022	-65,247861°, -64,243500°	38
B1209	О. Бут	26.01.2022	-65,066722°, -64,015806	20

Продовження табл. 4.1

B1205	Безіменний острів поблизу мису Стернек	21.01.2022	-64,047694°, -61,014194°	22
B1239	О. Веллер	07.02.2022	-65,443278°, -65,380500°	23
B1317	Мут-Пойнт	26.01.2022	-65,203833°, -64,075389°	29

Забарвлення тіла личинок коричневе, всі сегменти тіла дещо темніші з дорзальної сторони та дещо світліші з вентральної, голова темно-коричнева, довжина головної капсули близько 300 мкм, ширина головної капсули приблизно 225 мкм. Наявні три торакальні та десять абдомінальних сегментів. Черевних трубочок (*ventral tubules*, VT) немає.

Вусики (*antenna*) складаються з п'яти сегментів, довжиною в личинок четвертого віку 40–43 мкм (рис. 4.1А). Приблизно по центру першого сегмента (за 5–9 мкм від основи), довжина якого зазвичай сягає 21–23 мкм, знаходиться кільцевий орган (*Ring organ*, RO), ця структура складається з двох частин, як мають форму дисків, один з них зазвичай слабо помітний. На другому сегменті (довжина зазвичай 6,2–7,9 мкм) знаходиться антенна пластинка (*blade*, bl), довжиною 17,5–19,6 мкм, яка досягає останнього сегмента вусиків, інколи довша за нього. Третій сегмент часто малопомітний, оскільки його охоплює орган Лаутерборна (*Lauterborn organ*, LO). На четвертому та п'ятому сегментах вусиків додаткові анатомічні структури не були виявлені.

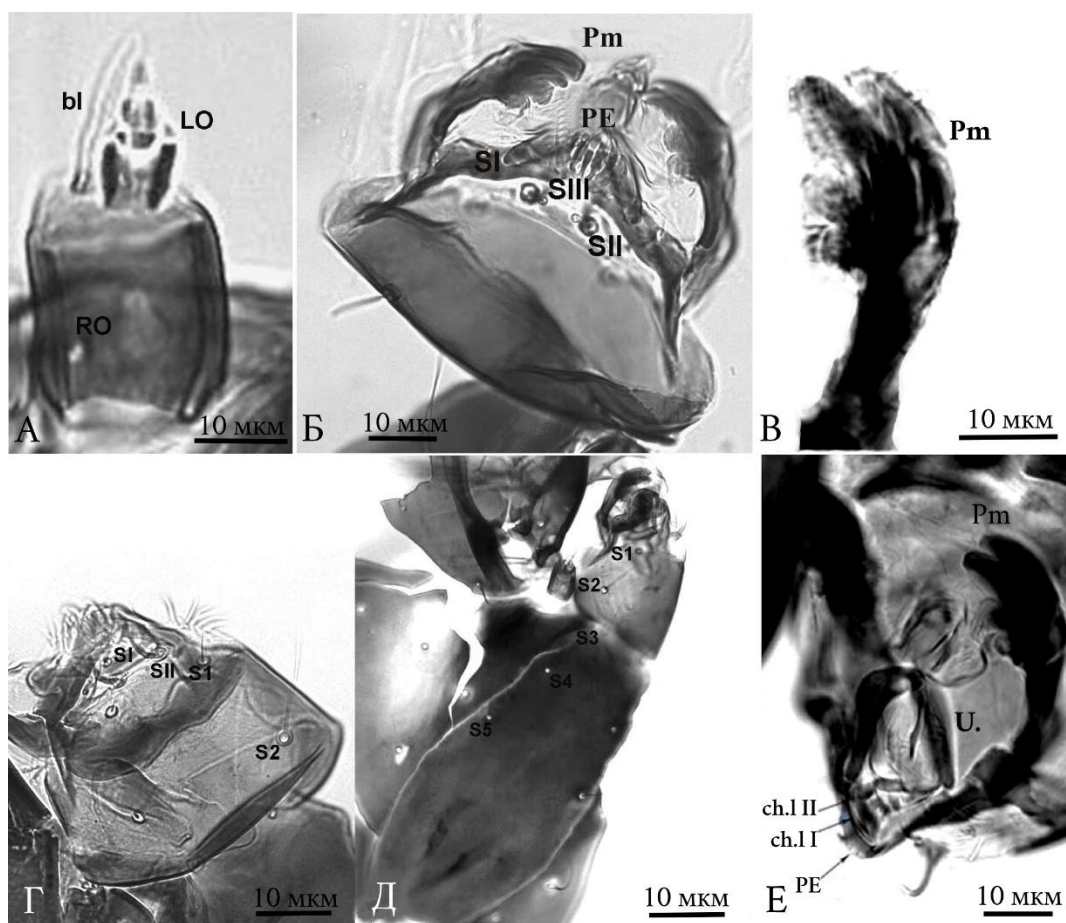


Рис. 4.1. Структури головної капсули личинок *Belgica antarctica*. А – вусики (bl – антенна пластинка, RO – кільцевий орган, LO – орган Лаутерборна); Б – гребінець епіфаринкса (PE), передщелепи (Pm) та верхня губа зі щетинками SI, SII та SIII; В – передщелепа; Г – наличник зі щетинками S1 та S2; Д – фронтальний апотем зі щетинками S3, S4 та S5; Е – гребінець епіфаринкса, передщелепа, кігтик (U), латеральні щетинки-хаетули ch.I I та ch.I II

Наличник (*clypeus*) (рис. 4.1Г) є трапецієподібної форми, темно-коричневого забарвлення. Дві пари простих щетинок розміщені на ньому з правого та лівого боку: на передній частині знаходяться щетинки S1, а на медіально-латеральній – щетинки S2.

Фронтальний апотем (*frontal opotome*) (рис. 4.1Д) містить три пари щетинок, симетрично розташованих з лівого та правого боку: на передній частині знаходиться

щетинка S3, на передньо-медіальній – S4, а щетинка S5 – на медіальній частині. Усі щетинки добре помітні.

Гребінець епіфаринкса (*pecten epipharyngis*, PE) (рис. 4.1Б, Е, 4.2) складається з трьох частин. Кігтик (*ungula*, U) (рис. 4.1Е, 4.2А) склеротизований, заокруглений, U-подібної форми, добре виражений. Базальний склерит (*basal sclerite*, BS) (рис. 4.2А), який складається з двох трикутних частин, прикріплений до кігтика позаду. Також добре помітні дві латеральні щетинки-хаетули (*chaetae laterales*, ch.l): ch.l I, ch.l II (рис. 4.1А).

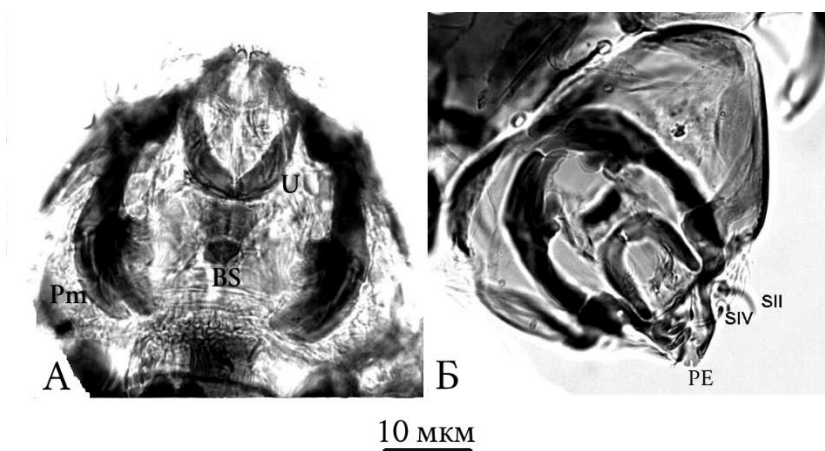


Рис. 4.2. Частина ротового апарату личинок *Belgica antarctica*. А – кігтик (U), базальний склерит (BS) гребінця епіфаринкса та передщелепи (Pm); Б – гребінець епіфаринкса (PE) та щетинки SII і SIV верхньої губи

На **верхній губі** (*labrum*) (рис. 4.1Б) знаходиться чотири щетинки (парні, симетрично розташовані з правого та лівого боків): SI, SII, SIII, SIV. Добре розвинену щетинку перистого типу (з боковими розгалуженням) SI чітко видно (рис. 4.1Б). Між двома простими (без бокових розгалужень) щетинками SII (рис. 4.1Б, 4.2Е) знаходиться дещо менші щетинки SIII (рис. 4.1Б). Найменшого розміру є темна щетинка SIV (рис. 4.2Б).

Передщелпи (*premandible*, Pm) (рис. 4.1Б, В, Е, 4.2А) мають по чотири добре розвинених зубця: два апікальні продовгуваті, більшого розміру, а інші два меншого розміру, округлої форми та не завжди добре помітні.

Мандибули (*mandibule*, Md) (рис. 4.3А) мають довжину від 99 до 125 мкм та ширину від 35 до 49 мкм в личинок четвертого віку, в більшості особин мають п'ять темних добре розвинених зубців (в окремих особин на одній або обох мандибулах було по чотири зубці). Від першого до другого зубця мандибули простягається довга тонка субдентальна щетинка (*seta subdentalis*). Також на внутрішній частині основи мандибули знаходиться внутрішня щетинка (*seta interna*), яка ділиться від основи на 6–7 добре розвинених гілок.

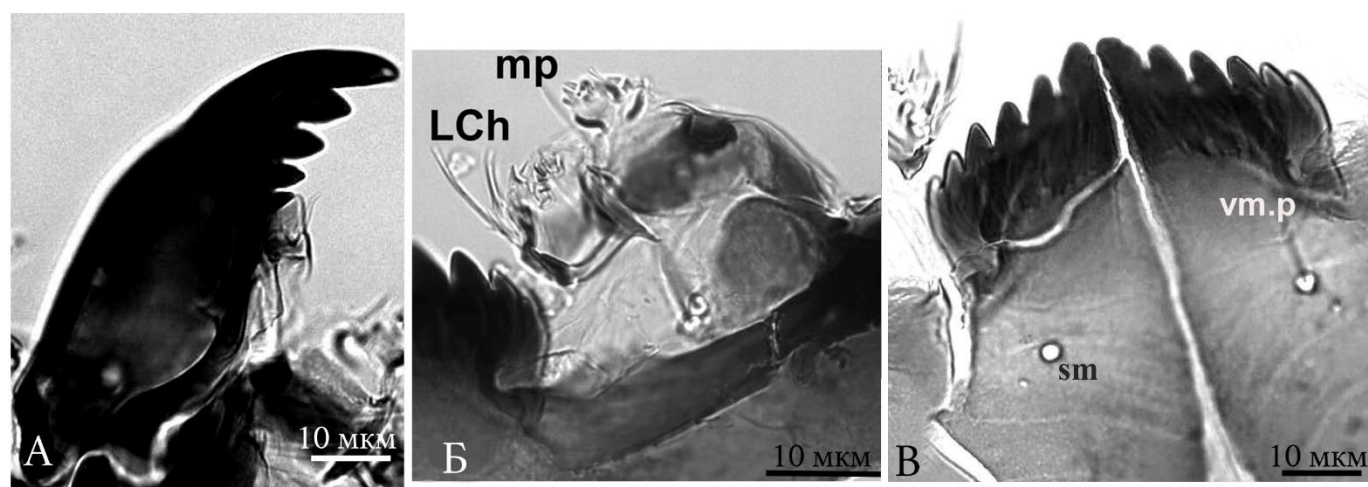


Рис. 4.3. Органи ротового апарату личинок *Belgica antarctica*. А – мандибула; Б – максила з максимальним щупиком (mp) і щетинки-хаетули лацинії (LCh), В – ментум, вентроментральні пластинки (vm.p), субментальні щетинки (sm)

Максили (*maxille*) мають максилярний щупик (*maxillary palp*, mp), який складається з однієї щетинки та лацинії з кількома простими щетинками-хаетулами (*lacinial chaetae*, LCh) (рис. 4.3Б).

Складова **нижньої губи** (*labium*) – **ментум** (*mentum*, М) (рис. 4.3В) добре розвинений, в личинок четвертого віку шириною 95–107 мкм, парний, складається з

великого роздвоєного центрального зубця шириною 20–27 мкм та з кожного боку – п'яти гострих латеральних зубців, які поступово зменшуються від центру до боків. Вентроментум (*ventromentum*, Vm; центральний зубець та по два латеральні зубці з кожного боку) шириною 56–65 мкм. В окремих особин присутні аномалії розвитку ментума – асиметрія та порушення розвитку зубців. Вентроментральні пластинки (*ventromental plates*, vm.p) здебільшого погано розвинені, хоча в більшості личинок *B. antarctica* з безіменного острова поблизу острова Ентерпрайз вони були розвинені добре. Субментальні щетинки (*seta submenti*, sm) прості, не галузяться, відстань між правою та лівою субментальними щетинками коливається від 57 до 74 мкм.

На останньому сегменті тіла присутні **задні параподи** (*posterior parapods*, pp) (рис. 4.4) довжиною від 165 до 217 мкм, які мають по одній анальній щетинці (*anal seta*, as) темного забарвлення довжиною 47,5–61 мкм, а також двох груп міцних супраанальних щетинок (*supra-anal setae*, ss), які мають темний колір та довжиною від 74 до 109 мкм.

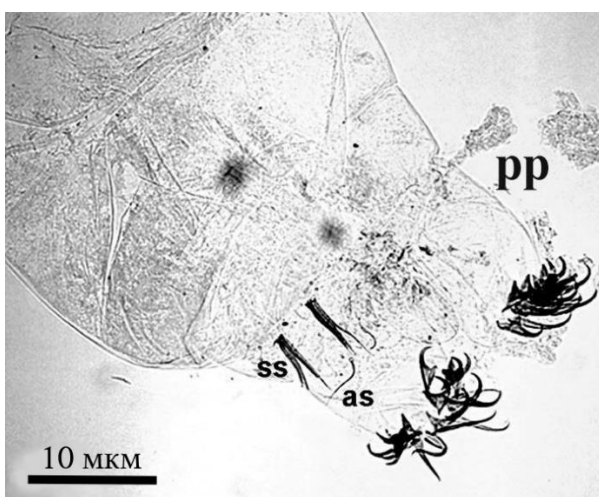


Рис. 4.4. Задні параподи (pp) з анальною (as) та надаанальними (ss) щетинками личинки *Belgica antarctica*

4.2. Міжпопуляційна мінливість личинок *Belgica antarctica* за зовнішніми морфологічними ознаками

На основі вимірювань розмірів морфометричних структур головних капсул личинок *B. antarctica* четвертого віку, зібраних у 2022 році з шести локалітетів району Західної Антарктики (табл. 4.2) проведено порівняння їхніх дисперсій.

Таблиця 4.2

Середні розміри (мкм) морфометричних параметрів головних капсул личинок IV віку *B. antarctica* з локалітетів Gal1 і Gal2 (о. Галіндез), B1209 (о. Бут), B1205 (безіменний острів поблизу мису Стернек), B1239 (о. Веллер) та B1317 (Мут-Пойнт).

Жирним шрифотм виділені величини відмінні між досліджуваними локалітетами

Ознака	Gal1	Gal2	B1209	B1205	B1239	B1317
Ширина ментума	103,0 ± 4,58	116,1 ± 6,37	102,3 ± 6,42	104,8 ± 2,24	106,5 ± 1,84	106,5 ± 3,69
Ширина центрального зубця ментума	21,6 ± 1,46	26,3 ± 1,24	24,4 ± 0,15	22,5 ± 0,28	23,4 ± 0,77	24,3 ± 0,83
Ширина вентроментума	51,9 ± 10,49	59,5 ± 10,45	64,7 ± 0,97	64,2 ± 2,21	65,1 ± 0,93	65,4 ± 2,06
Відстань між субментальними щетинками	61,6 ± 3,66	71,0 ± 3,93	70,9 ± 1,1	60,8 ± 1,53	70,3 ± 3,94	66,8 ± 2,88
Довжина мандибул	124,4 ± 3,7	138,4 ± 4,47	123,2 ± 2,41	123,5 ± 1,38	129,8 ± 1,76	122,1 ± 3,0
Ширина мандибул	46,5 ± 2,43	51,0 ± 2,94	42,6 ± 1,04	44,0 ± 1,05	43,3 ± 0,79	42,8 ± 1,7
Відстань між субдентальними щетинками	9,4 ± 0,78	11,2 ± 1,05	9,7 ± 0,18	10,3 ± 1,81	10,7 ± 0,69	9,1 ± 0,69

Продовження табл. 4.2

Довжина 1-го сегмента вусиків	21,1 ± 1,83	22,8 ± 2,0	20,9 ± 0,4	20,4 ± 3,62	22,3 ± 0,52	21,3 ± 0,67
Довжина 2-го сегмента вусиків	7,7 ± 2,36	7,9 ± 0,56	6,8 ± 0,13	7,3 ± 0,71	6,9 ± 0,08	6,5 ± 0,11
Довжина вусиків	40,1 ± 1,31	42,8 ± 2,11	40,9 ± 0,25	42,6 ± 1,03	43,1 ± 0,89	40,5 ± 0,95
Довжина антенної пластинки	19,6 ± 1,71	17,5 ± 3,12	19,2 ± 0,11	18,3 ± 3,3	19,3 ± 0,55	17,5 ± 0,67
Відстань від кільцевого органа до основи 1-го сегмента вусиків	6,3 ± 1,07	7,8 ± 1,78	6,0 ± 0,39	5,9 ± 0,35	6,0 ± 0,28	5,0 ± 0,06
Довжина анальних щетинок	52,5 ± 5,08	53,7 ± 2,88	57,1 ± 2,26	54,3 ± 1,2	58,2 ± 2,51	54,8 ± 1,62
Довжина супраанальних щетинок	77,9 ± 2,81	80,9 ± 6,49	87,2 ± 4,13	84,0 ± 2,7	85,5 ± 2,41	79,5 ± 2,45
Довжина задніх паропод	188,1 ± 19,6	194,2 ± 22,37	200,3 ± 2,96	197,1 ± 7,82	204,6 ± 3,9	199,5 ± 2,03

Більшість досліджених морфометричних параметрів характеризувалися нормальним розподілом ($p > 0,05$, критерій Шапіро-Уїлка), крім відстані між субдентальними щетинками та довжиною задніх паропод у личинок із локалітету Gal1 (о. Галіндез); ширини ментума, довжини та ширини мандибул в особин з локалітету Gal2 (о. Галіндез); ширини та довжини мандибул в особин з локалітету B1209 (о. Бут); ширини мандибул, довжини антенної пластинки, довжини паропод в індивідів з безіменного острова поблизу мису Стернек (B1205); довжини антенної пластинки та відстані між субдентальними щетинками в личинок із локалітету B1239 (о. Веллер).

Виявлено статистично значущі відмінності ($p < 0,05$) у розмірах усіх проаналізованих морфометричних параметрів личинок, крім довжини другого сегмента вусиків (L2), між шістьма дослідженими популяціями. Варто додати, що розміри деяких морфометричних параметрів не завжди відрізнялися між двома окремо взятими локалітетами (табл. 4.2).

Найбільша кількість відмінних від інших популяцій розмірів морфометричних параметрів – 11, була відмічена в локалітеті Gal1. Дещо менше, по дев'ять – у локалітетах B1239 та B1317, в Gal2 – 8, у B1209 – 6, а найменше, 3 – у локалітеті B1205 – 3.

Слід додати, що серед обраних були й такі морфометричні параметри: ширина мандибул та відстань між субментальними щетинками, розміри яких відрізнялися серед личинок з усіх шести досліджуваних локалітетів.

Кластерний аналіз середніх значень морфологічних ознак ментума (ширина ментума, шерена центрального зубця ментума, ширина вентроментума), мандибул (довжина мандибул, ширина мандибул, між субдентальними щетинками), вусиків (загальна довжина, довжини першого та другого сегментів, довжина антенної пластинки), задніх парапод (довжина парапод, довжини супраанальних та анальних щетинок) (рис. 4.5) показав, що у всіх випадках личинки *B. antarctica* з локалітетів Gal1 і Gal2 групувалися в один кластер, цікаво, що це єдині два з досліджених локалітетів, які знаходилися на одному острові – Галіндез. Інші локалітети за дослідженими морфометричними параметрами групувалися по-різному. Ступінь перекриття всіх морфометричних параметрів між усіма шістьма локалітетами становив понад 94% (Ihtimanska et al., 2023). Найменше відрізнялися морфологічні ознаки мандибул, а найбільше – ментума.

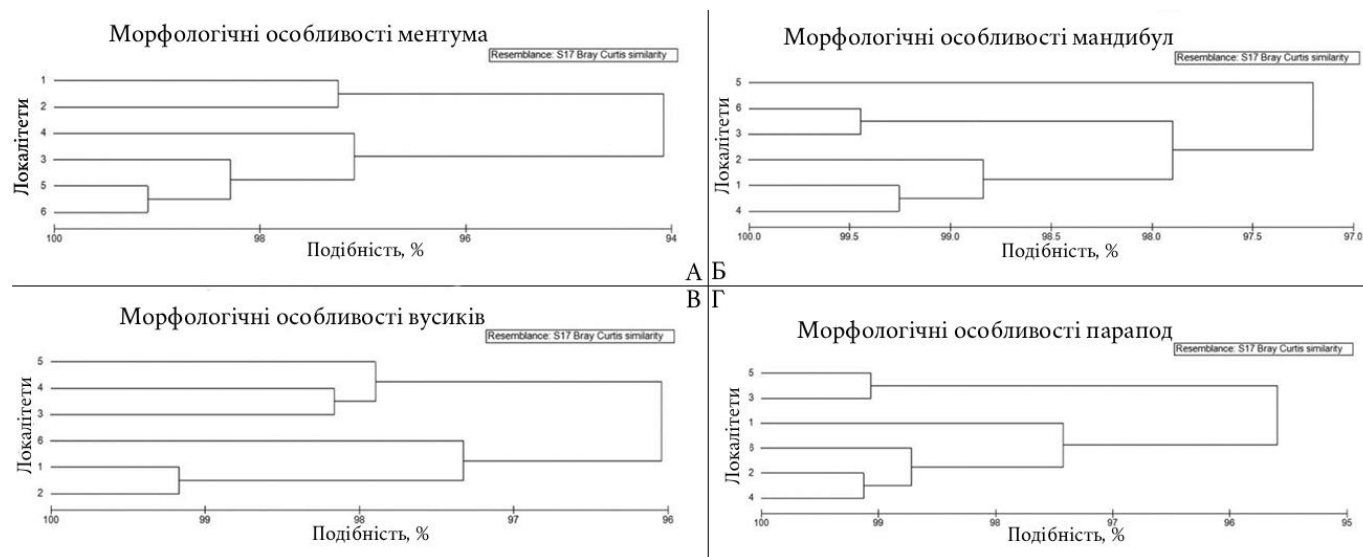


Рис. 4.5. Дендрограма, що візуалізує подібність личинок IV віку

Belgica antarctica з шести досліджених локалітетів (1 – Gal1, 2 – Gal2, 3 – B1209, 4 – B1205, 5 – B1239, 6 – B1317) за обраними морфомертичними параметрами згідно з кластерним аналізом з використанням критерію Брея-Кертиса. А – морфологічні особливості ментума, Б – морфологічні особливості мандибул, В – морфологічні особливості вусиків, Г – морфологічні особливості задніх паропод

Аналіз відповідностей середніх значень усіх морфологічних ознак не виявив жодного просторового градієнта, пов'язаного з географічним положенням локалітетів за напрямками південь–північ або з належністю їх до материкових чи острівних популяцій.

У кластерний аналіз додатково були включені відстань між локалітетами, орнітогенний вплив та тип субстрату, з якого відбиралися личинки. Однак жодної чіткої кластеризації, що узгоджувалася б із цими екологічними факторами середовища, виявлено не було. У табл. 4.3 вказано субстрат, з якого було екстраговано личинок, а також ступінь орнітогенного впливу в досліджуваних локалітетах.

Таблиця 4.3

Особливості локалітетів, використані в аналізі мінливості розмірів морфометричних параметрів за типом субстрату та рівнями орнітогенного впливу

Код	Субстрат	Орнітогенний вплив
Gal1	Mox <i>Cratoneuropsis relaxa</i>	Слабкий
Gal2	Mox <i>Sanionia georgicouncinata</i>	Значний
B1209	Гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> (мохи: <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Polytrichum strictum</i> та <i>Bryum pseudotriquetrum</i> , покритонасінні: <i>Deschampsia antarctica</i> та <i>Colobanthus quitensis</i> , зелена водорість: <i>Prasiola crispa</i> , лишайники: <i>Usnea antarctica</i> та <i>Umbilicaria</i> sp.)	Значний
B1205	Mox <i>Sanionia georgicouncinata</i>	Слабкий
B1239	Mox <i>Sanionia georgicouncinata</i>	Слабкий
B1317	Старе закинуте гніздо <i>Chionis albus</i> (мохи: <i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Ceratodon purpureus</i> і <i>Sanionia georgicouncinata</i>)	Помірний

Примітка. Розшифрування кодів локалітетів: Gal1 та Gal2 – два окремі локалітети о. Галіндез, B1205 – безіменний острів поблизу мису Стернек, B1209 – о. Бут, B1239 – о. Веллер, B1317 – Мут-Пойнт.

Загалом, наявність локальних відмінностей у розмірах морфометричних параметрів личинок IV віку *B. antarctica* узгоджуються з попередніми роботами, присвяченими морфологічним особливостям виду (Atchley & Hilburn, 1979; Sugg et al., 1983; Usher & Edwards, 1984; Michailova et al., 2021b). Atchley and Hilburn (1979) трактували варіативність у розмірах головних капсул личинок цих хірономід як можливий прояв статевого диморфізму, також автори виявили взаємозв'язок між

шириною 1-го сегмента вусиків та двома фізико-хімічними параметрами субстрату: рН і часткою органічної речовини. Sugg et al. (1983) теж не відкидають впливу субстрату, в якому існують личинки *B. antarctica*, на появу морфометричних відмінностей. Usher and Edwards (1984) зазначили, що у личинок четвертого віку межі варіацій перекриваються, і припустили відсутність достовірних доказів відокремленості популяцій виду за морфологічними ознаками.

Не можна й відкидати теоретичного впливу фази розвитку в межах певного віку під час личинкової стадії розвитку на розміри структур ротового апарату досліджуваних личинок. Оскільки за літературними даними, наприклад наведеними в працях І. Кікнадзе, відомо, що в інших представників родини Chironomidae, зокрема *Chironomus riparius* Meigen, 1804, є дев'ять фаз у межах IV віку з відмінними розмірами окремих структур ротового апарату (Ihtimanska et al., 2023).

Отже, отримані результати свідчать про наявність міжпопуляційної мінливості морфометричних параметрів личинок *B. antarctica*, проте без формування чітко відокремлених груп. Об'єднання особин із двох локалітетів острова Галіндез (Gal1 і Gal2) в один кластер за різними комплексами морфометричних параметрів може вказувати на приналежність цих особин до єдиної популяції. Водночас відсутність стабільного групування інших локалітетів може свідчити про те, що широтний градієнт, тип субстрату, орнітогенний вплив та приналежність до острівних чи материкових популяцій не є визначальними чинниками, що зумовлюють морфометричну мінливість личинок цього виду.

4.3. Можливість визначення статі у личинок *Belgica antarctica* за морфометричними особливостями головної капсули

Інколи постає необхідність визначення статевої приналежності личинок комах без приготування препаратів головних капсул. Оскільки надійні ознаки, за якими можна розрізняти самців та самок личинок *B. antarctica*, при цьому не руйнуючи головну капсулу або не використовуючи каріологічний чи генетичний аналізи,

принаймні в межах однієї популяції ще не встановлені для цього виду, було використано методи мультіваріативного статистичного аналізу (МГК та ієрархічна кластеризація) для визначення потенційного статевого диморфізму серед личинок четвертого віку популяції острова Пітерман (додаток Л).

Усі п'ять обраних параметрів: довжина головної капсули, ширина головної капсули, довжина мандибул, ширина мандибул, ширина ментума характеризувалися нормальним розподілом в усіх семи досліджених локалітетах острова Пітерман (критерій узгодженості Колмогорова-Смірнова, $p > 0,05$), єдиним винятком була ширина мандибул у вибірці з локалітету з кодом 251A (критерій узгодженості Колмогорова-Смірнова, $p = 0,02$) (рис. 4.6).

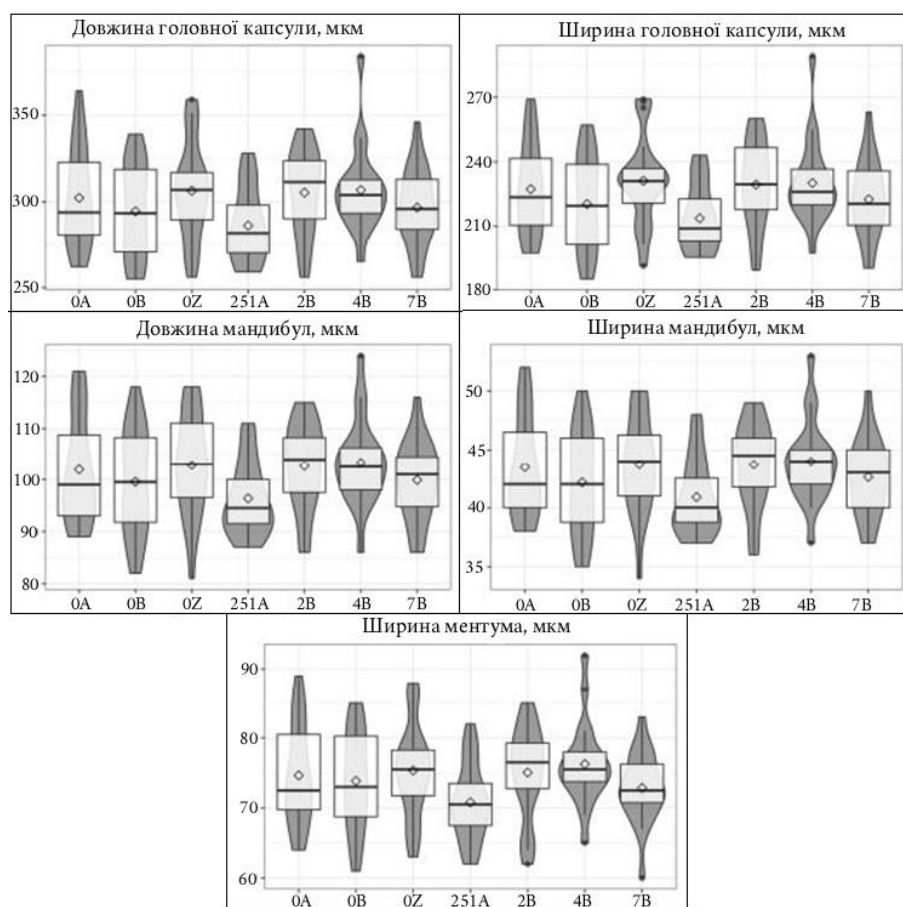


Рис. 4.6. Варіативність досліджених морфометричних параметрів головної капсули личинок IV віку *Belgica antarctica* між обраними локалітетами о. Пітерман

Статистично значимі відмінності були відсутні у варіаціях всіх досліджених морфометричних параметрів між сімома локалітетами згідно з даними параметричних моделей ($F_{6,133} \leq 1,3$; $p > 0,1$). Крім того, обрані морфометричні параметри не корелювали з географічними координатами локалітетів ($F_{5,134} \leq 0,1$; $p > 0,9$). Згідно з даними кластерного аналізу (рис. 4.7) також не було виявлено статистично значимих підгруп, які були б пов'язані з окремими дослідженими локалітетами (PROC CLUSTER, $n_cluster \leq 7$, $R^2 \ll 0,1$).

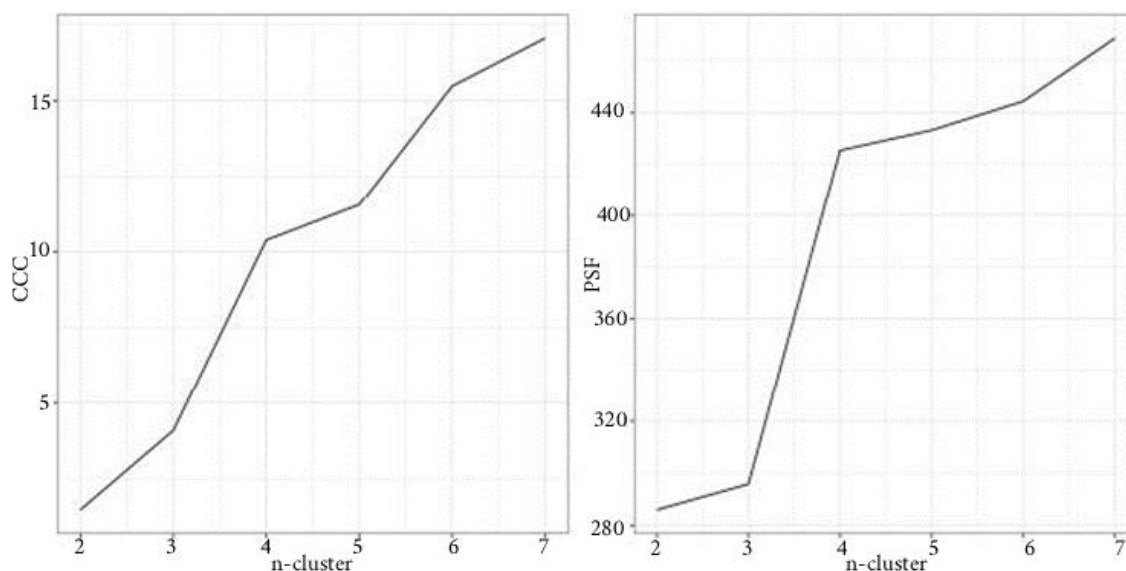


Рис. 4.7. Аналіз кластеризаційної сили морфометричних параметрів личинок четвертого віку *B. antarctica* острова Пітерман. А – залежність кубічного критерію кластеризації (CCC) від кількості кластерів, на які дані були розділені під час кластеризації методом k-середніх (PROC FASTCLUS). Б – залежність K-means та псевдо-F-статистики (PSF) від кількості кластерів, на які дані були розділені під час кластеризації методом k-середніх. На низьку роздільну здатність при спробі поділу досліджених личинок на дві групи (самиці та самці) вказує відсутність локального максимуму на першому кластері

Цікаво і те, що всі досліджувані локалітети знаходяться на одному острові з південної його частини, не ізольовані одна від одної та характеризуються подібними екологічними умовами. Зокрема всі точки збору матеріалу піддавалися дії подібних абіотичних факторів: захищеністю від вітрів, висотою над рівнем моря (від 0 до 13 м), розміщеністю в прибережній зоні, а також характеризувалися подібними біотичними факторами: значним орнітогенним впливом через наближеність до колоній морських птахів, а саме двох видів пінгвінів (*Pygoscelis papua*, *Pygoscelis adeli*) та одного виду бакланів (*Phalacrocorax atriceps*), а також типом субстрату, представленим переважно мохом *Sanionia georgicouncinata* із зеленою водоростю *Prasiola crispa*.

Враховуючи вищевикладене, можна вважати, що всі використані в дослідженні личинки належали до однієї популяції. Для підтвердження цього необхідно дослідити зазначену популяцію на рівні генетичних послідовностей.

Зважаючи на те, що не було виявлено відмінності в обраних морфометричних параметрах між личинками з усіх семи досліджених локалітетів, для подальшого аналізу дані поєднано в один масив. У межах цієї вибірки чіткий розподіл на дві групи також не був виявлений ($n_cluster = 2$, $R = 0,072$) (рис. 4.7).

Єдина значима головна компонента описує 96% варіації, ця компонента визначається розміром, тобто значеннями окремих обраних параметрів, а не формою, тобто взаємодією між кількома параметрами (табл 4.4) (Kovalenko et al., 2022).

Таблиця 4.4

Дані аналізу головних компонент (ГК) досліджених морфометричних параметрів личинок четвертого віку *Belgica antarctica* острова Пітерман

Параметр	ГК1	ГК2	ГК3
Довжина головної капсули	-0,45188	0,211914	0,207294
Ширина головної капсули	-0,44684	0,180538	0,740384
Довжина мандибул	-0,44941	-0,45585	-0,18521

Продовження табл. 4.4

Ширина мандибул	-0,44683	-0,56079	-0,18931
Ширина ментума	-0,44103	0,632626	-0,582
Власне значення компоненти (eigenvalue)	2,190865	0,331766	0,249811
Значення загальної варіації, %	96,0	2,201	1,248

За результатами аналізу МГК досліджених морфометричних параметрів личинок *B. antarctica* показано відсутність бімодального розподілу, який мав би бути у випадку наявності статевого диморфізму за цими ознаками (рис. 4.8).

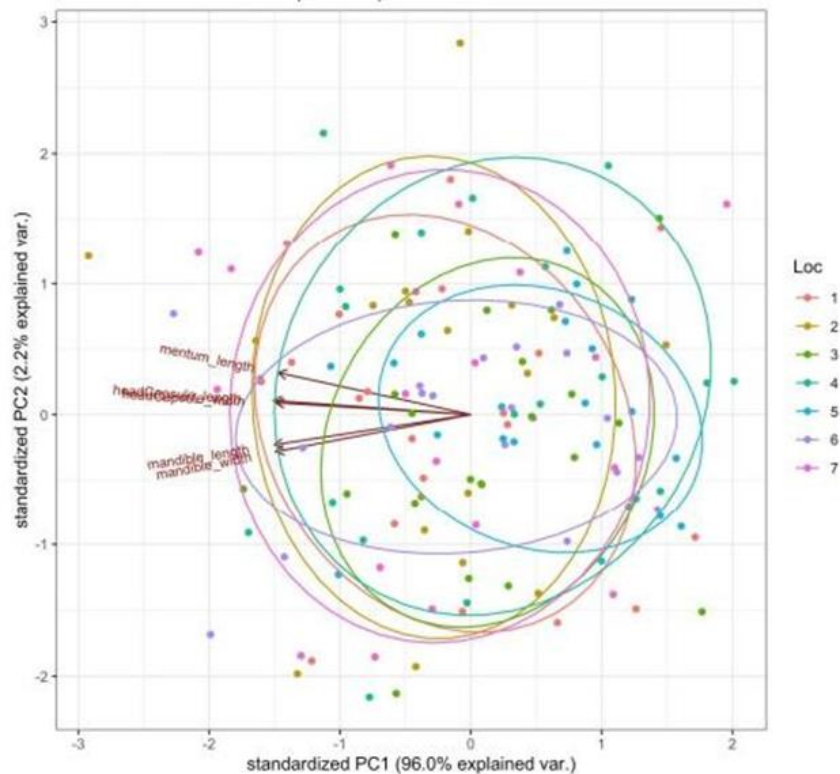


Рис. 4.8. Візуалізація двох головних компонент за результатами аналізу МГК розмірів досліджених морфометричних параметрів личинок *Belgica antarctica* IV віку. Еліпсами позначено вибірки за локалітетом, стрілками позначено вісі досліджених морфометричних параметрів відносно головних компонент

Загалом, МГК інколи застосовується для виявлення наявності статевого диморфізму за окремими ознаками в популяціях як людей (Shui et al., 2017), так і тварин: хребетних (Fathinia et al., 2012) та безхребетних, у тому числі комах (Jugovic et al., 2018; Kovalenko et al., 2022; Durango-Manrique et al., 2024).

Враховуючи це, визначити стать личинок четвертого віку *B. antarctica* популяції острова Пітерман за довжинами головної капсули та мандибул, ширинами головної капсули, мандибул та ментума не можна. Крім того, високе значення вкладу першої головної компоненти (96%) від загальної вибірки вказує на те, що досліджені морфометричні параметри мають дуже високий рівень взаємкореляції, тобто розміри однієї анатомічної структури залежать від іншої.

Відсутність статевого диморфізму в личинок *B. antarctica* на основі даних розподілу довжин їхніх головних капсул відмічено також у двох роботах початку 80-х років минулого століття: Sugg et al. (1983) досліджували личинок із чотирьох популяцій на островах навколо станції «Палмер», Usher and Edwards (1984) – із двох значно південніших локалітетів (острів Леопард, архіпелаг Вільгельма та скеля Орфорд, півострів Пернік, берег Лубе).

На відміну від них, у ще більш ранній роботі Atchley and Hilburn (1979) на основі аналізу дев'яти морфометричних параметрів головної капсули личинок четвертого віку *B. antarctica* з 16 локалітетів поблизу станції «Палмер», продемонстрували більший розмір для частини з них, зокрема для довжини мандибул. Загалом, хоча у половині досліджених Atchley and Hilburn (1979) локалітетів статевий диморфізм проявлявся одразу у двох головних компонентах: за розміром (окремими морфометричними параметрами) та формою (взаємодія між кількома параметрами), а в одинадцяти – хоча б із розміром; все ж у личинок із трьох локалітетів статевий диморфізм був відсутній як за всіма обраними ознаками, так і за всіма трьома головними компонентами.

Слід додати, що виділити конкретні морфометричні параметри, в яких проявлявся статевий диморфізм в окремих локалітетах за агрегованими даними результату використання МГК у роботі Atchley and Hilburn (1979) неможливо.

До причин, якими можна пояснити невідповідність результатів щодо наявності статевого диморфізму за розмірами структур головної капсули, можна віднести ізоляцію популяцій з окремих регіонів, через що накопилися генетичні відмінності, та різні екологічні умови середовища існування (Kovalenko et al., 2022).

Крім того, зараз відомо, що фенотипова пластичність розмірів тіла може значно відрізнятись у самиць і самців комах, завдяки цьому формується внутрішньовидова варіативність ступеня вираження статевого диморфізму (Teder & Tammari, 2005; Stillwell & Fox, 2007). Загалом, згідно з даними Stillwell et al. (2010), розміри тіла самиць більш варіативні. Слід зауважити, що такі відмінності можливі навіть на пізніх личинкових стадіях, але не обов'язково прямо відображаються у статевому диморфізмі дорослих особин (Karl & Fischer, 2008; Stillwell et al., 2010). Тому можна припустити, що у відповідь на різні умови середовища існування в одних популяціях *B. antarctica* в личинок статевий диморфізм за окремими морфометричними ознаками головних капсул є, а в інших відсутній.

Хоча можливість визначення статі лише за морфометричними ознаками без використання каріологічного або молекулярно-генетичного аналізів у *B. antarctica* залишається дискусійною, одним зі способів її визначення для конкретних популяцій є застосування МГК.

4.4. Аномалії будови окремих структур головної капсули личинок

Belgica antarctica

За результатами аналізу головних капсул личинок IV віку з восьми локалітетів було виявлено ряд аномалій розвитку. Деформування зазнавали ментум, мандибули та вусики (рис. 4.9). Такі вади розвитку були відмічені в семи із восьми досліджених локалітетів (табл. 4.5).

Таблиця 4.5

Частота (%) виявлених аномалій розвитку структур головної капсули в личинок IV віку *Belgica antarctica* з досліджених локалітетів

Код локалітету	Ментум	Мандибули	Антенна пластинка	Сегментація вусиків
WI2020	27,3	18,2	0	0
UN2020	20	20	10	0
Gal1	10,26	21,95	0	3,26
Gal2	5,88	0	0	0
B1209	0	0	0	0
B1205	61,11	4,76	0	0
B1239	5,6	0	6,25	0
B1317	18,52	3,7	0	0

Примітка. Розшифрування кодів локалітетів: WI2020 – о. Вінке, UN2020 – безіменний острів поблизу о. Ентерпрайз, Gal1 та Gal2 – два окремі локалітети о. Галіндез, B1205 – безіменний острів поблизу мису Стернек, B1209 – о. Бут, B1239 – о. Веллер, B1317 – Мут-Пойнт.

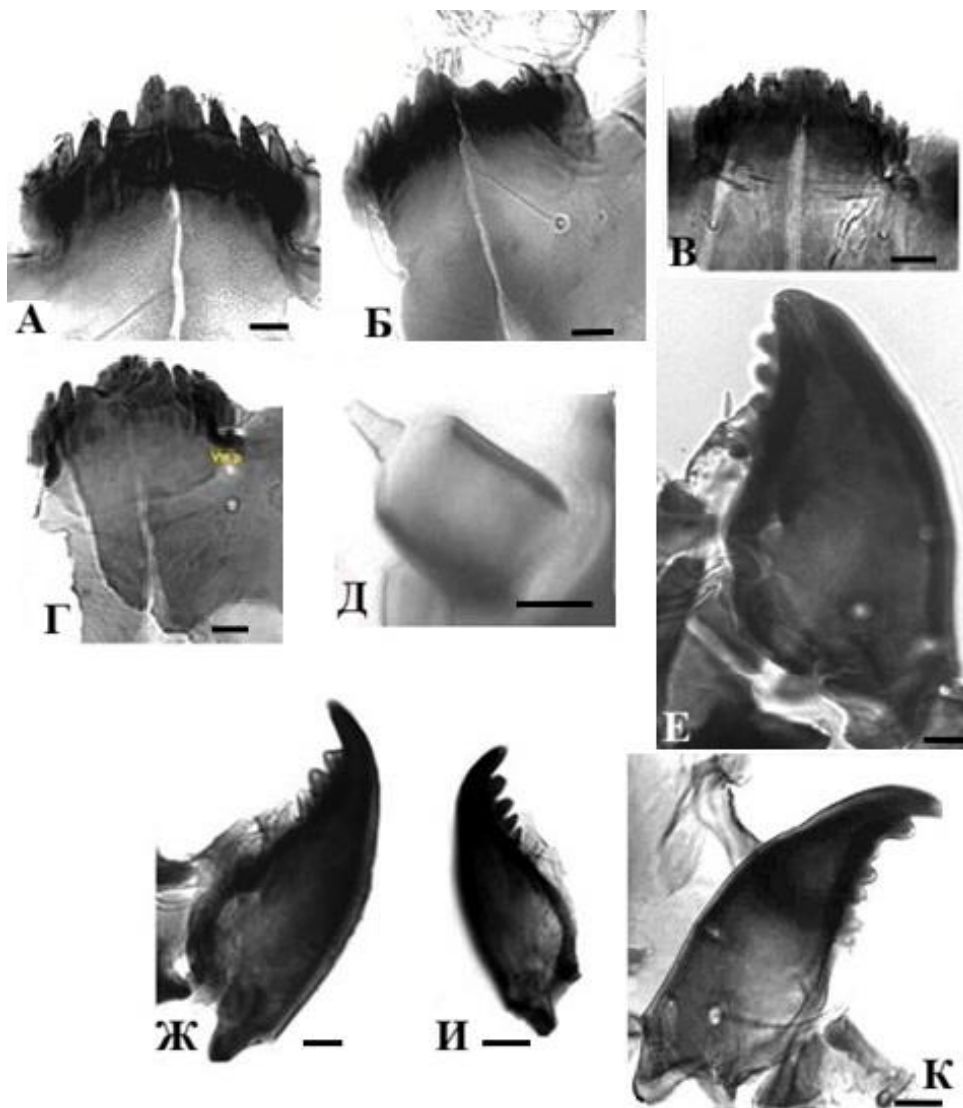


Рис. 4.9. Виявлені аномалії розвитку структур головної капсули личинок *Belgica antarctica*. А, Б, В, Г – деформації ментума; Д – порушення сегментації вусиків; Е, Ж, И, К – зміна кількості зубців мандибул. Довжина масштабної лінійки – 10 мкм

Найчастіше траплялися порушення будови ментума – були присутні в личинок із семи з восьми досліджуваних локалітетів. Вони стосувалися його центрального зубця та двох бічних, та проявлялися у змінах їхньої кількості чи форми. В одному з досліджуваних локалітетів (В1205) аномалії в розвитку ментума були в понад 60% особин (табл. 4.5).

Деформації мандибул проявлялися у зміні кількості зубців, так зустрічалися особини, в яких були по чотири зубці, а не п'ять, інколи зубці зливалися між собою або не були достатньо розвиненими. Загалом, вади розвитку мандибул зустрічалися в меншій кількості особин, ніж деформації ментума, та в п'яти з восьми досліджуваних локалітетів.

Найрідше серед личинок із досліджених локалітетів зустрічалися вади розвитку вусиків. Деформації антенної пластинки полягали у її вкороченні, були виявлені лише у двох із восьми досліджених локалітетів, тоді як деформації в сегментації вусиків – у вкороченні їхнього четвертого сегмента, зафіксовані лише в одному локалітеті з о. Галіндез (Gal1).

Єдина група личинок, серед якої не було виявлено жодних вад розвитку структур головної капсули, була зібрана з о. Бут, цікавим є те, що з усіх досліджених лише вона була зібрана з матеріалу діючого гнізда *Larus dominicanus* із неживою рослинністю. В решті локалітетів субстрат був живими мохами, які не належали до гніздового матеріалу.

Серед представників родини Chironomidae аналогічні різновиди вад розвитку також відомі: різна кількість зубців у мандибулах личинок різних видів роду *Chironomus* (Warwick, 1990; Wise et al., 2001; Al-Shami, 2010; Youbi et al., 2020; Michailova et al., 2021b); морфологічні порушення будови вусиків (Reynolds & Ferrington, 2002; Bhattacharyay et al., 2005); деформації ментума в *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) і *Chironomus riparius* (Bisthoven et al., 1998b; Goretti et al., 2020), а також інших видів внаслідок дії факторів навколишнього середовища, зокрема забруднення важкими металами (Warwick et al., 1990; Reynolds & Ferrington, 2002; Bhattacharyay et al., 2005; Odume et al., 2012).

Виникнення деформацій у будові ротового апарату та вусиках *B. antarctica* може бути індуковане кількома причинами. Однією з них, враховуючи можливу ізолюваність окремих популяцій виду, може бути інбредна депресія (Ihtimanska et al., 2023). Оскільки, навіть враховуючи можливий потік генів між популяціями (Edgington

et al., 2023), загалом окремі острови та оази з придатними для існування умовами виду на континенті відділені або морською водою, або льодовиками, а також той факт, що імаго не можуть літати через відсутність крил, сприяють інбридингу. Це може спричиняти накопиченню мутацій, зокрема шкідливих, одним із варіантів фенотипових проявів яких є аномалії розвитку органів тіла. Так, Vogt et al. (2013) виявили зв'язок між появою вад розвитку ротового апарату в личинок *Chironomus riparius* та інбредною депресією. Важливо також додати, що дія екологічних стресорів під час індивідуального розвитку організмів здатна посилювати ефекти інбредної депресії (Fox & Reed, 2011).

Серед можливих кандидатів на роль екологічних стресорів є низькі температури, ультрафіолетове випромінювання, аноксія, висихання. У цьому контексті також варто згадати, що Servia et al. (2000) виявили більшу частоту деформацій розвитку в інших Chironomidae: *Chironomus riparius* та *Procladius olivacea* (Meigen, 1818) під час зими, ніж теплих сезонів. Втім, дворічний життєвий цикл *B. antarctica* охоплює дві зими, до того ж, весь матеріал був зібраний протягом антарктичного літа, але в різних популяціях різні вади розвитку зустрічалися з різною частотою, а в одній взагалі були відсутні. Зважаючи на це, навряд сезон відігравав ключову роль у появі ідентифікованих вад розвитку.

Також не можна залишити поза увагою важкі метали та інші органічні та неорганічні забруднювачі, виявлені в Антарктиці (Szopíńska et al., 2017; Chu et al., 2019). Їхня підвищена концентрація, зокрема As, Hg, Cd, Cu, Pb, Zn в наземних антарктичних екосистемах (Tin et al., 2008; Chu et al., 2019; Darham et al., 2023), спричинена антропогенною діяльністю, геологічними процесами (Chu et al., 2019), перенесенням за допомогою птахів (Castro et al., 2021; Soares et al., 2024). Імовірно, личинки *B. antarctica* є чутливими до вмісту важких металів у середовищі існування, що проявляється в тому числі на появі виявлених аномалій розвитку структур головної капсули.

В інших представників родини Chironomidae також виявляються порушення розвитку у відповідь на забруднення навіть незначною концентрацією важких металів (Bird et al., 1995; Bisthoven et al., 1998a, 1998b; Servia et al., 2000; Morais et al., 2010). І, незважаючи на дані Servia et al. (2000), що частота появи вад розвитку відрізняється між видами і залежить від пори року; аномалії розвитку, зокрема ментума та мандибул, у личинок комарів-дзвінців, часто використовують як біомаркери забруднення навколишнього середовища важкими металами в наші дні (Salmelin et al., 2015; Montaña-Campaz et al., 2019).

Ще однією причиною порушень будови окремих структур головної капсули личинок *B. antarctica*, особливо мандибул і ментума – складових ротового апарату, можуть пошкоджуватися під час живлення (Ihtimanska et al., 2023).

Отже, можливими причинами розвитку виявлених аномалій є підвищений вміст важких металів, інbredна депресія та зношення внаслідок живлення у випадку твердого субстрату. Для виявлення більш чіткого зв'язку з появою вад розвитку структур головної капсули личинок з конкретними причинами слід провести додаткові дослідження, зокрема хімічний аналіз субстрату та молекулярно-генетичний аналіз популяцій цієї антарктичної хірономіди. Личинки *B. antarctica* можуть бути чутливими до умов навколишнього середовища, що проявляється в появі аномалій розвитку структур головної капсули: мандибул, ментума, вусиків, антенної пластинки. Тому цей вид потенційно можна використовувати екотоксикологічних дослідженнях навколишнього середовища.

РОЗДІЛ 5. ЦИТОГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ *Belgica antarctica*

5.1. Каріотип *Belgica antarctica*

Для дослідження популяційної мінливості *B. antarctica* на рівні каріотипів було досліджено політенні хромосоми слинних залоз личинок четвертого віку з семи різних локалітетів із регіону західного узбережжя Антарктичного півострова: о. Піквік (B1039), безіменний острів поблизу мису Стернек (B1105), о. Бут (B1109), Мут-Пойнт (B1316), о. Галіндез (Gal1, Gal2) та о. Вінке (WI2020).

Усі 173 протестовані особини *B. antarctica* із семи досліджуваних локалітетів характеризувалися диплоїдним набором хромосом ($2n = 6$), а також наявністю політенних хромосом (рис. 5.1) у двох округлих слинних залозах, у кожній з яких зазвичай було по 16 клітин. Отримані дані узгоджуються з більш ранніми каріологічними дослідженнями цього виду, проведеними у 60-х – 70-х роках минулого століття (Martin, 1962; Atchley & Davis, 1979).

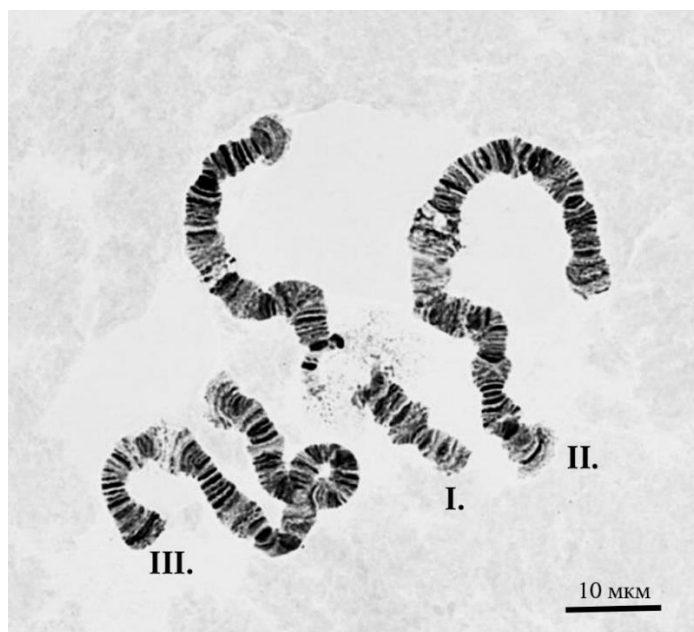


Рис. 5.1. Хромосомний набір клітини слинних залоз личинок четвертого віку *Belgica antarctica*. Римськими цифрами позначено хромосоми I, II та III. Збільшення

50×

Хромосоми цього виду позначаються I, II та III. На основі аналізу політенних хромосом слинних залоз личинок четвертого віку було встановлено тип хромосом за розміщенням центромер (Michailova et al., 2023) (рис. 5.2). Крім того, нами створено стандартні хромосомні карти для *B. antarctica* (Michailova et al., 2023).

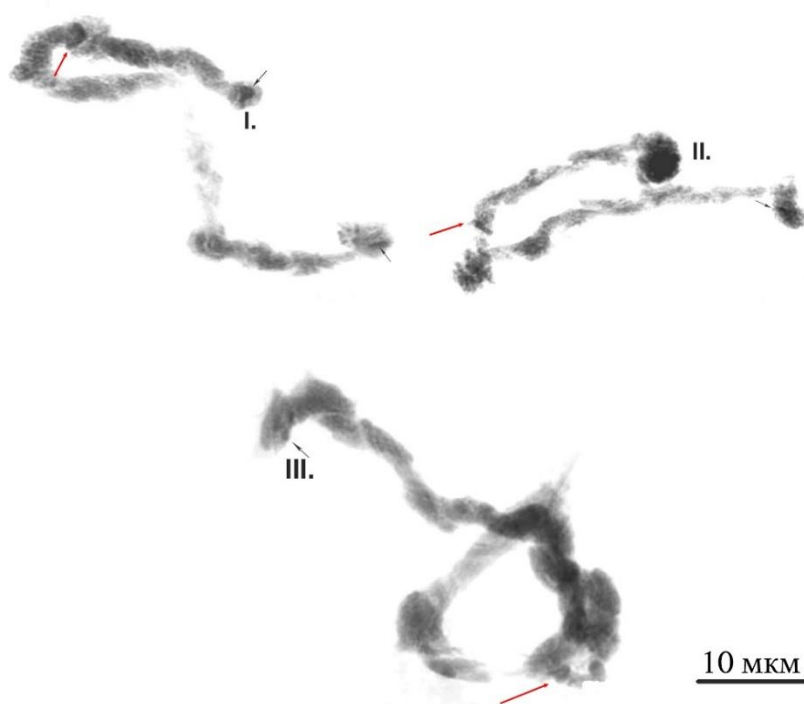


Рис. 5.2. С-забарвлення політенних хромосом слинних залоз личинок четвертого віку *Belgica antarctica*. Римськими цифрами позначено хромосоми I, II та III. Червоними стрілками позначено центромерні ділянки, чорними стрілками – теломерний гетерохроматин. Збільшення 50×

Хромосома I поділяється на 25 ділянок (рис. 5.3), є субметацентричною: центромера знаходиться між ділянками 9 та 10. Характерною її ознакою, на відміну від двох інших хромосом цього виду, є наявність кільця Бальбіані на лівому плечі хромосоми (ділянка 8). Окрім того, хромосома I містить оточений двома темними смугами ядерцевий організатор, який у більшості досліджених особин розташовувався близько центру хромосоми – у ділянці 13. Проте слід зауважити, що

в поодиноких випадках ядерцевий організатор був виявлений в інших ділянках: 16, або 17, або 18 (Michailova et al., 2023). На межі ділянок 9 та 10 знаходиться добре помітний темний диск, який відповідає центромерному регіону, що легко визначається за допомогою методу С-забарвлення (рис. 5.2). Як діагностичні ознаки хромосоми I ми запропонували використовувати темні смуги центромерного регіону (ділянки 9–10) та два світліші диски між ними. Крім того, надійними маркерами цієї хромосоми є: часто помітні три злиті пари темних дисків у ділянці 2; чергування пар світлих та темних смуг у ділянках 3–7; групи темних смуг у ділянках 14, 17, 18 та ділянках 21, 22, 24; схожий на вишивку візерунок смуг між ділянками 15 та 18 (Michailova et al., 2023).

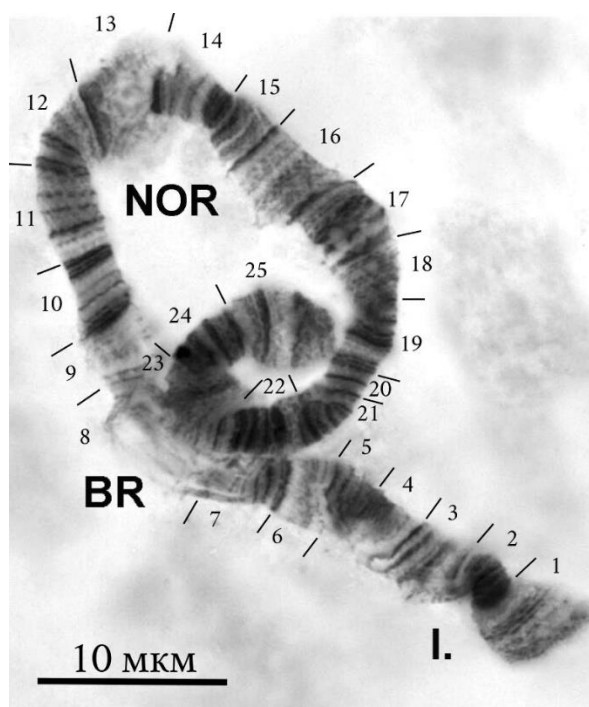


Рис. 5.3. Хромосомна карта політенної хромосоми I *Belgica antarctica*. BR – кільце Бальбіані, NOR – ядерцевий організатор, арабськими цифрами позначено ділянки хромосоми. Збільшення 100×

Хромосома II, в якій умовно можна виокремити 29 ділянок (рис. 5.4), є єдиною метацентричною хромосомою в *B. antarctica* (рис. 5.2) з центромерою в 15 та 16 ділянках. Ядерцевий організатор знаходиться у ділянці 18 (Michailova et al., 2023). Ділянка 1, розташована на лівому плечі хромосоми II містить гетерохроматин, тому є дещо розширеною. У ділянці 3, яка є звуженою, розташовані три темні смуги, далі, в ділянці 4, хромосома має розширення. Ми запропонували до діагностичних маркерів цієї хромосоми, крім вищевказаних, також віднести помітні темні диски, які обмежують кожен окрему 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16 та 17 ділянки; темні смуги, розташовані у ділянках 20, 23, 26, 27; обмежений темними смугами пух у ділянці 28.

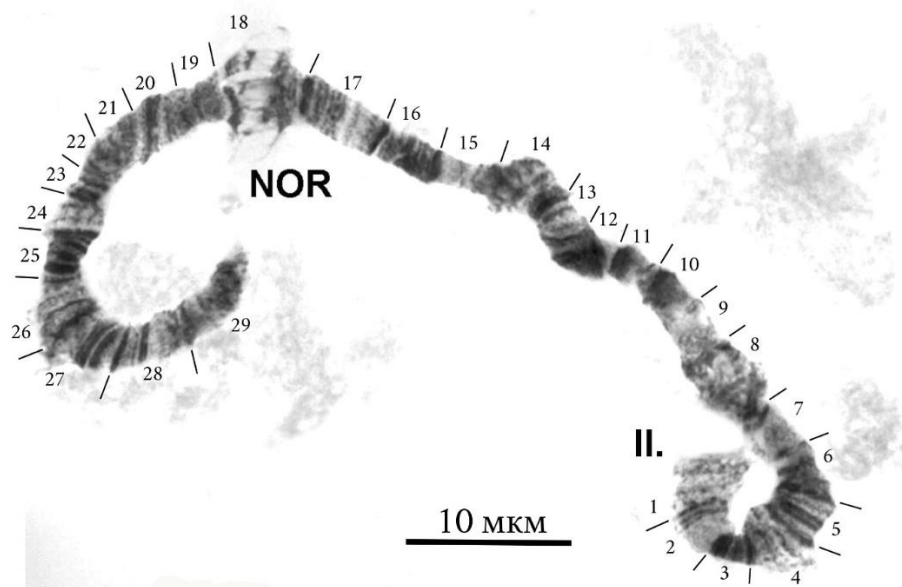


Рис. 5.4. Хромосомна карта політенної хромосоми II *Belgica antarctica*. NOR – ядерцевий організатор, арабськими цифрами позначено ділянки хромосоми.

Збільшення 100×

Хромосома III, як і хромосома I, є субметацентричною (рис. 5.2). Вона поділяється на 26 ділянок (рис. 5.5), центромера знаходиться у ділянці 11. У самців центромерний регіон входить до зчепленої зі статтю гетерозиготної інверсії D. Ядерцевий організатор знаходиться на лівому плечі цієї хромосоми, локалізований

нами у ділянці 5 – неподалік теломери лівого плеча хромосоми (Michailova et al., 2023). Відповідно до отриманих нами даних, їй належить велика темна смуга на теломері (ділянка 1), яка була виявлена у всіх гігантських політенних хромосомах слинних залоз личинок з усіх досліджених популяцій (Michailova et al., 2021a, 2023). Також до маркерів цієї хромосоми можна віднести кілька темних смуг біля ядерцевого організатора, розміщених у ділянці 6, групу чітких щільних темних смуг у ділянках 7–8, слабо виражені диски від центромери до ділянки 19, а також серію чітких дисків у ділянках 21–24 та 26 (Michailova et al., 2023).

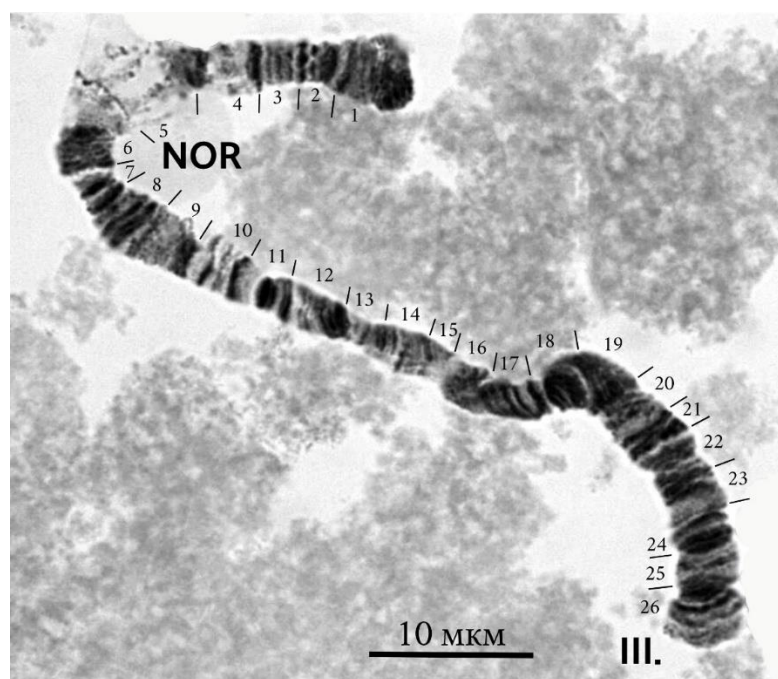


Рис. 5.5. Хромосомна карта політенної хромосоми III *Belgica antarctica*. NOR – ядерцевий організатор, арабськими цифрами позначено ділянки хромосоми.

Збільшення 100×

Ми виявили помірну теломерну активність усіх трьох хромосом личинок *B. antarctica*: в одних випадках гетерохроматин теломерних ділянок мав вигляд великих пувів, а в інших – чітких гетерохроматинових смуг із зернистою структурою,

іноді ці смуги або зливалися в одну темну смугу, або були відсутні (Michailova et al., 2023).

Для подальших, більш ефективних досліджень хромосомного поліморфізму в *B. antarctica* слід локалізувати розміщення конкретних генів на його хромосомах. А для кращого розуміння еволюційних процесів слід провести дослідження каріотипів двох філогенетично найбільш близьких до цього комара-дзвінця видів – *Eretmoptera muphyi* та *B. albipes*, які є досі недослідженими на хромосомному рівні.

Отже, *B. antarctica* характеризується каріотипом, типовим для інших видів підродини Orthoclaadiinae. Кожна з трьох політенних хромосом цього антарктичного комара-дзвінця має ряд діагностичних ознак, за якими їх можна легко розрізнити. Наявність стандартної карти політенних хромосом (рис. 5.3–5.5) для цього виду може допомогти вивчати особливості та роль хромосомного поліморфізму *B. antarctica* в адаптації до умов його існування.

5.2. Спадкові хромосомні аберації

Аналіз гігантських політенних хромосом слинних залоз личинок IV віку на наявність спадкових хромосомних аберацій показав, що частина індивідів мала спадкові хромосомні інверсії. Інверсією є структурна хромосомна аберація, за якої фрагмент хромосоми розвертається на 180°. У гетерозиготному стані інверсія є тільки в одному з гомологів хромосоми, тому формується петля для збереження кон'югації, яку легко ідентифікувати (Michailova et al., 2023). До спадкових інверсій віднесено ті, що зустрічалися в усіх клітинах слинних залоз конкретного організму. Загалом такі інверсії відомі для кожної з трьох хромосом *B. antarctica*.

Всього було ідентифіковано сім спадкових інверсій (табл. 5.1), дві з них – вперше: інверсія в ділянках 9–11 хромосоми II та інверсія D1 (ділянки 2–10) хромосоми III. Також були знайдені всі п'ять інверсій, описаних раніше для *B. antarctica*, згідно з літературними даними (Martin, 1962; Atchley & Davis, 1979)

(додаток М). Варто зауважити, що всі виявлені спадкові інверсії були у гетерозиготному стані.

Таблиця 5.1

Частота (%) спадкових хромосомних інверсій політенних хромосом слинних залоз личинок *Belgica antarctica*, виявлених під час дослідження популяцій виду

Локалітет	Хромосома						
	I	II			III		
	10–23	A: 22–28	B: 3–10	9–11	C: 21–24	D1: 2–10	D: 11–12
WI2020	0	62,5	50	0	25	0	0
Gal1	0	20	11,43	0	0	20	14,29
Gal2	0	45,16	25,81	3,23	3,23	51,61	25,81
B1105	0	68	32	0	12	28	40
B1109	15	20	40	0	0	30	30
B1039	12	72	52	0	4	32	40
B1316	0	48,28	17,24	0	0	41,38	48,28

Для хромосоми I встановлено наявність однієї великої спадкової гетерозиготної хромосомної інверсії. Ця інверсія займає близько половини довжини хромосоми: від ділянки 10, одразу за кільцем Бальбіані та центромерою, до ділянки 23, поруч із теломерою на правому плечі хромосоми (рис. 5.6). Цікаво, що зазначена інверсія охоплює також ядерцевий організатор (Kovalenko, 2024).

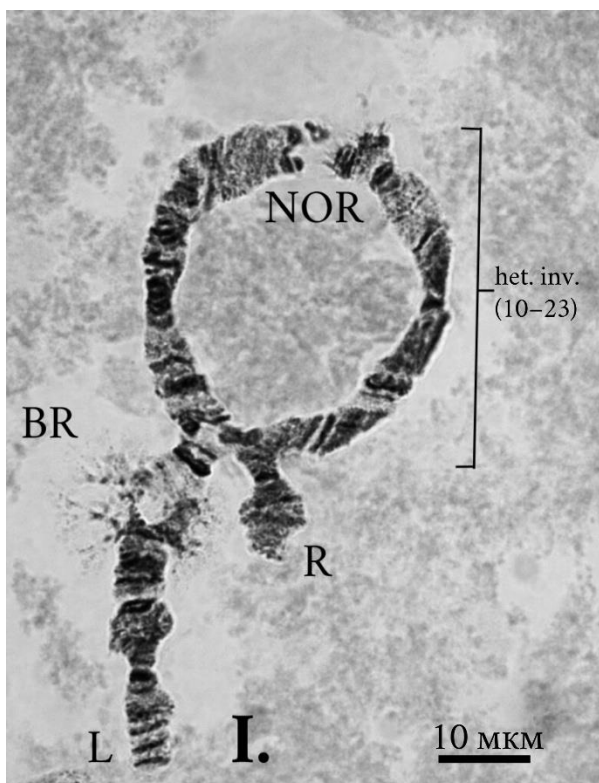


Рис. 5.6. Гетерозиготна інверсія у ділянках 10–23 хромосоми I. BR – кільце Бальбіані, NOR – ядерцевий організатор, L – ліве плече хромосоми, R – праве плече хромосоми. Збільшення 80×

Інверсія, що охоплює ділянки 10–23, була знайдена в особин із двох досліджуваних локалітетів: B1109 з частотою 15% (3 із 20 особин) та B1039 з частотою 12% (3 із 25 особин) (Kovalenko, 2024). Вперше про наявність такої інверсії повідомив Martin (1962) – він виявив її в 10 із 81 перевіреної личинки, зібраної поблизу Чилійської антарктичної станції імені Гонсалеса на початку 1960-х. Пізніше цю інверсію було також виявлено, але зі значно меншою частотою – в однієї з 1182 особин, зібраних у районі Американської антарктичної станції «Палмер» під час літнього сезону 1974–1975 років згідно з даними, наведеними Atchley and Davis (1979).

Для хромосоми II було встановлено наявність трьох гетерозиготних інверсій: інверсії A та B, про які вперше повідомляли ще Atchley and Davis (1979), а також було вперше знайдено одну рідкісну інверсію в ділянках хромосоми 9–11.

Інверсія A розташована на правому плечі хромосоми II з 22-ї по 28-му ділянку – практично до теломери (рис. 5.7). В усіх семи досліджених локалітетах зазначена інверсія зустрічалася досить часто – не менше 20%, а в трьох із них – понад 70% (WI2020 – 62,5%; B1105 – 68%; B1039 – 72%) (Michailova et al., 2021a, 2023; Kovalenko, 2024). Слід зауважити, що і в більш давній роботі Atchley and Davis (1979) інверсія A була присутня в усіх 18 локалітетах із частотою від 37,9% до 61,8%. Єдиний локалітет, де ця інверсія не була виявлена, – околиці станції імені Гонсалеса Відели, який проаналізував Martin (1962) понад 60 років тому.

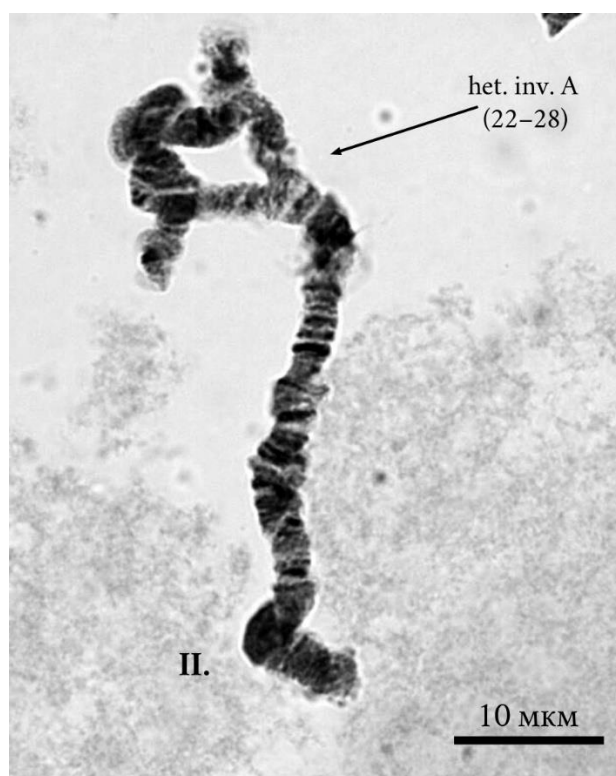


Рис. 5.7. Хромосома II з гетерозиготною інверсією A (ділянки 22–28).

Збільшення 80×

Інверсія В хромосоми ІІ (рис. 5.8) знаходиться на лівому плечі хромосоми, від ділянки 3 до ділянки 10 (Michailova et al., 2023). Як і інверсія А, ця інверсія була ідентифікована в особин з усіх досліджуваних локалітетів (Michailova et al., 2021a, 2023; Kovalenko, 2024), втім із дещо меншою частотою: від 11,43% (Gal1) до 52% (B1039) (Michailova et al., 2023; Kovalenko, 2024). Також її виявили в усіх локалітетах Atchley and Davis (1979) з частотою від 20% до 59,2%, а Martin (1962) про її наявність (як і про будь-які інші інверсії на хромосомі ІІ) не повідомляв.

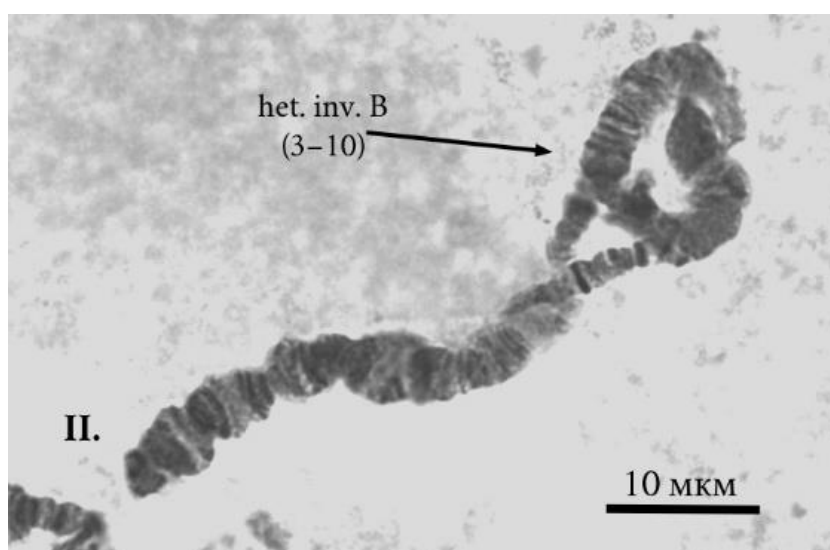


Рис. 5.8. Хромосома ІІ з гетерозиготною інверсією В (ділянки 3–10).
Збільшення 80×

Варто додати, що часто як і в Atchley and Davis (1979), так і в нещодавніх роботах (Michailova et al., 2021a, 2023; Kovalenko, 2024) зустрічалися особини, в яких присутні відразу дві інверсії (А і В) на хромосомі ІІ (рис. 5.9) – аж до 40% (B1039) (Kovalenko, 2024).

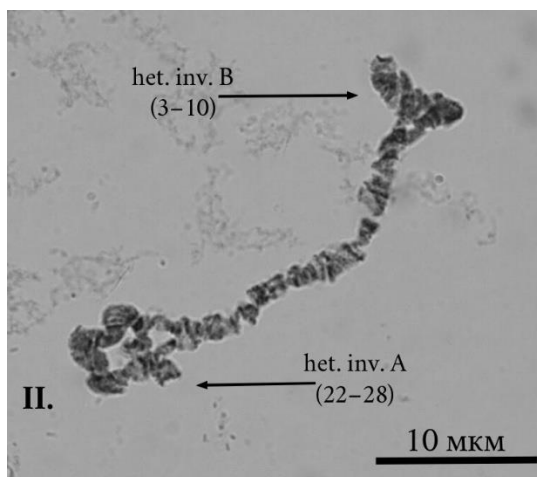


Рис. 5.9. Хромосома II з двома спадковими гетерозиготними інверсіями: А (ділянки 22–28) і В (ділянки 3–10). Збільшення 40×

Крім того, Michailova et al. (2023) в одному локалітеті (Gal2) серед личинок вперше виявили нову інверсію на лівому плечі хромосоми II (ділянки 9–11). Лише одна особина (або 3,23% від вибірки) мала зазначену інверсію. Можна стверджувати, що ця інверсія є рідкісною, оскільки серед 1436 особин із 26 локалітетів, перевірених у різний час (Martin, 1962; Atchley & Davis, 1979; Michailova et al., 2021a, 2023; Kovalenko, 2024), більше ніде її не було ідентифіковано.

Станом на сьогодні для хромосоми III відомо три спадкові інверсії: С, D, D1 (Michailova et al., 2023; Kovalenko, 2024). Одна з них – D, знаходиться в ділянках 11–12, охоплюючи центромерний регіон (рис. 5.10), і є зчепленою зі статтю – вона завжди присутня у гетерозиготному стані в самців (Atchley & Davis, 1979; Michailova et al., 2021a, 2023; Kovalenko, 2024). Її було виявлено у шести із семи досліджених локалітетів, окрім WI2020, який був проаналізований у роботі Michailova et al. (2021a), що можна пояснити малим розміром вибірки (8 особин).

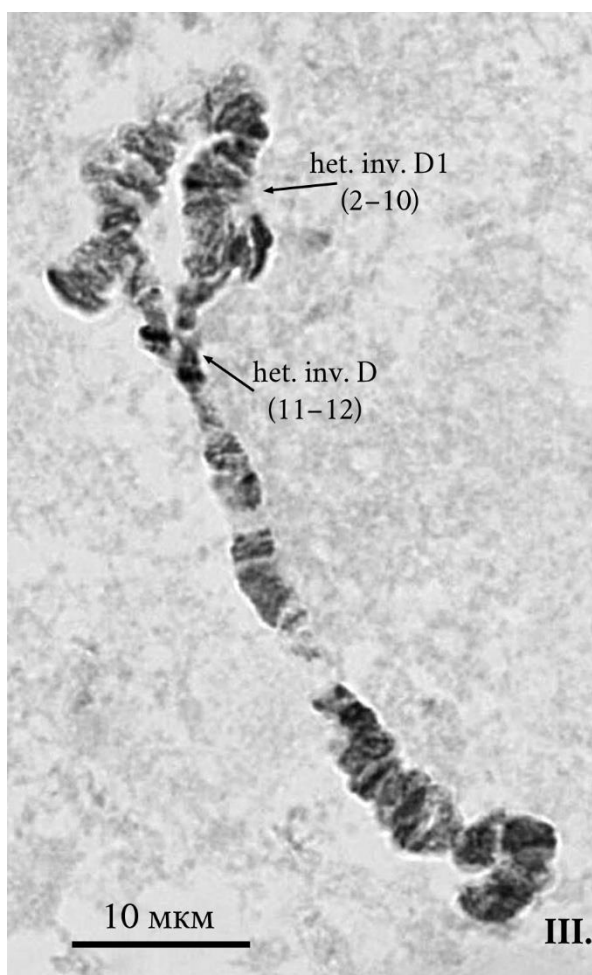


Рис. 5.10. Хромосома III з гетерозиготною інверсією D1 (ділянки 2–10) та зчепленою зі статтю гетерозиготною інверсією D (ділянки 11–12). Збільшення 80×

Інверсія С локалізована у ділянках 21–24 правого плеча хромосоми III (рис. 5.11) (Michailova et al., 2023). Була виявлена у чотирьох із семи досліджених локалітетів і лише у кількох особин (від однієї до трьох з одного локалітету), проте теж існує в популяції *B. antarctica* щонайменше з кінця минулого століття, оскільки була присутня у 16 із 18 локалітетів, представлених у роботі Atchley and Davis (1979) з частотами від 2 до 43,1%.

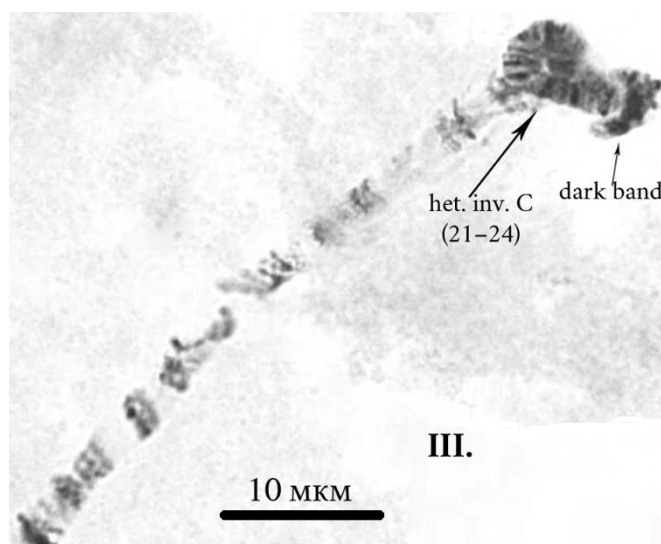


Рис. 5.11. Хромосома III з гетерозиготною інверсією C (ділянки 21–24). Dark band – темна смуга (соматична функціональна зміна активності хромосоми).

Збільшення 50×

Остання із відомих на сьогодні спадкових інверсій політенних хромосом *B. antarctica* – інверсія D1 (рис. 5.10), яка розташована на лівому плечі (ділянки 2–10) хромосоми III, займаючи майже все плече хромосоми. Як і єдина спадкова інверсія хромосоми I, інверсія D1 містить ядерцевий організатор. Це друга інверсія, яку виявлено вперше лише у личинок, зібраних у 2022 році Michailova et al. (2023) та Kovalenko (2024). Причому, інверсія D1 була присутня в особин з усіх шести локалітетів, зібраних у цей час з частотами від 20 до 51,61%.

Оскільки п'ять із семи не пов'язаних зі статтю спадкових хромосомних інверсій присутні зі значною частотою в різних популяціях *B. antarctica* протягом кількох десятиліть, незважаючи на різні екологічні умови та зміну клімату в регіоні, можна припустити про те, що вони забезпечують певну адаптивність для виживання виду. Закріплення та збереження в популяціях *B. antarctica* певного рівня хромосомного поліморфізму, як і в популяціях інших організмів (Faria et al., 2019), може бути спричинене як дією балансуєчого добору, так і потоком генів між окремими популяціями цього виду. Наявність останнього між популяціями цього комара-

дзвінця з близьких островів показана в роботі Edgington et al. (2023). Незважаючи на те що імаго *B. antarctica* є безкрилими, тому не можуть самотійно перелітати між островами, а личинки завжди залишаються в межах субстрату, все ж переміщення між островами найімовірніше здійснюється за допомогою орнітохорії (під час перенесення гніздового матеріалу) або через океанічні течії чи вітри (Peckham, 1971; Parnikoza et al., 2018b; Ivanets et al., 2022; Edgington et al., 2023). Bartlett et al. (2021) припускають подібні способи поширення і для *Eretmoptera murphyi*.

На додачу, ще Atchley and Davis (1979) висунули гіпотезу, що антарктичне наземне середовище є досить мінливим, тому генетичні системи видів, що його населяють, мають піддаватися дії добору, що зберігає їхню гетерозиготність та забезпечує низький рівень рекомбінації (Otto & Barton, 1997). Тому наявність спадкових гетерозиготних інверсій в усіх досліджених популяціях цієї комахи забезпечує генетичне різноманіття виду, що потенційно сприяє його виживанню в мінливих умовах наземного середовища Антарктики та змін клімату в цьому регіоні.

Отже, досліджені популяції *B. antarctica* характеризуються спільним набором основних спадкових гетерозиготних хромосомних інверсій, проте відрізняються їхніми частотами та комбінаціями. Такі відмінності можуть свідчити про наявність популяційної диференціації *B. antarctica* за рівнем хромосомного поліморфізму. Проте відсутність унікальних наборів інверсій для більшості досліджених популяцій, а також збереження інверсій протягом кількох десятиліть може вказувати на наявність потоку генів між окремими популяціями виду та дії балансуєчого добору, який підтримує гетерозиготність і забезпечує адаптивний потенціал виду в мінливих умовах Антарктики.

5.3. Соматичні хромосомні аберації та функціональні зміни структури хромосом

Окрім спадкових хромосомних інверсій, у *B. antarctica* зустрічаються різноманітні соматичні хромосомні аберації, а також функціональні зміни структури політенних хромосом. До таких хромосомних перебудов віднесено ті, які

зустрічаються лише в одній або кількох клітинах слинних залоз окремого організму. Всього було ідентифіковано 39 різних варіантів соматичних хромосомних перебудов та змін їхньої функціональної активності. Крім того, серед особин популяції острова Галіндез із двох локалітетів (Gal1 та Gal2), використаних для аналізу соматичних перебудов, вони зустрічалися не так часто, як спадкові. Через недостатньо якісну структуру хромосом в інших п'яти протестованих популяціях лише окремі хромосомні перебудови було відмічено.

Серед соматичних хромосомних перебудов було виявлено здебільшого гетерозиготні інверсії, трисомії, темні смуги, альтернативне розміщення ядерцевого організатора або відсутність його експресії, делеції, появу великих темних смуг на окремих ділянках тощо (рис. 5.12).

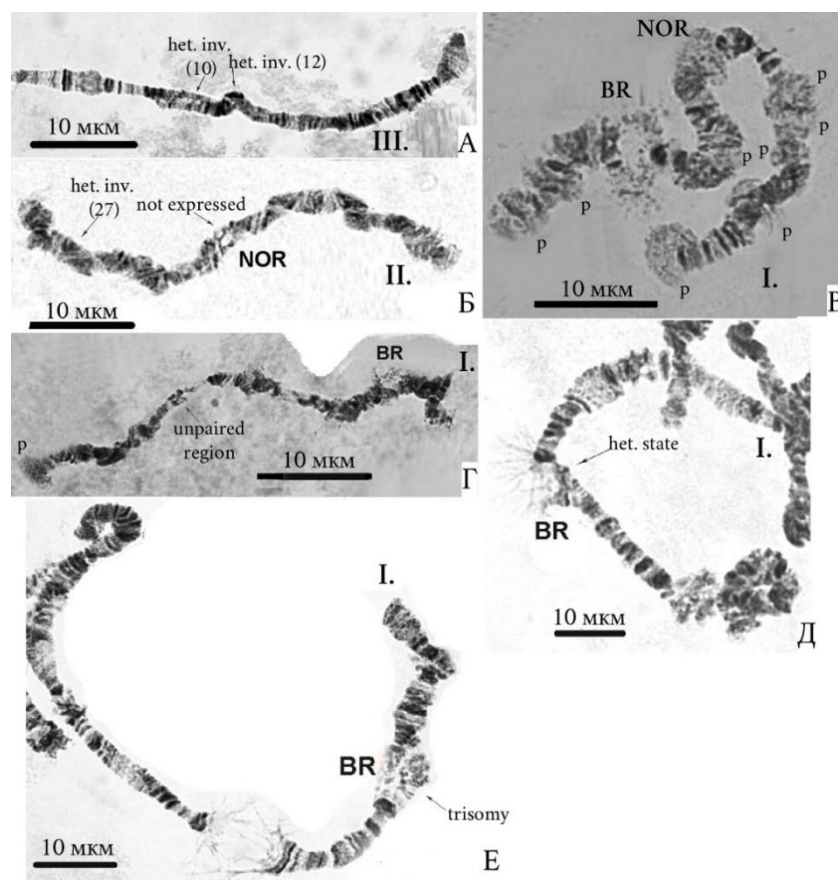


Рис. 5.12. Приклади виявлених соматичних хромосомних аберацій та функціональних змін структури політенних хромосом слинних залоз у личинок *Belgica antarctica*. А – хромосома III з двома гетерозиготними інверсіями у ділянках 10 та 12; Б – хромосома II з неекспресованим ядерцевим організатором та гетерозиготною інверсією в ділянці 27; В – хромосома I з численними пуфами (p); Г – хромосома I із ділянкою з неспареними гомологами та пуфом у ділянці 25; Д – хромосома I з кільцем Бальбіані в гетерозиготному стані; Е – хромосома I з трисомією в кільці Бальбіані. BR – кільце Бальбіані, NOR – ядерцевий організатор

На хромосомі I виявлено 14 різноманітних видів соматичних хромосомних перебудов та функціональних змін (табл. 5.2). Серед них найбільш поширеними були гетерозиготні інверсії та поява темних смуг в окремих ділянках хромосоми.

Таблиця 5.2

Перелік виявлених соматичних аберацій та функціональних змін хромосоми I личинок *Belgica antarctica* та їхня локалізація

№	Соматична аберація або зміна функціональної активності хромосоми	Ділянка на хромосомі I
1	Гетерозиготна інверсія	1–2
2		3
3		12
4		13–14
5		22
6	Трисомія	8 (кільце Бальбіані)
7	Делеція	25
8	Кільце Бальбіані в гетерозиготному стані	8
9	Гетерозиготна темна смуга	1
10	Темна смуга	1
11	Неекспресований ядерцевий організатор	13
12	Зміна локалізації ядерцевого організатора	16, або 17, або 18
13	Активний теломерний регіон	1 та 25
14	Пуфи	1, 3–4, 16, 22–23

Гетерозиготні інверсії локалізовані у ділянках 1–2, 3, 12, 13–14 та 22. Вони зустрічалися тільки в поодиноких клітинах і лише в однієї-двох особин (2,86–5,71%) із досліджених локалітетів. При цьому лише інверсію у ділянці 22 було знайдено в особин з обох локалітетів острова Галіндез: у двох личинок із Gal1 і в однієї личинки з Gal2; інші ж гетерозиготні інверсії було виявлено лише в якомусь одному локалітеті.

Також у ділянці 8, де розташоване кільце Бальбіані, було виявлено трисомію в одній клітині однієї особини з локалітету Gal2. Також знайдено хромосому I, в якій кільце Бальбіані знаходилося в гетерозиготному стані – на одному з гомологів було відсутнє характерне розширення цієї ділянки (рис. 5.12). Делеція в ділянці 25 хромосоми I була виявлена в однієї особини з локалітету Gal1.

До найбільш розповсюджених функціональних змін належали: поява темних смуг (переважно в гомозиготному стані, але зрідка і в гетерозиготному стані) в ділянці 1; пувів у ділянках 1, 3–4, 16 та 22–23 хромосоми; частина організмів мала й активні теломерні регіони (1 та 25). Загалом, темні диски в ділянці 1 було відмічено в частині клітин слинних залоз у 57,14% особин локалітету Gal1 та у 67,74% локалітету Gal2. Не можна не згадати і зміну локалізації ядерцевого організатора (в частині клітин слинних залоз окремих личинок замість ділянки 13 він розміщувався в ділянках 16, 17 або 18). Іноді ж він не експресувався зовсім.

На хромосомі II було ідентифіковано 13 різних видів соматичних хромосомних аберацій та змін їхньої функціональної активності (табл. 5.3). Вдалося виявити шість гетерозиготних інверсій у ділянках 3–6, 4–5, 8–10, 11–12, 19 та 27, вони були присутні в 1–2 клітинах, і кожна з них була унікальною для окремого локалітету.

Таблиця 5.3

Перелік виявлених соматичних аберацій та функціональних змін хромосоми II личинок *Belgica antarctica* та їхня локалізація

№	Соматична аберація або зміна функціональної активності хромосоми	Ділянка на хромосомі II
1	Гетерозиготна інверсія	3–6
2		4–5
3		8–10
4		11–12

Продовження табл. 5.3

5	Гетерозиготна інверсія	19
6		27
7	Трисомія	18 (ядерцевий організатор)
8	Темна смуга	1
9	Темна смуга	29
10	Неекспресований ядерцевий організатор	18
11	Ядерцевий організатор в гетерозиготному стані	18
12	Активний теломерний регіон	1 та 29
13	Пуфи	вздовж усієї хромосоми

Частота окремих соматичних спадкових інверсій на хромосомі не перевищувала 4% для кожної популяції. Також в однієї особини з локалітету Gal2 знайдено трисомію в ділянці, де знаходився ядерцевий організатор. Крім того, інколи ядерцевий організатор або не експресувався повністю, або був експресований тільки в одного з гомологів (перебував у гетерозиготному стані) (рис. 5.12). Темні смуги були помітні у частині клітин слинних залоз 28,57% досліджених личинок із локалітету Gal1 та у 25,81% – з локалітету Gal2. В окремих особин також були активні теломерні ділянки та пуфи вздовж хромосоми.

Подібний до інших двох хромосом спектр соматичних аберацій та функціональних перебудов зафіксовано і для хромосоми III (табл. 5.4). Було зафіксовано шість гетерозиготних інверсій (ділянки 7, 10, 12, 12–13, 14–15 і 22), всі з яких були унікальні для якогось одного локалітету й траплялися у 2,86–3,23% особин. Крім того, було виявлено темні смуги у гетерозиготному й гомозиготному станах у ділянці 1, активні теломерні регіони і пуфи у ділянках вздовж усієї хромосоми.

Загалом ідентифіковано 11 різних соматичних хромосомних перебудов та варіантів функціональної активності на хромосомі III.

Таблиця 5.4

Перелік виявлених соматичних аберацій та функціональних змін хромосоми III личинок *Belgica antarctica* та їхня локалізація

№	Соматична аберація або зміна функціональної активності хромосоми	Ділянка на хромосомі III
1	Гетерозиготна інверсія	7
2		10
3		12
4		12–13
5		14–15
6		22
7	Гетерозиготна темна смуга	1
8	Темна смуга	1
9	Ядерцевий організатор в гетерозиготному стані	5
10	Активний теломерний регіон	1 та 26
11	Пуфи	вздовж усієї хромосоми

Широкий спектр соматичних хромосомних аберацій, ідентифікованих у досліджених популяціях *B. antarctica* може вказувати з одного боку про те, що зазначений вид існує в середовищі зі значним вмістом генотоксичних агентів, зокрема важких металів (в субстраті Західної Антарктики показано високу концентрацію As, Cr, Cu, Hg, Ni, Pb, Zn; Zilhão et al., 2025); а з іншого – про чутливість політених хромосом цього виду до них (Michailova et al., 2023). Загалом, показано, що поява

соматичних хромосомних аберацій може бути спричинена підвищеним вмістом у навколишньому середовищі певних хімічних елементів і речовин, зокрема важких металів, нітритів, галактози, або дії фізичних чинників, наприклад радіації чи теплового шоку тощо (Morcillo et al., 1988; Díez et al., 1990; Basak et al., 2017; Kovalenko, 2024). Такі мутації описані для багатьох інших представників родини Chironomidae, наприклад, *Chironomus piger* Strenzke, 1959, *Chironomus riparius*, *Glyptotendipes barbipes* (Staeger, 1839), *Glyptotendipes glaucus* (Meigen, 1818), *Chironomus plumosus* (Sella et al., 2004; Michailova et al., 2012). У зв'язку з цим, соматичні зміни хромосом личинок хірономід можна використовувати для виявлення дії генотоксичних агентів як біомаркери (Michailova et al., 2012). Для цього можна використовувати соматичний індекс (S), запропонованого Sella et al. (2004). У табл. 5.5 наведені значення індексів S для двох локалітетів острова Галіндез архіпелагу Вільгельма, де були зібрані личинки *B. antarctica*.

Таблиця 5.5

Значення індексів S для двох природних популяцій *Belgica antarctica* острова Галіндез, проаналізованих у 2022 році (дані взято з Michailova et al., 2023)

Код локалітету	S індекс	Розмір вибірки
Gal1	0,34	35
Gal2	0,52	31

Виявлені соматичні мутації в політених хромосомах слинних залоз личинок *B. antarctica*, є подібними до інших представників Chironomidae, наведених у роботі Michailova et al. (2012). Личинки *B. antarctica* розвиваються в рослинному субстраті, який може бути забруднений генотоксичними речовинами, зокрема важкими металами, в результаті кількох чинників: антропогенна діяльність, вивітрювання мінералів, орнітогенний вплив (Chu et al., 2019; Magesh et al., 2021).

Окремо слід відмітити кілька виявлених змін функціональної активності політенних хромосом слинних залоз личинок *B. antarctica*: появу темних смуг у теломерних ділянках хромосом, наявність пувів у цих ділянках, зміну транскрипційної активності ядерцевих організаторів та кільця Бальбіані. У багатьох особин із різних популяцій *B. antarctica* було виявлено появу темних смуг на теломерних ділянках, особливо у хромосомі III (Michailova et al., 2021a, 2023). Такі структури також було виявлено і в інших хірономід, зокрема *Chironomus nuditarsis* Keyl, 1961 – спершу Fischer (1978) описав їх для популяцій цих комарів на території Швейцарії, а через багато років І. Кікнадзе зі співавторами повідомили про наявність таких темних смуг і для сибірських популяцій. Імовірно, як і в інших хірономід, у політенних хромосомах личинок *B. antarctica* ці структури є результатом ампліфікацій (Michailova et al., 2023).

Наявність пувів на теломерних ділянках політенних хромосом *B. antarctica* вказує на високу транскрипційну активність цих ділянок. Залишається відкритим питання про причину цього явища, але можна припустити, що це може бути спричиненим тим, що згідно з даними, наведеними в Rinehart et al. (2006), у личинок цього комара-дзвінця, на відміну від більшості інших живих організмів, постійно експресуються на високому рівні білки теплового шоку. Хоча досі локалізацію генів на хромосомах *B. antarctica* не встановлено, зважаючи на те, що принаймні в деяких представників Chironomidae, зокрема *Chironomus piger* та *Chironomus thummi* (Kieffer, 1911) (зараз його розглядають як синонім *Chironomus riparius*; Credland, 1973), БТШ експресуються в теломерних ділянках (Martinez et al., 2001), можна припустити, що й у *B. antarctica* теломери теж є місцем експресії цих білків.

Кільце Бальбіані на хромосомі I, яке в абсолютній більшості проаналізованих особин було декомпактизованою (транскрипційно активною) ділянкою хромосоми і мало вигляд гігантського муфтоподібного здуття, в кількох клітинах деяких особин було в гетерозиготному стані – тобто експресувалося лише в одного з гомологів або перебувало в стані трисомії. Крім того, в окремих личинок було відмічено появу пувів

вздовж усіх трьох хромосом *B. antarctica*. Зміну функціональної активності кільця Бальбіані можуть спричиняти важкі метали. Так, в личинок інших видів Chironomidae, які розвивалися в середовищі з підвищеним вмістом Al, Cr, Cu та Pb, спостерігалось зниження активності кільця Бальбіані порівняно з тими, які культивувалися в умовах без цих металів (Michailova et al., 2012).

У частині клітин окремих личинок також було відмічено зниження транскрипційної активності ядерцевого організатора. Таку особливість відмічено для всіх трьох хромосом. Інколи ядерцевий організатор перебував у гетерозиготному стані: експресувався лише в одного з гомологів (в одного гомолога був пух, а в іншого – лише відповідні хромосомні диски без розширення хромосоми). В інших видів хірономід зміни функціональної активності ядерцевого організатора, як і у випадку зі зміною активності кільця Бальбіані, є відповіддю на генотоксичні елементи, наприклад важкі метали (Michailova et al., 2012). Загалом же, ядерцевий організатор є функціонально активною ділянкою хромосоми протягом усієї личинкової стадії комарів-дзвінців, ця ділянка відповідає за синтез 28S рРНК та 18S рРНК (Ringborg & Rydlander, 1971; Michailova et al., 2023), і за допомогою фазово-контрастної мікроскопії його легко ідентифікувати на політенних хромосомах як гігантський пух, навколо якого помітний матеріал його транскрипційної активності (Michailova et al., 2023).

Враховуючи вищевикладене, можна припустити, що протягом свого розвитку личинки *B. antarctica* піддаються дії стресових чинників, які спричиняють порушення функціональної активності хромосом цього виду, а також індукують появу хромосомних мутацій: інверсій, делецій, трисомій.

Слід додати, що в *B. antarctica* соматичні перебудови політенних хромосом складно ідентифікувати через їхній малий розмір – зокрема, було виявлено лише такі перебудови, які охоплювали лише одну, інколи більше хромосомних ділянок. Ще одним чинником, який суттєво ускладнював ідентифікацію соматичних хромосомних аберацій, була не завжди хороша якість препаратів політенних хромосом,

приготованих з матеріалу після фіксації та транспортування. У своїй роботі Martin (1962) також вказує на труднощі з аналізом політенних хромосом через погану якість препаратів, отриманих з особин після фіксації та транспортування. Тому найкраще досліджувати невеликі хромосомні перебудови і функціональні зміни структури хромосом на препаратах, зроблених із живих особин.

5.4. Зв'язок хромосомного поліморфізму виду з окремими екологічними факторами

Задля встановлення потенційного взаємозв'язку між частотами спадкових хромосомних інверсій у *B. antarctica* та просторово-часовими характеристиками популяцій (локалітет, рік збору матеріалу, широта та довгота), а також окремими екологічними факторами (рівень орнітогенного впливу та показник типу субстрату), було проаналізовано дані щодо хромосомного поліморфізму цього виду хірономід у 26 локалітетах: 7 – за результатами власних досліджень та 19 – за літературними даними.

За результатами аналізу частот усіх незчеплених зі статтю гетерозиготних хромосомних інверсій (додаток Н) встановлено, що вони статистично значущо відрізняються між дослідженими локалітетами ($p = 0,00009999$, критерій Фішера з моделюванням Монте-Карло, $V = 10\ 000$) за винятком рідкісної інверсії в ділянках 9–11 хромосоми II ($p = 0,1003$; критерій Фішера з моделюванням Монте-Карло, $V = 10\ 000$). Крім того, відрізнялися між локалітетами частоти: особин з хоча б однією незчепленою зі статтю спадковою гетерозиготною інверсією на будь-якій із трьох хромосом та на хромосомі III, а також з принаймні однією спадковою гетерозиготною інверсією на хромосомі II ($p = 0,00009999$, критерій Фішера з моделюванням Монте-Карло, $V = 10\ 000$). Наостанок, значення індексів Н серед використаних у дослідженні локалітетів статистично не відрізнялися ($p = 1$, критерій Фішера з моделюванням Монте-Карло, $V = 10\ 000$).

Для частини спадкових хромосомних інверсій (інверсії А, С, D1 та гігантська інверсія на хромосомі І), було виявлено географічні тренди на основі даних, отриманих при кореляційному аналізі (табл. 5.6).

Таблиця 5.6

Кореляція між частотами особин *B. antarctica* зі спадковими хромосомними інверсіями та географічними координатами. Коефіцієнти кореляції, відмінні від незначних, позначено зірочкою (*)

Частота	Значення коефіцієнта r_s залежно від:	
	широти	довготи
Особин хоча б з однією незчепленою зі статтю спадковою інверсією на будь-якій хромосомі	0,04	-0,21*
Інверсії у ділянках 10–23 хромосоми І	-0,30*	0,01
Інверсії А (ділянки 22–28 хромосоми ІІ)	0,32*	0,03
Інверсії В (ділянки 3–10 хромосоми ІІ)	-0,05	-0,03
Особин з наявністю хоча б однієї спадкової інверсії на хромосомі ІІ	0,09	-0,05
Інверсії С (ділянки 21–24 хромосоми ІІІ)	0,40*	0,03
Інверсії D1 (ділянки 2–10 хромосоми ІІІ)	-0,52*	-0,23*
Особин з наявністю хоча б однієї незчепленої зі статтю спадкової інверсії на хромосомі ІІІ	-0,18	-0,29*

Так, для інверсії D1 хромосоми ІІІ встановлено слабку кореляцію з довготою та помірну кореляцію з широтою: її частота має тенденцію до зменшення із заходу на схід та до зменшення з півдня на північ (тобто її частота вища в популяціях, розташованих ближче до полюса).

Інші три інверсії, які мали статистично значущий кореляційний зв'язок із широтою, характеризувалися наявністю слабкої кореляційної залежності. Інверсії А та С мали тенденцію до збільшення частот у популяціях *B. antarctica* з півдня на північ, на противагу їм, частота інверсії в ділянках 10–23 на хромосомі І зростала з півночі на південь.

Також було зафіксовано слабку кореляцію між довготою і часткою особин із принаймні однією неспадковою гетерозиготною інверсією на будь-якій хромосомі та з частотою особин із хоча б одною незчепленою зі статтю інверсією на хромосомі ІІІ – обидві величини мали тенденцію до збільшення зі сходу на захід.

У результаті подальшого аналізу залежностей між частотами хромосомних інверсій та частотами гетерозиготних особин, з одного боку, а також широти й довготи, з іншого боку, було отримано статистично значущі результати для п'яти із семи показників, у яких коефіцієнти кореляції перевищували незначний рівень (рис. 5.13):

- частота гетерозиготної інверсії D1 хромосоми ІІІ від широти ($p < 2 \times 10^{-16}$, GLM (binomial), коефіцієнт нахилу = -5,7505, AIC = 192,15);
- частота гетерозиготної інверсії С хромосоми ІІІ від широти ($p = 0,000605$, GLM (binomial), коефіцієнт нахилу = 1,5975, AIC = 269,68);
- частота гетерозиготної інверсії А хромосоми ІІ від широти ($p = 0,0183$, GLM (binomial), коефіцієнт нахилу = 0,7157, AIC = 264,77);
- частота гетерозиготної інверсії в ділянках 10–23 хромосоми І від широти ($p = 0,000158$, GLM (binomial), коефіцієнт нахилу = -3,4861, AIC = 82,178);
- частота особин з наявністю хоча б однієї незчепленої зі статтю гетерозиготної інверсії від довготи ($p = 1,73 \times 10^{-7}$, GLM (binomial), коефіцієнт нахилу = -0,5647, AIC = 255,61).

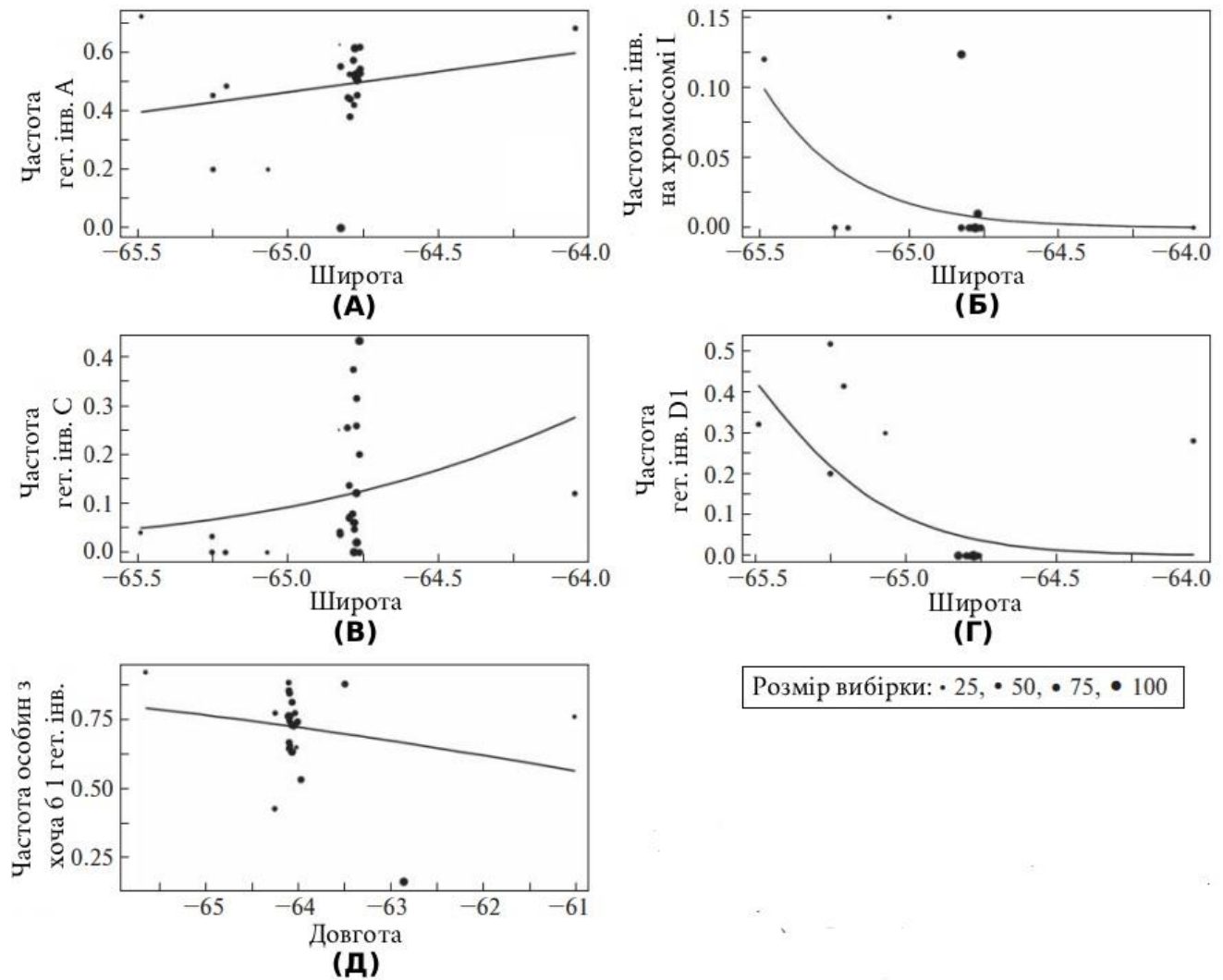


Рис. 5.13. Залежності частот спадкових гетерозиготних інверсій у популяціях *Belgica antarctica* від географічних координат: А – інверсії А від широти; Б – інверсії у ділянках 10–23 хромосоми І від широти; В – інверсії С від широти; Г – інверсії D1 від широти; Д – частота особин із принаймні однією незчепленою зі статтю спадковою інверсією залежно від довготи

Можливим поясненням того, що частота інверсій А та С була дещо вищою в популяціях *B. antarctica*, розташованих на півночі, є те, що вони дають адаптивну перевагу в тепліших умовах. Натомість, більш часті в південних популяціях інверсія в ділянках 10–23 хромосоми І та інверсія D1 хромосоми III, імовірно, сприяють виживанню виду в холодніших умовах. Клінальні залежності частот інверсії D1,

особин з хоча б однією незчепленою зі статтю інверсією на будь-якій хромосомі та хромосомі III від довготи напевно спричинені пристосуванням до одного або кількох факторів, які мають подібну тенденцію.

Для встановлення більш чітких закономірностей у залежності частот спадкових хромосомних інверсій від широти, довготи та, в перспективі, висоти над рівнем моря для *B. antarctica* необхідно провести аналіз значно більшої кількості популяцій цього виду.

В окремих видів Diptera, зокрема для Chironomidae та Drosophilidae, наявність географічних клінів за частотами інверсій у політенних хромосомах також відомо: частоти чотирьох парацентричних інверсій у представників *Aedes* sp. з річки Коннектикут мали клінальну залежність з півночі на південь, при цьому, не змінювалися з часом (Werle et al., 2004), також у чималій кількості робіт показано залежність частот інверсій від висоти над рівнем моря (Durmaz et al., 2018), довготи (Knibb, 1982) та широти (Knibb, 1982; Balanyá et al., 2006; Kapun et al., 2016; Durmaz et al., 2018; Simões & Pascual, 2018) для *Drosophila* spp. Слід зауважити також, що в окремих випадках частоти інверсій змінювалися в популяціях з часом (Balanyá et al., 2006; Rezende et al., 2010), а в окремих – ні (Anderson et al., 1991; Werle et al., 2004). У контексті вивчення пристосувань *B. antarctica* до виживання за низьких температур, не можна не згадати і про те, що в популяціях *Drosophila* spp. частоти інверсій можуть залежати від температури (Knibb, 1982; Balanyá et al., 2006; Simões & Pascual, 2018), таким чином, їхня зміна може показувати вплив змін клімату, наприклад глобального потепління, на генетичну структуру популяцій окремих видів (Balanyá et al., 2006). На противагу, потенційна залежність частот інверсій від пір року, що встановлена для окремих хромосомних перебудов у *Drosophila* (Knibb, 1982; Kapun et al., 2016), ймовірно, не повинна спостерігатися в популяціях *B. antarctica* у довгостроковій перспективі через дворічний життєвий цикл цієї комахи, який двічі охоплює всі сезони.

Щодо залежності між роками збору матеріалу (на основі об'єднання зборів у дві групи: перша – 1960-ті та 1970-ті роки; друга – 2020-ті роки) для аналізу та частотами інверсій, то цікавим є те, що серед усіх досліджених частот спадкових інверсій лише частота інверсії D1 була відмінною в двох групах – мала тенденцію до збільшення з часом ($P = 0,000009735$, U-критерій Манна-Уїтні): її було виявлено вперше в популяціях *B. antarctica* у 2022 році, причому, в усіх шести. Крім того, аналогічну тенденцію мала частота особин, у яких на хромосомі III була присутня хоча б одна спадкова незчеплена зі статтю інверсія (C або D1; $P = 0,00503$, U-критерій Манна-Уїтні) (додаток Н). Це може бути пов'язано як із тим, що в попередніх дослідженнях було обрано локалітети лише із двох невеликих районів, у популяціях *B. antarctica* яких ця інверсія була відсутня, так і з тим, що її наявність у цього виду є адаптацією його до сучасних умов існування. Попри це, дуже важливо наголосити, що для підтвердження або спростування отриманого результату необхідно проводити повторні дослідження частот спадкових хромосомних інверсій у тих же популяціях, для яких такий аналіз уже проводився в минулому, а не в нових. Пропонується проводити такий моніторинг для окремих популяцій кожну зміну десяти поколінь цієї хірономіди – тобто через кожні 20 років. А отримані в цій роботі дані слід інтерпретувати не як відсутність змін у частотах більшості спадкових гетерозиготних інверсій та збільшення частоти інверсії D1 для конкретних популяцій *B. antarctica*, а для виду загалом.

Серед усіх частот хромосомних інверсій статистично значущі відмінності серед 25 локалітетів, згрупованих за типом субстрату, виявлено лише для інверсії D1 хромосоми III ($P = 0,0287$, H-критерій Крускала-Уолліса) (додаток Н). Цей результат загалом узгоджується з висновками, наведеними Atchley and Davis (1979) після опрацювання меншої вибірки з локалітетів, що знаходяться в одному невеликому районі, які теж вказали, що показник типу субстрату не мав помітного впливу на частоту хромосомних аберацій у цього виду.

Цікавим є і те, що не було зафіксовано відмінностей серед частот усіх спадкових незчеплених зі статтю гетерозиготних інверсій між шістьма локалітетами з відомими рівнями орнітогенного впливу (Gal1, Gal2, B1039, B1105, B1109 і B1316), згрупованими за цим фактором (додаток Н). Також не було виявлено відмінностей у частотах досліджуваних спадкових інверсій між сімома локалітетами залежно від того, чи були личинки зібрані з гніздового матеріалу (B1109 і B1316), чи ні (B1039, B1105, Gal1, Gal2, WI2020) (додаток Н).

Незважаючи на те, що птахи сприяють перенесенню з океану до наземних екосистем важких металів, наприклад Cu, Hg, Pb, Zn у складі органічних фракцій (Castro et al., 2021; Soares et al., 2024), що може сприяти утворенню нових хромосомних аберацій у *B. antarctica*, відсутність зв'язку між орнітогенним впливом та частотою спадкових хромосомних аберацій можна пояснити кількома причинами.

По-перше, цей організм за довготривалий період існування в середовищі з високим вмістом важких металів міг виробити підвищену стійкість до них. По-друге, відносний внесок птахів у концентрацію важких металів та інших мутагенів у субстраті, який уже до того містив значну їхню концентрацію, був недостатнім для утворення помітної різниці у частотах інверсій у популяціях, які були протестовані. По-третє, мала вибірка локалітетів та лише категоріальний розподіл за рівнем орнітогенного впливу без хімічного аналізу вмісту конкретних сполук чи елементів у субстраті могли бути недостатніми для детекції відмінностей. По-четверте, ймовірно, що орнітогенний фактор, вміст важких металів у середовищі або те, чи в гніздовому матеріалі розвивалися личинки, мав більш значний вплив на частоту саме соматичних хромосомних аберацій, а не спадкових, подібно до того, як це виявили у своїй роботі Sella et al. (2004) у результаті аналізу популяцій *Chironomus riparius*, які існували в локалітетах із різним вмістом важких металів, проте для такого аналізу у випадку *B. antarctica* краще використовувати живі особини, а не зафіксований матеріал після транспортування.

Отже, згідно з проведеним аналізом, популяції *B. antarctica* відрізняються між собою за рівнями хромосомного поліморфізму. Для низки спадкових хромосомних інверсій (A, C, D1, інверсія в ділянках 10–23 хромосоми I) виявлено географічні клінальні залежності їхніх частот. Разом із тим, тип субстрату та рівень орнітогенного впливу, ймовірно, не мають істотного впливу на частоти досліджених спадкових інверсій або ж їхній вплив не вдалося виявити через обмежений обсяг доступних даних. Зростання частоти інверсії D1 у сучасних вибірках може свідчити як про зміну екологічних умов, так і про можливі адаптивні зміни у популяціях цього виду, однак для підтвердження цього необхідно здійснювати тривалий моніторинг одних і тих же популяцій виду. Таким чином, варіації частот хромосомних аберацій у *B. antarctica* можуть відображати адаптивні процеси. А зважаючи на зміну клімату в Антарктиці, важливо продовжувати комплексні дослідження популяцій цієї хірономіди на предмет хромосомного поліморфізму.

Аналіз частот хромосомних інверсій у різних популяціях *B. antarctica* показав, що ці популяції відрізняються за рівнем хромосомного поліморфізму. Причому виявлено географічні клінальні залежності частот низки спадкових інверсій: A, C, D1, інверсія в ділянках 10–23 хромосоми I. Крім того, тип субстрату та рівень орнітогенного впливу не мали статистично значущого впливу на частоти досліджених хромосомних інверсій; це може бути зумовлено як обмеженістю вибірки та відсутністю детального хімічного аналізу субстратів, так і адаптивним потенціалом виду. Втім, для формування остаточних висновків потрібен тривалий моніторинг тих самих популяцій.

РОЗДІЛ 6. МІКРООРГАНІЗМИ-СИМБІОНТИ *Belgica antarctica*

6.1. Мікроорганізми, пов'язані з *Belgica antarctica*

Мікроорганізми є невидимими, але невід'ємними компонентами екосистем. Вони також добре відомі широким спектром взаємодій як між собою, так і з макроорганізмами. Зважаючи на недостатню вивченість мікробних угруповань, які можуть співіснувати з відносно малочисельними (порівняно з рештою наземних екосистем планети) видами безхребетних Антарктики загалом і *B. antarctica* зокрема, залишаються невідомими не тільки гіпотетичні особливості взаємодій між цими групами організмів, значення представників окремих таксонів мікроорганізмів для адаптації організмів-хазяїнів до екстремальних умов існування в умовах кліматичних змін, а й навіть склад типового мікробіому наземних безхребетних цього регіону та її можливих міжпопуляційних варіацій.

Усього було виявлено 20 таксонів, які належать до п'яти типів прокариот у 34 загальнодоступних повногеномних архівах сиквенсів і транскриптомів *B. antarctica* (рис. 6.1).

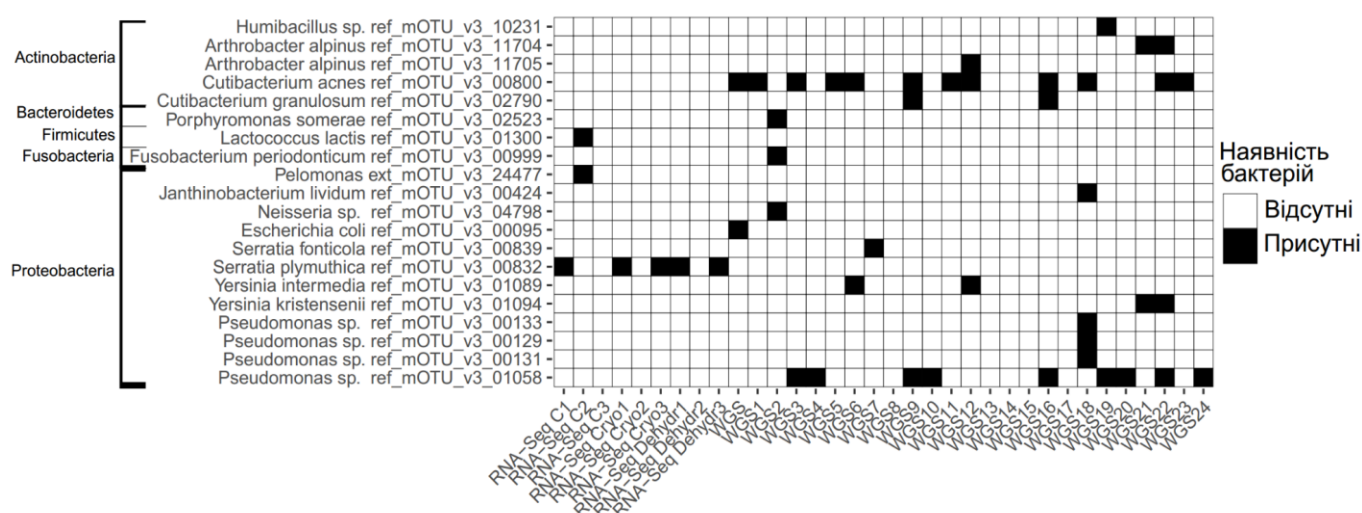


Рис. 6.1. Бактерії, виявлені в публічних архівах повногеномних сиквенсів і транскриптомів *Belgica antarctica*

Слід зауважити, що серед виявлених таксонів шість видів бактерій: *Cutibacterium acnes* (Gilchrist, 1900) Scholz & Kilian, 2016, *Cutibacterium granulosum* (Prévot, 1938) Scholz & Kilian, 2016, *Lactococcus lactis* (Lister, 1873) Schleifer et al., 1986, *Fusobacterium periodonticum* Slots et al., 1984, *Porphyromonas somerae* Summanen et al., 2006 та *Escherichia coli* (Migula, 1895) Castellani & Chalmers, 1919 зазвичай зустрічаються у травній системі або на шкірі людини. Тому найімовірніше вони не є представниками звичного для *B. antarctica* мікробіому, а видами-контамінантами (Maistrenko et al., 2023).

Решта ж 14 виявлених таксонів бактерій, які належать до типів Actinobacteria та Proteobacteria, теоретично можуть бути як асоційовані з субстратом, у якому живе *B. antarctica*, так і представниками мікробіому цієї хірономіди, хоча деякі з них теж можуть бути асоційовані з людиною.

У межах роду *Pseudomonas* було виявлено чотири види в 10 із 34 проаналізованих архівах. Загалом, види роду *Pseudomonas* є космополітами, які зустрічаються в різноманітних екосистемах (Timmis, 2002), а *Pseudomonas antarctica* Reddy, et al., 2004, відома для водних екосистем Антарктики психрофільна бактерія (Reddy et al., 2004). Представники цієї групи зустрічаються й у інших хірономід (Senderovich & Halpern, 2013; Halpern & Senderovich, 2015; Laviad-Shitrit et al., 2021; Sela et al., 2021; Sela & Halpern, 2022), зокрема й філогенетично близької до *B. antarctica*, субантарктичної *Eretmoptera murphyi* (Brayley et al., 2026). Сьогодні вважається, що представники роду *Pseudomonas* можуть забезпечувати стійкість представників родини Chironomidae до певних важких металів, наприклад Zn чи As, а також детоксикацію фенолу та інших ароматичних сполук, деяких гербіцидів, наприклад атразину (Sela et al., 2021; Sela & Halpern, 2022). Цікаво, що Holmes et al. (2019) виявили *Pseudomonas* sp. в асоціації з *Alaskozetes antarcticus*, цей вид непаразитичних кліщів, який існує в одному з *B. antarctica* середовищі.

Присутній в одному з 34 досліджених зразків *Janthinobacterium lividum* (Eisenberg, 1891) De Ley et al., 1978 є видом, який зустрічається як у водному, так і в

грунтовому середовищах переважно в помірних та більш холодних регіонах (Valdes et al., 2015; Oh et al., 2019), зокрема Антарктиці (Baricz et al., 2018). Залишається невідомою роль, яку може відігравати *Janthinobacterium lividum* для *B. antarctica*, оскільки взаємозв'язки цієї бактерії з комахами залишаються невивченими. Holmes et al. (2019) також виявили її в асоціації з *Alaskozetes antarcticus*. Відомо, що *Janthinobacterium lividum* здатний колонізувати шкіру хребетних, зокрема амфібій та риб (Oh et al., 2019). При цьому, може як допомагати боротися з грибковими інфекціями у перших, так і інколи бути патогенною для других (Oh et al., 2019). Тому її потенційний вплив на *B. antarctica* потребує подальших досліджень.

Два види роду *Serratia*: *Serratia fonticola* Gavini et al., 1979 та *Serratia plymuthica* (Lehmann & Neumann, 1896) Breed et al., 1948 було виявлено в шести з 34 досліджених архівах. Загалом, *Serratia* існують у ґрунті, воді, можуть бути симбіотичними організмами комах (Grimont & Grimont, 2006), у тому числі хірономід (Sun et al., 2022; Fujii et al., 2023). Бактерії цього роду сприяють стійкості організму-хазяїна до теплового шоку, захисту від хижаків, метаболізмі жирних кислот, адипогенезі, детоксикації (Chabanol & Gendrin, 2024).

Yersinia intermedia Brenner et al., 1981 та *Yersinia kristensenii* Bercovier et al., 1981 були виявлені у двох проаналізованих архівах кожна. Хоча до сьогодні саме ці два види не були виявлені у хірономід, вважається, що деякі інші бактерії роду *Yersinia* роду можуть сприяти стійкості хірономід до підвищеного вмісту важких металів у середовищі (Sela & Halpern, 2022). Зокрема, було зафіксовано підвищення титру бактерій цього роду в личинках *Chironomus transvaalensis* Kieffer, 1923 у відповідь на збільшення концентрації Cr та Cu (Laviad-Shitrit et al., 2021), а з яєчної маси цього ж виду було ізольовано стійку до Pb *Yersinia nurmii* Murros-Kontinen et al., 2011 (Sela & Halpern, 2022).

Neisseria sp. ідентифіковано лише в одному архіві. Цей рід бактерій було виявлено також в представників кількох класів комах (Girgis & Christodoulides, 2023). Приписується, що види роду *Neisseria* або споріднених груп можуть бути

облігатними ендосимбіонтами вошей (Říhová et al., 2021). Але для інших комах їхня роль достеменно невідома.

Humibacillus sp. виявлено в одному з 34 проаналізованих архівів. Бактерії цього таксону виявлено також в *Eretmoptera murphyi* (Brayley et al., 2026). Вплив *Humibacillus* sp. на представників Chironomidae залишається нез'ясованим.

Arthrobacter alpinus Zhang et al., 2010 виявлено у трьох проаналізованих архівах. Це психрофільна ґрунтова бактерія (Zhang et al., 2010), яка досі невідома для мікробіомів комах. Разом із тим, інші представники роду *Arthrobacter* були виявлені в інших представників родини Chironomidae (Sela et al., 2021; Sela & Halpern, 2022).

Pelomonas sp. виявлено в одному зразку. Представники цього роду зустрічаються в ґрунті та воді (Gomila et al., 2007). Хоча сьогодні не вистачає даних, щоб стверджувати, що *Pelomonas* може входити до мікробіому хірономід, проте відомі випадки їхньої присутності в мікробіому кишечника личинок представників інших груп комах, зокрема Lepidoptera (Li et al., 2023).

Сьогодні вважається, що мікробіом комах сприяє їхньому виживанню, оскільки часто відіграє ключову роль у живленні, засвоєнні поживних речовин, захисті від стресових факторів середовища існування, детоксикації тощо (Douglas, 2015; Chabanol & Gendrin, 2024). У цьому контексті слід відмітити виявлені представники родів *Pseudomonas* та *Yersinia*, які гіпотетично можуть допомагати *B. antarctica* зменшувати негативний вплив важких металів у субстраті, адже відомо, що в наземних екосистемах Антарктики присутні підвищені концентрації деяких важких металів (Chu et al., 2019; Darham et al., 2023). Крім того, зважаючи на те, що деякі токсичні штучно синтезовані хімічні сполуки, які не застосовувалися людиною безпосередньо в Антарктиці, все ж виявлені в цьому регіоні, наприклад ДДТ та ДДЕ (Peterle, 1969; Geisz et al., 2008; Galbán-Malagón et al., 2023); є цікавим наявність в мікробіомі *B. antarctica* бактерій (наприклад, *Pseudomonas*), які здатні підвищувати стійкість хірономід до гербіциду атразину.

Слід зауважити, що для формування остаточних висновків щодо складу мікробіому *B. antarctica* слід провести аналіз мікробіому не тільки імаго та личинок, а й двох інших стадій розвитку. Оскільки відомо, що в інших хірономід (наприклад у *Chironomus transvaalensis*) склад мікробіому відрізняється в особин різних стадій розвитку (Sela et al., 2020). Крім того, варто порівняти мікробіомні угруповання особин із різного субстрату, у відмінних умовах існування – перші кроки в цьому напрямку вже розпочато Kovalenko et al. (2025), втім зазначена робота станом на початок червня 2026 року ще не пройшла належного експертного рецензування.

Не можна не зауважити, що в цьому дослідженні для метагеномного аналізу використано транскриптоми та повногеномні сиквенси *B. antarctica*, отримані в оригінальних роботах (Teets et al., 2012b; Kelley et al., 2014; Pavinato et al., 2019), метою яких не було дослідження мікробіому виду. Зважаючи на це, з одного боку, слід допускати можливість контамінації зразків під час відбору, транспортування та подальших етапів експериментів. З іншого боку, не можна відкидати недостатню кількість виділеної мікробної ДНК, особливо видів, у яких були низькі титри в організмі. Варто й згадати про те, що використання методів біоінформатичного аналізу не завжди підходить для детекції невідомих чи рідкісних бактерій (Maistrenko et al., 2023).

Підсумовуючи вищевикладене, виявлені неконтамінанті бактерії можуть бути як асоційовані з субстратом, в якому існує *B. antarctica*, так і з організмом самої комахи. У подальшому слід провести додаткові дослідження для уточнення складу мікробіому цього представника родини Chironomidae, зокрема з інших популяцій, а також особливостей симбіозу між ним та конкретними таксонами його мікробіому.

6.2. Питання наявності *Wolbachia* та інших репродуктивних паразитів у мікробіомі *Belgica antarctica*

Деякі мікроорганізми здатні модифікувати репродуктивні процеси своїх організмів-хазяїв, зокрема викликати цитоплазматичну несумісність між інфікованими та неінфікованими (або інфікованими різними штамми симбіонта) особинами, андрокід (селективну загибель самців), фемінізацію інфікованих самців та навіть спричиняти перехід від двостатевого розмноження до партеногенезу. Серед таких мікроорганізмів найбільш детально вивчені бактерії роду *Wolbachia*. Водночас членистоногі, зокрема комахи, можуть бути інфіковані й іншими облігатними ендосимбіонтами, здатними спричиняти подібні фенотипові ефекти, серед яких представники родів *Rickettsia*, *Arsenophonus*, *Cardinium* та *Spiroplasma* (Duron et al., 2008). Наявність таких симбіонтів може істотно впливати на статеву структуру та репродуктивну біологію популяцій хазяїв. Тому дослідження асоціацій *B. antarctica* з бактеріями-репродуктивними паразитами є важливим для поглиблення розуміння особливостей популяційної організації, адаптаційного потенціалу та еволюції цього виду.

У 34 проаналізованих за допомогою профайлера mOTU3 архівах *B. antarctica* з кількох популяцій поблизу станції «Палмер» не було виявлено жодного серед перелічених вище облігатних ендосимбіонтів. Додатково, *Wolbachia* не вдалося виявити у цих же архівах за допомогою профайлера Kraken2. Лише в одному архіві (SRR10103711) було виявлено загальне покриття геному *Wolbachia* <0,01% за допомогою NCBI-класифікатора (Serga et al., 2024). Незважаючи на надзвичайно низький рівень представленості цих послідовностей, отримані результати можуть свідчити про потенційну здатність *Wolbachia* інфікувати *B. antarctica* (втім не слід відкидати можливості контамінації досліджених зразків), ці результати отримали додаткове підтвердження завдяки використанню методу штрихкодування ДНК.

Методом ПЛР нам не вдалося виявити інфікування (рис. 6.2) в 44 імаго з трьох островних популяцій (архіпелаг Вільгельма) та чотирьох материкових популяцій (п-ів

Київ) *B. antarctica*, перевірених на наявність *Wolbachia* (послідовності генів 16S рРНК та *wsp*), а також 34 імаго з трьох островних (архіпелаг Вільгельма) та двох материкових популяцій (п-ів Київ), перевірених на наявність *Spiroplasma* (послідовності гена 16S рРНК) (Maistrenko et al., 2023).

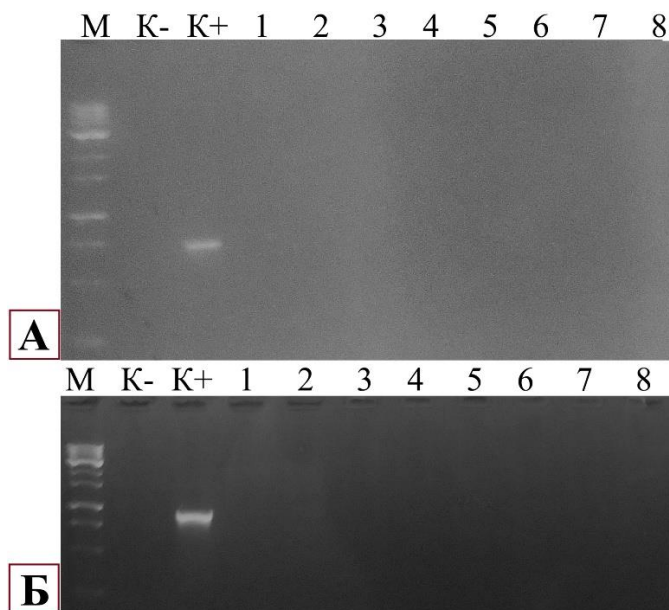


Рис. 6.2. Зразки електрофореграм результатів ПЛР-аналізу наявності ендосимбіонтів у мікробіомі *Belgica antarctica*: А – *Wolbachia* (послідовність гена *wsp*); Б – *Spiroplasma* (послідовність гена 16S рРНК). Цифрами позначено досліджувані зразки; М, К-, К+ – маркер молекулярної маси, негативний та позитивний контролі відповідно

Holmes et al. (2019) і Ричік (2025) також зазначають, що їм не вдалося ідентифікувати *Wolbachia* в досліджених зразках *B. antarctica*.

У результаті аналізу 33 зразків ДНК з о. Галіндез (кожен містив пул із десяти личинок цієї хірономіди) за допомогою методу штрихкодування ДНК (ділянка V3-V4 гена, що кодує 16S рРНК) детектувати *Arsenophonus* та *Spiroplasma* не вдалося; нуклеотидні послідовності *Wolbachia* було виявлено у п'яти зразках із відносною чисельністю не більше 0,11% від усіх виявлених бактеріальних послідовностей; лише

поодинокі послідовності бактерій решти двох родів бактерій виявлено: *Rickettsia* була присутня лише у двох зразках (відносна чисельність <0,01%), а *Cardinium* – в одному (відносна чисельність <0,01%) (Kovalenko et al., 2025).

Узагальнені результати аналізу наявності в мікробіомі *B. antarctica* репродуктивних паразитів наведено в табл. 6.1.

Таблиця 6.1

Дані щодо наявності в досліджених популяціях *Belgica antarctica* нуклеотидних послідовностей ендосимбіотичних бактерій, здатних маніпулювати репродукцією організму-хазяїна

Рід бактерій	Зразки (виявлено / проаналізовано)	Популяції (виявлено / проаналізовано)	Метод детекції, який підтвердив наявність послідовностей
<i>Wolbachia</i>	6/111	2/10	Штрихкодування ДНК, NCBI-класифікатор
<i>Spiroplasma</i>	0/101	0/10	-
<i>Rickettsia</i>	2/67	1/4	Штрихкодування ДНК
<i>Cardinium</i>	1/67	1/4	Штрихкодування ДНК
<i>Arsenophonus</i>	0/67	0/4	-

Попри те, що в окремих досліджених зразках було виявлено нуклеотидні послідовності представників родів *Rickettsia* та *Cardinium*, їхня відносна чисельність була дуже низькою, тому подальше обговорення сфокусоване насамперед на *Wolbachia* як найбільш поширеному з виявлених ендосимбіонтів. Оскільки загалом бактерії-репродуктивні паразити мають подібний спектр взаємодій з організмом-

хазяїном і здатні викликати схожі фенотипові прояви. Тому чинники, що обмежують поширення *Wolbachia* в популяціях *B. antarctica*, потенційно можуть бути релевантними і для інших представників цієї екологічної групи бактерій.

Є кілька ймовірних пояснень низької інфікованості *B. antarctica* бактеріями-репродуктивними паразитами. У 2024 році ми висунули п'ять гіпотез стосовно причин відсутності повідомлень на той момент про інфікування *Wolbachia* наземних антарктичних безхребетних: географічна ізолюваність Антарктиди та прилеглих островів; негативний вплив низьких температур на її виживання та передавання; особливості філогеографічної структури та динаміки популяцій видів-хазяїнів; надмірна енергетична затратність для організму-хазяїна у випадку інфікування; недостатня дослідженість (Serga et al., 2024).

Географічна ізолюваність Антарктиди від інших материків, яка остаточно сталася близько 30 млн років тому (Van den Ende et al., 2017), не є найбільш імовірною причиною, оскільки останній спільний предок двох супергруп *Wolbachia* (А та В), які здатні інфікувати представників *Arthropoda*, існував, згідно з Liu et al. (2023), приблизно 217 млн років тому. Тим не менш, варто врахувати два важливі аспекти. По-перше, немає достатньої інформації щодо частоти інфікованості цього типу тварин *Wolbachia* в ті часи. По-друге, не можна виключати, що внаслідок охолодження та наступного утворення суцільного багаторічного льодовикового покриву (Convey et al., 2018), і як наслідок – зникнення більшості початкового біорізноманіття цього континенту, в тому числі, *Wolbachia* та її хазяїнів (Serga et al., 2024). А подальша поява цієї бактерії вже унеможливилася через власне ізоляцію Антарктики.

Вплив низьких температур (або якихось інших факторів навколишнього середовища) на низьку інфікованість *Wolbachia* популяцій наземних антарктичних безхребетних може бути наслідком того, що ця бактерія характеризується високою чутливістю до температури (Clancy & Hoffmann, 1998; Rigaud & Juchault, 1998; Foo et al., 2019; Hague et al., 2020; Chrostek et al., 2021). Варто зауважити, що вплив температури відіграє важливу роль як у ступені репродуктивного впливу *Wolbachia*

на організм-хазяїн (Reynolds & Hoffmann, 2002; Shropshire et al., 2020), так і в тому, що вона може знижувати холодстійкість окремих видів (Serga et al., 2021). Тож постійний вплив низьких температур міг спричинити її зникнення в популяціях *B. antarctica* через порушення вертикальної передачі, зниження пристосованості інфікованих особин або температурозалежний негативний вплив на репродукцію. Попри те, що вона зустрічається в популяціях організмів у інших регіонах світу з середньорічними температурами, близькими до 0°C (Viljakainen et al., 2008; Jaenike et al., 2010; Ritter et al., 2013), остаточно не можна заперечити ймовірність наявності різних температурних меж витривалості для окремих груп та штамів *Wolbachia*. Загалом вплив температурних ефектів на взаємодію цього ендосимбіонта та організму-хазяїна потребує вивчення для кожного окремого виду останнього.

Не можна відкидати вплив якихось інших факторів навколишнього середовища, які діють в Антарктиці на поширення *Wolbachia*, наприклад, вологості. Оскільки відомо, що, з одного боку, для Антарктики характерні низькі вологість та доступність рідкої води (Campbell & Claridge, 1987; Convey & Biersma, 2024), а з іншого – повідомляється, що залежно від континенту або кліматичної зони вологість разом із температурою можуть як підвищувати, так і знижувати рівні інфікування *Wolbachia* популяцій організмів-хазяїв (Gora et al., 2020).

Вважається, що на динаміку розповсюдження *Wolbachia* впливають також філогеографічна структура та особливості поширення популяцій організмів-хазяїв. Згідно з прогнозом Wade and Stevens (1994), інфікування цією бактерією поширюється швидше у панміктичних популяціях порівняно з тими, які поділяються на субпопуляції. Крім того, Turelli and Hoffmann (1995) запропонували модель, за якою інфікування *Wolbachia* відбувається у видів, які мають значну здатність до розселення. Але переважна більшість наземних антарктичних безхребетних є або видами-ендеміками, або загалом не надто поширеними видами (Maslen & Convey, 2006; Pugh & Convey, 2008; Greenslade, 2018; Convey et al., 2020; Serga et al., 2024), які, попри все ж можливий потік генів між популяціями (Edgington et al., 2023), загалом

характеризуються наявністю ізольованих популяцій. Внаслідок цього представники різних груп наземних антарктичних безхребетних, зокрема *B. antarctica*, мають популяції з відмінними та чітко детермінованими за регіонами генетичними структурами (McGaughan et al., 2010, 2019; Allegrucci et al., 2012; Van Vuuren et al., 2018). З огляду на це, не дивно, що у випадку інфікування *Wolbachia* частини особин *B. antarctica* з однієї популяції, розповсюдження інфекції як у межах цієї популяції, так і передача її на інші не відбувається швидко.

Крім того, історичні особливості динаміки популяцій *B. antarctica* могли спричинити зникнення інфікування *Wolbachia*. Так, колонізація різними видами комах нових територій часто супроводжується зменшенням інфікованості цим репродуктивним паразитом (Shoemaker et al., 2000; Tsutsui et al., 2003; Nguyen et al., 2016). Але досі залишаються невизначеними механізми цього явища. Ймовірними кандидатами можуть бути дрейф генів, ефект засновника та нижча селективна цінність інфікованих особин (Turelli & Hoffmann, 1995; Turelli & Barton, 2022; Serga et al., 2024).

Зважаючи на обмеженість доступу живих організмів до поживних речовин, рідкої води та тепла в Антарктиці (Block et al., 2009), ключовим фактором може стати баланс між енергетичними витратами організму-хазяїна у випадку зараження його *Wolbachia* та адаптивними перевагами, які може надати йому ця ендосимбіотична бактерія (Martinez et al., 2015). Особливо цікаво, що в геномі *B. antarctica*, згідно з Kelley et al. (2014), також спостерігається дуже мала кількість МГЕ – так званих «егоїстичних» елементів, що, ймовірно, спричинене пристосуванням до зменшення енергозатрат організму в екстремальних умовах навколишнього середовища та низькою доступністю поживних речовин. Варто зауважити, що організм-хазяїн зазнає незначних енергетичних витрат у випадку низьких титрів *Wolbachia* (Poinsot & Mercot, 1997), а також те, що доступність поживних речовин у середовищі здатна впливати на титр цієї бактерії (Serbus et al., 2015), що гіпотетично може спостерігатися й у *B. antarctica*. Проте, згідно з даними Hague et al. (2020), у випадку низьких титрів

Wolbachia відбувається зменшення ефективності її вертикальної передачі. Це також гіпотетично може сприяти втраті інфекції впродовж багатьох поколінь.

Крім того, не можна виключати недостатність наявних досліджень для виявлення інфікованості *B. antarctica* репродуктивними паразитами, оскільки лише незначну кількість популяцій з малої частини ареалу було перевірено. Особливо враховуючи, що в одному з перевірених зразків усе ж було виявлено наявність нуклеотидних послідовностей *Wolbachia* за допомогою NCBI-класифікатора, а додатковий аналіз мікробіому за допомогою методу штрихкодування ДНК дозволив виявити не тільки *Wolbachia* у ще п'яти зразках з іншої популяції, а й поодинокі послідовності *Rickettsia* та *Cardinium*. Отримані результати свідчать про необхідність подальших досліджень ширшого кола популяцій *B. antarctica* для уточнення поширення в них інфікування бактеріями-репродуктивними паразитами.

Ще однією гіпотезою, яку ми не зазначили у нашій попередній роботі (Serga et al., 2024), може бути те, що за багатомільйонні роки еволюції в умовах Антарктики та ізоляції в геномі *Wolbachia*, а також *Arsenophonus*, *Cardinium*, *Rickettsia* та *Spiroplasma* можливо відбулися настільки суттєві зміни, що їх не завжди можна достовірно виявити, використовуючи біоінформатичний аналіз або наявні праймери, специфічні до нуклеотидних послідовностей відомих гаплогруп цих ендосимбіонтів.

Слід наголосити, що під час намагань виявити *Spiroplasma* та *Wolbachia* за допомогою ПЛР було використано відповідно тільки одну та дві пари праймерів, специфічних до їхніх послідовностей. У той же час, Rodrigues et al. (2023) під час досліджень на предмет зараженості *Wolbachia* ногохвісток із різних регіонів світу за допомогою ПЛР-аналізу використали одразу 12 пар праймерів, специфічних до послідовностей шести генів цієї бактерії. Автори вважали, що інфікування наявне у випадку позитивної реакції хоча б для однієї пари. На додачу, у нашій роботі бракує перехресної валідації експериментальних даних різними методами на різних зразках, а одних і тих же. У зв'язку з цим отримані результати варто розглядати лише як

початковий етап у розумінні особливостей міжвидових взаємодій у системі *B. antarctica* – ендосимбіотичні бактерії.

Цікаво, що *Wolbachia* не вдалося виявити в популяціях інвазійної для антарктичного острова Сігні хірономіди *Eretmoptera murphyi*, філогенетично близької до *B. antarctica*. Проте у цього виду було виявлено наявність бактерій роду *Rickettsia* (Brayley et al., 2025, 2026). При цьому, між двома видами спостерігаються суттєві відмінності в поширенні цього ендосимбіонта. Якщо у роздільностатевої *B. antarctica* послідовності *Rickettsia* були виявлені лише у двох із 67 досліджених зразків і характеризувалися надзвичайно низькою відносною чисельністю (<0,01 %), то у партеногенетичної *Eretmoptera murphyi* бактерії цього роду були присутні в усіх проаналізованих зразках та належали до шести найчисельніших родів серед приблизно 200 виявлених бактеріальних таксонів (Brayley et al., 2026). Такі відмінності можуть свідчити про потенційний зв'язок між складом мікробіому, зокрема наявністю репродуктивних паразитів, і особливостями репродуктивної біології близькоспоріднених видів Chironomidae, що існують у подібних екологічних умовах. Водночас для підтвердження цієї гіпотези необхідні спеціальні дослідження, спрямовані на встановлення функціональної ролі симбіотичних бактерій у формуванні репродуктивних стратегій хазяїв.

Отже, отримані дані свідчать про вкрай низькі рівні інфікованості досліджених популяцій *B. antarctica* найбільш поширеними бактеріями-репродуктивними паразитами членистоногих. Бактерії родів *Wolbachia*, *Rickettsia* й *Cardinium* були виявлені лише в поодиноких зразках і характеризувалися низькою відносною чисельністю, тоді як представників родів *Spiroplasma* й *Arsenophonus* не було виявлено. Такі особливості можуть бути зумовлені одним або сукупністю кількох чинників, розглянутих вище.

ВИСНОВКИ

1. Вперше відзначено присутність *B. antarctica* на 56 островах і скельних виходах, а також в 11 окремих локалітетах континентальної частини регіону західного узбережжя Антарктичного півострова. Виявлення личинок приблизно на 220 км південніше раніше відомої межі поширення виду (острови Реф'юдж) свідчить про ймовірне розширення його ареалу, який нині простягається приблизно на 1 200 км – від острова Елефант на півночі до північно-західної частини острова Олександра I на півдні.

2. Виявлено статистично значущі відмінності між популяціями *B. antarctica* із шести локалітетів поблизу західного узбережжя Антарктичного півострова за 14-ма з 15-ти досліджених морфометричних параметрів личинок IV віку. У частини особин зафіксовано морфологічні аномалії ментума, вусиків, антенної пластинки та мандибул. Наявність статевого диморфізму за дослідженими морфометричними параметрами головної капсули личинок не підтверджено.

3. Виявлено численні соматичні хромосомні перебудови (інверсії, трисомії, делеції) та зміни функціональної активності політенних хромосом *B. antarctica*, імовірно пов'язані з дією стресових чинників навколишнього середовища. Встановлено, що п'ять із семи відомих спадкових гетерозиготних інверсій політенних хромосом зберігаються в популяціях *B. antarctica* щонайменше протягом 5–6 десятиліть. Виявлено залежність частот окремих спадкових хромосомних інверсій (у ділянках 10–23 хромосоми I, інверсії A хромосоми II, інверсій C та D1 хромосоми III) від географічної широти, а частоти особин із незчепленими зі статтю спадковими інверсіями – від географічної довготи. Отримані результати свідчать про ймовірне адаптивне значення інверсійного поліморфізму для популяцій *B. antarctica* в умовах просторової та кліматичної неоднорідності Антарктичного регіону.

4. У складі мікробіому *B. antarctica* ідентифіковано 14 таксонів бактерій: чотири *Pseudomonas* spp., два *Arthrobacter alpinus*, *Janthinobacterium lividum*, *Serratia fonticola*, *Serratia plymuthica*, *Yersinia intermedia*, *Yersinia kristensenii*, *Neisseria* sp., *Humibacillus* sp. та *Pelomonas* sp., які належать до типів Actinobacteria та Proteobacteria і потенційно асоційовані з цим видом. Ознак масової інфікованості досліджених популяцій відомими бактеріями-репродуктивними паразитами членистоногих не виявлено. Нуклеотидні послідовності бактерій роду *Wolbachia* знайдено в шести зі 111 досліджених зразків, *Rickettsia* – у двох із 67, а *Cardinium* – в одному з 67, що свідчить про обмежене поширення цих ендосимбіонтів у популяціях *B. antarctica*.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Ричік, Л. С. (2025). *Дослідження ендемічної антарктичної комахи Belgica antarctica на наявність ендосимбіонту Wolbachia* (Випускна кваліфікаційна робота бакалавра). Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Навчально-науковий інститут високих технологій, кафедра молекулярної біотехнології та біоінформатики, Київ, Україна.
2. Ajayi, O. M., Gantz, J. D., Finch, G., Lee, R. E., Denlinger, D. L., & Benoit, J. B. (2021). Rapid stress hardening in the Antarctic midge improves male fertility by increasing courtship success and preventing decline of accessory gland proteins following cold exposure. *Journal of Experimental Biology*, 224(14), jeb242506. <https://doi.org/10.1242/jeb.242506>
3. Allegrucci, G., Carchini, G., Convey, P., & Sbordoni, V. (2012). Evolutionary geographic relationships among orthocladine chironomid midges from maritime Antarctic and sub-Antarctic islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106(2), 258–274. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01864.x>
4. Allegrucci, G., Carchini, G., Todisco, V., Convey, P., & Sbordoni, V. (2006). A molecular phylogeny of antarctic chironomidae and its implications for biogeographical history. *Polar Biology*, 29(4), 320–326. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0056-7>
5. Al-Shami, S., Rawi, C. S. M., Nor, S. A. M., Ahmad, A. H., & Ali, A. (2010). Morphological Deformities in *Chironomus* spp. (Diptera: Chironomidae) Larvae as a Tool for Impact Assessment of Anthropogenic and Environmental Stresses on Three Rivers in the Juru River System, Penang, Malaysia. *Environmental Entomology*, 39(1), 210–222. <https://doi.org/10.1603/EN09109>
6. Anderson, W. W., Arnold, J., Baldwin, D. G., Beckenbach, A. T., Brown, C. J., Bryant, S. H., Coyne, J. A., Harshman, L. G., Heed, W. B., Jeffery, D. E., Klaczko, L. B., Moore, B. C., Porter, J. M., Powell, J. R., Prout, T., Schaeffer, S. W., Stephens, J.

- C., Taylor, C. E., Turner, M. E., ... Moore, J. A. (1991). Four decades of inversion polymorphism in *Drosophila pseudoobscura*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 88(22), 10367–10371. <https://doi.org/10.1073/pnas.88.22.10367>
7. Antczak-Orlewska, O., Płóciennik, M., Sobczyk, R., Okupny, D., Stachowicz-Rybka, R., Rzodkiewicz, M., Siciński, J., Mroczkowska, A., Krąpiec, M., Słowiński, M., & Kittel, P. (2021). Chironomidae morphological types and functional feeding groups as a habitat complexity vestige. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 583831. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.583831>
 8. Atchley, W. R., & Davis, B. L. (1979). Chromosomal variability in the Antarctic insect, *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 72(2), 246–252. <https://doi.org/10.1093/aesa/72.2.246>
 9. Atchley, W. R., & Hilburn, L. R. (1979). Morphometric variability in larvae of the Antarctic fly, *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae). *Canadian Journal of Zoology*, 57(12), 2311–2318. <https://doi.org/10.1139/z79-300>
 10. Balanyá, J., Oller, J. M., Huey, R. B., Gilchrist, G. W., & Serra, L. (2006). Global genetic change tracks global climate warming in *Drosophila subobscura*. *Science*, 313(5794), 1773–1775. <https://doi.org/10.1126/science.1131002>
 11. Bang, C., Dagan, T., Deines, P., Dubilier, N., Duschl, W. J., Fraune, S., Hentschel, U., Hirt, H., Hülter, N., Lachnit, T., Picazo, D., Pita, L., Pogoreutz, C., Rädcker, N., Saad, M. M., Schmitz, R. A., Schulenburg, H., Voolstra, C. R., Weiland-Bräuer, N., ... Bosch, T. C. G. (2018). Metaorganisms in extreme environments: Do microbes play a role in organismal adaptation? *Zoology*, 127, 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.02.004>
 12. Bargagli, R. (2020). Terrestrial ecosystems of the Antarctic Peninsula and their responses to climate change and anthropogenic impacts. *Ukrainian Antarctic Journal*, (2), 84–97. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.2.2020.656>

13. Baricz, A., Teban, A., Chiriac, C. M., Szekeres, E., Farkas, A., Nica, M., Dascălu, A., Oprea, C., Lavin, P., & Coman, C. (2018). Investigating the potential use of an Antarctic variant of *Janthinobacterium lividum* for tackling antimicrobial resistance in a One Health approach. *Scientific Reports*, 8(1), 15272. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33691-6>
14. Bartlett, J., Convey, P., & Hayward, S. A. L. (2019a). Not so free range? Oviposition microhabitat and egg clustering affects *Eretmoptera murphyi* (Diptera: Chironomidae) reproductive success. *Polar Biology*, 42(2), 271–284. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2420-4>
15. Bartlett, J. C., Convey, P., & Hayward, S. A. L. (2019b). Life cycle and phenology of an Antarctic invader: The flightless chironomid midge, *Eretmoptera murphyi*. *Polar Biology*, 42(1), 115–130. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2403-5>
16. Bartlett, J. C., Convey, P., Hughes, K. A., Thorpe, S. E., & Hayward, S. A. L. (2021). Ocean currents as a potential dispersal pathway for Antarctica's most persistent non-native terrestrial insect. *Polar Biology*, 44(1), 209–216. <https://doi.org/10.1007/s00300-020-02792-2>
17. Bartlett, J. C., Convey, P., Newsham, K. K., & Hayward, S. A. L. (2023). Ecological consequences of a single introduced species to the Antarctic: Terrestrial impacts of the invasive midge *Eretmoptera murphyi* on Signy Island. *Soil Biology and Biochemistry*, 180, 108965. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2023.108965>
18. Bartlett, J. C., Convey, P., Pertierra, L. R., & Hayward, S. A. L. (2020). An insect invasion of Antarctica: The past, present and future distribution of *Eretmoptera murphyi* (Diptera, Chironomidae) on Signy Island. *Insect Conservation and Diversity*, 13(1), 77–90. <https://doi.org/10.1111/icad.12389>
19. Basak, A. K., Chatterjee, T., Ghosh, S. K., & Chakravarty, A. (2017). Impacts of dietary exposure to sodium or potassium salts of nitrate and nitrite on the development of *Drosophila melanogaster*. *Interdisciplinary Toxicology*, 10(2), 70–78. <https://doi.org/10.1515/intox-2017-0012>

20. Basu, K., Graham, L. A., Campbell, R. L., & Davies, P. L. (2015). Flies expand the repertoire of protein structures that bind ice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(3), 737–742. <https://doi.org/10.1073/pnas.1422272112>
21. Bauer, H., & Beermann, W. (1952). Der Chromosomencyclus der Orthocladiinen (Nematocera, Diptera). *Zeitschrift Für Naturforschung B*, 7(9–10), 557–563. <https://doi.org/10.1515/znb-1952-9-1013>. [In German].
22. Baust, J. G. (1980). Low temperature tolerance in an Antarctic insect: A relict adaption? *CryoLetters*, 1(1), 360–371.
23. Baust, J. G. (1982). Environmental triggers to cold hardening. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 73(4), 563–570. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(82\)90263-8](https://doi.org/10.1016/0300-9629(82)90263-8)
24. Baust, J. G., & Edwards, J. S. (1979). Mechanisms of freezing tolerance in an Antarctic midge, *Belgica antarctica*. *Physiological Entomology*, 4(1), 1–5. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1979.tb00171.x>
25. Baust, J. G., Edwards, J. S., & Brown, R. (1978). Physiological basis of low temperature tolerance in Antarctic insects. *Antarctic Journal of the United States*, 13(4), 164–166.
26. Baust, J. G., & Lee, R. E. (1983). Population differences in antifreeze/cryoprotectant accumulation patterns in an Antarctic insect. *Oikos*, 40(1), 120–124. <https://doi.org/10.2307/3544206>
27. Baust, J. G., & Lee, R. E. (1987). Multiple stress tolerance in an antarctic terrestrial arthropod: *Belgica antarctica*. *Cryobiology*, 24(2), 140–147. [https://doi.org/10.1016/0011-2240\(87\)90016-2](https://doi.org/10.1016/0011-2240(87)90016-2)
28. Benoit, J. B., Lopez-Martinez, G., Elnitsky, M. A., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2007a). Moist habitats are essential for adults of the Antarctic midge, *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae), to avoid dehydration. *European Journal of Entomology*, 104(1), 9–14. <https://doi.org/10.14411/eje.2007.002>

29. Benoit, J. B., Lopez-Martinez, G., Elnitsky, M. A., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2009). Dehydration-induced cross tolerance of *Belgica antarctica* larvae to cold and heat is facilitated by trehalose accumulation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 152(4), 518–523. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.12.009>
30. Benoit, J. B., Lopez-Martinez, G., Michaud, M. R., Elnitsky, M. A., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2007b). Mechanisms to reduce dehydration stress in larvae of the Antarctic midge, *Belgica antarctica*. *Journal of Insect Physiology*, 53(7), 656–667. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2007.04.006>
31. Bergstrom, D. M., & Chown, S. L. (1999). Life at the front: History, ecology and change on southern ocean islands. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(12), 472–477. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01688-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01688-2)
32. Bhattacharyay, G., Sadhu, A. K., Mazumdar, A., & Chaudhuri, P. K. (2005). Antennal Deformities of Chironomid Larvae and Their Use in Biomonitoring of Heavy Metal Pollutants in the River Damodar of West Bengal, India. *Environmental Monitoring and Assessment*, 108(1–3), 67–84. <https://doi.org/10.1007/s10661-005-3963-8>
33. Bird, G. A., Rosentreter, M. J., & Schwarz, W. J. (1995). Deformities in the menta of chironomid larvae from the Experimental Lakes Area, Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52, 2290–2295. <https://doi.org/10.1139/f95-819>
34. Bisthoven, L. J. D., Nuyts, P., Goddeeris, B., & Ollevier, F. (1998a). Sublethal parameters in morphologically deformed *Chironomus* larvae: Clues to understanding their bioindicator value. *Freshwater Biology*, 39(1), 179–191. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00265.x>
35. Bisthoven, L. J. D., Vermeulen, A., & Ollevier, F. (1998b). Experimental Induction of Morphological Deformities in *Chironomus riparius* Larvae by Chronic Exposure to Copper and Lead. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 35(2), 249–256. <https://doi.org/10.1007/s002449900373>

36. Block, W. (1982). Supercooling points of insects and mites on the Antarctic Peninsula. *Ecological Entomology*, 7(1), 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1982.tb00638.x>
37. Block, W. (1983). Heterogeneous ice nucleation in supercooled micro-arthropods. *CryoLetters*, 4(3), 155–162.
38. Block, W., AADC, D. O. (2021). Invertebrates compiled by W. Block. Version 1.2. Australian Antarctic Data Centre. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/5kbwve>
39. Block, W., Burn, A. J., & Richard, K. J. (1984). An insect introduction to the maritime Antarctic. *Biological Journal of the Linnean Society*, 23(1), 33–39. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb00804.x>
40. Block, W., Lewis Smith, R. I., & Kennedy, A. D. (2009). Strategies of survival and resource exploitation in the Antarctic fellfield ecosystem. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 84(3), 449–484. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00084.x>
41. Bokhorst, S., Convey, P., & Aerts, R. (2019). Nitrogen inputs by marine vertebrates drive abundance and richness in Antarctic terrestrial ecosystems. *Current Biology*, 29(10), 1721–1727.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.04.038>
42. Bokhorst, S., Convey, P., Casanova-Katny, A., & Aerts, R. (2021). Warming impacts potential germination of non-native plants on the Antarctic Peninsula. *Communications Biology*, 4(1), 403. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-01951-3>
43. Braig, H. R., Zhou, W., Dobson, S. L., & O'Neill, S. L. (1998). Cloning and characterization of a gene encoding the major surface protein of the bacterial endosymbiont *Wolbachia pipientis*. *Journal of Bacteriology*, 180(9), 2373–2378. <https://doi.org/10.1128/jb.180.9.2373-2378.1998>
44. Brayley, O., Hayward, S., McCready, K., Liu, S., Chen, Y., Ullah, S., Teets, N., & Convey, P. (2025). Absence of *Wolbachia* in the sub-Antarctic midge, *Eretmoptera*

- murphyi* (Diptera: Chironomidae). *Antarctic Science*, 37(4), 332–337.
<https://doi.org/10.1017/S0954102025000197>
45. Brayley, O. D. M., McCready, K., Liu, S., Convey, P., Chen, Y., Ullah, S., Teets, N., & Hayward, S. A. L. (2026). The microbiome of an invasive Antarctic insect, *Eretmoptera murphyi* (Diptera: Chironomidae), and its potential role in nutrient cycling. *Microbial Ecology*, 89(1), 66. <https://doi.org/10.1007/s00248-026-02706-5>
46. Buckley, B. A., Place, S. P., & Hofmann, G. E. (2004). Regulation of heat shock genes in isolated hepatocytes from an Antarctic fish, *Trematomus bernacchii*. *The Journal of Experimental Biology*, 207(21), 3649–3656. <https://doi.org/10.1242/jeb.01219>
47. Burton-Johnson, A., Black, M., Fretwell, P. T., & Kaluza-Gilbert, J. (2016). An automated methodology for differentiating rock from snow, clouds and sea ice in Antarctica from Landsat 8 imagery: A new rock outcrop map and area estimation for the entire Antarctic continent. *The Cryosphere*, 10(4), 1665–1677. <https://doi.org/10.5194/tc-10-1665-2016>
48. Campbell, I.B., & Claridge, G.G.C. (1987). Chapter 3 the climate of Antarctica. In: I.B. Campbell & G.G.C. Claridge (Eds.), *Developments in soil science* (pp. 43–71). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(08\)70151-X](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(08)70151-X)
49. Cannon, R. J. C., & Block, W. (1988). Cold tolerance of microarthropods. *Biological Reviews*, 63(1), 23–77.
50. Caruso, T., Trokhymets, V., Bargagli, R., & Convey, P. (2013). Biotic interactions as a structuring force in soil communities: evidence from the micro-arthropods of an Antarctic moss model system. *Oecologia*, 172(2), 495–503. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2503-9>
51. Castro, M. F., Neves, J. C. L., Francelino, M. R., Schaefer, C. E. G. R., & Oliveira, T. S. (2021). Seabirds enrich Antarctic soil with trace metals in organic fractions. *Science of the Total Environment*, 785, 147271. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147271>

52. Chabanol, E., & Gendrin, M. (2024). Insects and microbes: Best friends from the nursery. *Current Opinion in Insect Science*, 66, 101270. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2024.101270>
53. Chrostek, E., Martins, N., Marialva, M. S., & Teixeira, L. (2021). *Wolbachia*-conferred antiviral protection is determined by developmental temperature. *MBio*, 12(5), e0292320. <https://doi.org/10.1128/mbio.02923-20>
54. Chown, S. L., & Convey, P. (2016). Antarctic Entomology. *Annual Review of Entomology*, 61, 119–137. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023537>
55. Chu, W.-L., Dang, N.-L., Kok, Y.-Y., Ivan Yap, K.-S., Phang, S.-M., & Convey, P. (2019). Heavy metal pollution in Antarctica and its potential impacts on algae. *Polar Science*, 20, 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2018.10.004>
56. Chwedorzewska, K. J., Korczak-Abshire, M., & Znój, A. (2020). Is Antarctica under threat of alien species invasion? *Global Change Biology*, 26(4), 1942–1943. <https://doi.org/10.1111/gcb.15013>
57. Clancy, D.J., & Hoffmann, A.A. (1998). Environmental effects on cytoplasmic incompatibility and bacterial load in *Wolbachia*-infected *Drosophila simulans*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86(1), 13–24. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1998.00261.x>
58. Clark, M. S., Fraser, K. P. P., & Peck, L. S. (2008). Antarctic marine molluscs do have an HSP70 heat shock response. *Cell Stress and Chaperones*, 13(1), 39–49. <https://doi.org/10.1007/s12192-008-0014-8>
59. Clark, M. S., & Peck, L. S. (2009). HSP70 heat shock proteins and environmental stress in Antarctic marine organisms: A mini-review. *Marine Genomics*, 2(1), 11–18. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2009.03.003>
60. Clark, M. S., & Worland, M. R. (2008). How insects survive the cold: Molecular mechanisms-a review. *Journal of Comparative Physiology. B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 178(8), 917–933. <https://doi.org/10.1007/s00360-008-0286-4>

61. Clarke, K., & Gorley, R. N. (2006). *PRIMER v6: User manual/tutorial*. *PRIMER-E, Plymouth*. 29, 1060–1065.
62. Clopper, C. J., & Pearson, E. S. (1934). The use of confidence or fiducial limits illustrated in the case of the binomial. *Biometrika*, 26(4), 404–413. <https://doi.org/10.1093/biomet/26.4.404>
63. Coba-Males, M. A., Orozco-Arias, S., Guyot, R., & Vela, D. (2025). Identification of transposable elements and satellite DNA in the Neotropical species *Drosophila amaguana* from the Ecuadorian Andean Forests. *PLOS One*, 20(12), e0337390. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0337390>
64. Convey, P. (1992). Aspects of the biology of the midge, *Eretmoptera murphyi* Schaeffer (Diptera: Chironomidae), introduced to Signy Island, maritime Antarctic. *Polar Biology*, 12(6), 653–657. <https://doi.org/10.1007/BF00236988>
65. Convey, P. (1996). The influence of environmental characteristics on life history attributes of Antarctic terrestrial biota. *Biological Reviews*, 71(2), 191–225.
66. Convey, P. (2013). Antarctic Ecosystems. In *Encyclopedia of Biodiversity* (pp. 179–188). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00264-1>
67. Convey, P. (2020). Current Changes in Antarctic Ecosystems. In M. I. Goldstein & D. A. DellaSala (Eds.), *Encyclopedia of the World's Biomes* (pp. 666–685). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12487-X>
68. Convey, P., & Biersma, E. M. (2024). Antarctic Ecosystems. In S. M. Scheiner (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity (Third Edition)* (pp. 133–148). Academic Press, Oxford. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822562-2.00058-X>
69. Convey, P., Biersma, E. M., Casanova-Katny, A., & Maturana, C. S. (2020) Refuges of Antarctic diversity. In M. Oliva & J. Ruiz-Fernández (Eds.), *Past Antarctica* (pp. 181–200). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817925-3.00010-0>
70. Convey, P., & Block, W. (1996). Antarctic Diptera: Ecology, physiology and distribution. *European Journal of Entomology*, 93(1), 1–13.

71. Convey, P., Bowman, V., Chown, S. L., Francis, J., Fraser, C., Smellie, J. L., Storey, B., & Terauds, A. (2018). Ice-bound Antarctica: Biotic consequences of the shift from a temperate to a polar climate. In *Mountains, Climate and Biodiversity* (pp. 355–373). John Wiley & Sons.
72. Convey, P., Chown, S. L., Clarke, A., Barnes, D. K. A., Bokhorst, S., Cummings, V., Ducklow, H. W., Frati, F., Green, T. G. A., Gordon, S., Griffiths, H. J., Howard-Williams, C., Huiskes, A. H. L., Laybourn-Parry, J., Lyons, W. B., McMinn, A., Morley, S. A., Peck, L. S., Quesada, A., ... Wall, D. H. (2014). The spatial structure of Antarctic biodiversity. *Ecological Monographs*, 84(2), 203–244. <https://doi.org/10.1890/12-2216.1>
73. Convey, P., Hopkins, D. W., Roberts, S. J., & Tyler, A. N. (2011). Global southern limit of flowering plants and moss peat accumulation. *Polar Research*. <https://doi.org/10.3402/polar.v30i0.8929>
74. Convey, P., & Peck, L. S. (2019). Antarctic environmental change and biological responses. *Science Advances*, 5(11), eaaz0888. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz0888>
75. Convey, P., & Smith, R. I. L. (1997). The terrestrial arthropod fauna and its habitats in northern Marguerite Bay and Alexander Island, maritime Antarctic. *Antarctic Science*, 9(1), 12–26. <https://doi.org/10.1017/s0954102097000035>
76. Cook, A. J., & Vaughan, D. G. (2010). Overview of areal changes of the ice shelves on the Antarctic Peninsula over the past 50 years. *The Cryosphere*, 4(1), 77–98. <https://doi.org/10.5194/tc-4-77-2010>
77. Cranston, P. S. (1985). *Eretmoptera murphy* Schaeffer (Diptera: Chironomidae), an apparently parthenogenetic Antarctic midge. *British Antarctic Survey Bulletin*, 66, 35–45.
78. Credland, P. F. (1973). The taxonomic status of *Chironomus riparius* Meigen and *Chironomus thummi* Kieffer (Diptera: Chironomidae). *Journal of Natural History*, 7(2), 209–216. <https://doi.org/10.1080/00222937300770161>

79. Darham, S., Zakaria, N. N., Zulkharnain, A., Sabri, S., Khalil, K. A., Merican, F., Gomez-Fuentes, C., Lim, S., & Ahmad, S. A. (2023). Antarctic heavy metal pollution and remediation efforts: State of the art of research and scientific publications. *Brazilian Journal of Microbiology*, 54(3), 2011–2026. <https://doi.org/10.1007/s42770-023-00949-9>
80. Day, T. A., Ruhland, C. T., Strauss, S., Park, J.-H., Krieg, M. L., Krna, M. A., & Bryant, D. (2009). Response of plants and the dominant microarthropod, *Cryptopygus antarcticus*, to warming and contrasting precipitation regimes in Antarctic tundra. *Global Change Biology*, 15(7), 1640–1651. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01919.x>
81. Deegenaars, M. L., & Watson, K. (1997). Stress proteins and stress tolerance in an Antarctic, psychrophilic yeast, *Candida psychrophila*. *FEMS Microbiology Letters*, 151(2), 191–196. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1997.tb12569.x>
82. Denlinger, D. L., Rinehart, J. P., & Yocum, G. D. (2001). Stress proteins. In *Insect Timing: Circadian Rhythmicity to Seasonality* (pp. 155–171). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-044450608-5/50045-3>
83. Devlin, J. J., Lima, C., Kawarasaki, Y., Gantz, J. D., Pavinato, V. A. C., Scaramelli, M., Ferrari, V., Vaccari, L., Birarda, G., Bergami, E., Michel, A. P., Convey, P., Hayward, S. A. L., & Teets, N. M. (2025). Prevalence and consequences of microplastic ingestion in the world's southernmost insect, *Belgica antarctica*. *Science of The Total Environment*, 1004, 180800. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2025.180800>
84. Devlin, J. J., Unfried, L., Lecheta, M. C., McCabe, E. A., Gantz, J. D., Kawarasaki, Y., Elnitsky, M. A., Hotaling, S., Michel, A. P., Convey, P., Hayward, S. A. L., & Teets, N. M. (2022). Simulated winter warming negatively impacts survival of Antarctica's only endemic insect. *Functional Ecology*, 36(8), 1949–1960. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14089>

85. Díez, J. L., Cortés, E., Merino, Y., & Santa-Cruz, M. C. (1990). Galactose-induced puffing changes in *Chironomus thummi* Balbiani rings and their dependence on protein synthesis. *Chromosoma*, 99(1), 61–70. <https://doi.org/10.1007/BF01737290>
86. Durmaz, E., Benson, C., Kapun, M., Schmidt, P., & Flatt, T. (2018). An inversion supergene in *Drosophila* underpins latitudinal clines in survival traits. *Journal of Evolutionary Biology*, 31(9), 1354. <https://doi.org/10.1111/jeb.13310>
87. Douglas, A. E. (2015). Multiorganismal Insects: Diversity and Function of Resident Microorganisms. *Annual Review of Entomology*, 60(1), 17–34. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020822>
88. Durango-Manrique, Y., López-Rubio, A., & Gómez, G. F. (2024). Sexual dimorphism in wing shape and its impact on conspecific identification of neotropical fannia species (Diptera: Fanniidae). *Taxonomy*, 4(4), 795–804. <https://doi.org/10.3390/taxonomy4040043>
89. Duron, O., Bouchon, D., Boutin, S., Bellamy, L., Zhou, L., Engelstädter, J., & Hurst, G. D. (2008). The diversity of reproductive parasites among arthropods: *Wolbachia* do not walk alone. *BMC Biology*, 6(1), 27. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-6-27>
90. Dykyy, I., Tsaryk, Y., Shydlovskyy, I., Trokhymets, V., & Holovachov, O. (2012). Cenotic connection land biota Islands Western Antarctic. *Ukrainian Antarctic Journal*, (10–11), 239–256. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.10-11.2012.304>. [In Ukrainian].
91. Edgington, H., Pavinato, V. A. C., Spacht, D., Gantz, J. D., Convey, P., Lee, R. E., Denlinger, D. L., & Michel, A. (2023). Genetic history, structure and gene flow among populations of *Belgica antarctica*, the only free-living insect in the western Antarctic Peninsula. *Polar Science*, 36, 100945. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2023.100945>
92. Edwards, J. S., & Baust, J. (1981). Sex ratio and adult behaviour of the Antarctic midge *Belgica antarctica* (Diptera, Chironomidae). *Ecological Entomology*, 6(3), 239–243. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1981.tb00611.x>

93. Edwards, J. S., Baust, J. G., & Sugg, P. (1979). Sex ratio in *Belgica antarctica*. *Antarctic Journal of the United States*, 14(5), 183–184.
94. Elnitsky, M. A., Benoit, J. B., Lopez-Martinez, G., Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2009). Osmoregulation and salinity tolerance in the Antarctic midge, *Belgica antarctica*: Seawater exposure confers enhanced tolerance to freezing and dehydration. *Journal of Experimental Biology*, 212(17), 2864–2871. <https://doi.org/10.1242/jeb.034173>
95. Elnitsky, M. A., Hayward, S. A. L., Rinehart, J. P., Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2008). Cryoprotective dehydration and the resistance to inoculative freezing in the Antarctic midge, *Belgica antarctica*. *Journal of Experimental Biology*, 211(4), 524–530. <https://doi.org/10.1242/jeb.011874>
96. Everatt, M. J., Convey, P., Bale, J. S., Worland, M. R., & Hayward, S. A. L. (2015). Responses of invertebrates to temperature and water stress: A polar perspective. *Journal of Thermal Biology*, 54, 118–132. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.05.004>
97. Faria, R., Johannesson, K., Butlin, R. K., & Westram, A. M. (2019). Evolving inversions. *Trends in Ecology and Evolution*, 34(3), 239–248. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.12.005>
98. Fathinia, B., Rastegar-Pouyani, N., Darvishnia, H., Mohamadi, H., & Faizi, H. (2012). Sexual size dimorphism in *Rana (Pelophylax) ridibunda ridibunda* Pallas, 1771 from a population in Darre-Shahr Township, Ilam Province, western Iran. *Amphibian and Reptile Conservation*, 5(1), 92–97.
99. Feder, J. H., Rossi, J. M., Solomon, J., Solomon, N., & Lindquist, S. (1992). The consequences of expressing hsp70 in *Drosophila* cells at normal temperatures. *Genes & Development*, 6(8), 1402–1413. <https://doi.org/10.1101/gad.6.8.1402>
100. Finch, G., Nandyal, S., Perretta, C., Davies, B., Rosendale, A. J., Holmes, C. J., Gantz, J. D., Spacht, D. E., Bailey, S. T., Chen, X., Oyen, K., Didion, E. M., Chakraborty, S., Lee, R. E., Denlinger, D. L., Matter, S. F., Attardo, G. M., Weirauch,

- M. T., & Benoit, J. B. (2020). Multi-level analysis of reproduction in an Antarctic midge identifies female and male accessory gland products that are altered by larval stress and impact progeny viability. *Scientific Reports*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76139-6>
101. Fischer, J. (1978). Zum problem der chromosomen - Evolution durch translokationen bei *Chironomus* (Diptera). *Archiv für Genetik*, 51, 73–98. [In German].
 102. Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., & Vrijenhoek, R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5), 294–299.
 103. Fontaneto, D., Iakovenko, N., & De Smet, W. H. (2015). Diversity gradients of rotifer species richness in Antarctica. *Hydrobiologia*, 761(1), 235–248. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2258-5>
 104. Foo, I. J.-H., Hoffmann, A. A., & Ross, P. A. (2019). Cross-generational effects of heat stress on fitness and *Wolbachia* density in *Aedes aegypti* mosquitoes. *Tropical Medicine and Infectious Disease*, 4(1), 13. <https://doi.org/10.3390/tropicalmed4010013>
 105. Fowbert, J. A., & Smith, R. I. L. (1994). Rapid population increases in native vascular plants in the Argentine Islands, Antarctic Peninsula. *Arctic and Alpine Research*, 26(3), 290–296. <https://doi.org/10.2307/1551941>
 106. Fox, C. W., & Reed, D. H. (2011). Inbreeding depression increases with environmental stress: An experimental study and meta-analysis. *Evolution*, 65(1), 246–258. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01108.x>
 107. Franchini, L. F., Ganko, E. W., & McDonald, J. F. (2004). Retrotransposon-gene associations are widespread among *D. melanogaster* populations. *Molecular Biology and Evolution*, 21(7), 1323–1331. <https://doi.org/10.1093/molbev/msh116>

108. Fujii, S., Kawai, K., Sambongi, Y., & Wakai, S. (2023). Species-specific microorganisms in acid-tolerant *Chironomus* larvae reared in a neutral pH range under laboratory conditions: single dataset analysis. *Microbes and Environments*, 38(6), ME23029. <https://doi.org/10.1264/jsme2.ME23029>
109. Galbán-Malagón, C., Gómez-Aburto, V. A., Hirmas-Olivares, A., Luarte, T., Berrojalbiz, N., & Dachs, J. (2023). Dichlorodiphenyltrichloroethane (DDT) and Dichlorodiphenyldichloroethylene (DDE) levels in air and surface sea waters along the Antarctic Peninsula. *Marine Pollution Bulletin*, 197, 115699. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115699>
110. Gantz, J. D., Philip, B. N., Teets, N. M., Kawarasaki, Y., Potts, L. J., Spacht, D. E., Benoit, J. B., Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2020). *Brief exposure to a diverse range of environmental stress enhances stress tolerance in the polyextremophilic Antarctic midge, Belgica antarctica* (p. 2020.01.01.887414). *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2020.01.01.887414>
111. Gantz, J. D., Spacht, D. E., & Lee, R. E. (2018). A preliminary survey of the terrestrial arthropods of the Rosenthal Islands, Antarctica. *Polar Research*, 37(1), 1500266. <https://doi.org/10.1080/17518369.2018.1500266>
112. Garcia, C., & Valente, V. L. S. (2018). *Drosophila* chromosomal polymorphism: from population aspects to origin mechanisms of inversions. In *Drosophila melanogaster—Model for Recent Advances in Genetics and Therapeutics*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.73246>
113. GBIF.org. (2025). *Belgica antarctica* Jacobs, 1900. Global Biodiversity Information Facility. Retrieved 1 November 2025, from <https://www.gbif.org/species/1446616>
114. Geisz, H. N., Dickhut, R. M., Cochran, M. A., Fraser, W. R., & Ducklow, H. W. (2008). Melting glaciers: A probable source of DDT to the Antarctic marine ecosystem. *Environmental Science and Technology*, 42(11), 3958–3962. <https://doi.org/10.1021/es702919n>

115. Girgis, M. M., & Christodoulides, M. (2023). Vertebrate and invertebrate animal and new in vitro models for studying *Neisseria* biology. *Pathogens*, 12(6), 782. <https://doi.org/10.3390/pathogens12060782>
116. Gomila, M., Bowien, B., Falsen, E., Moore, E. R. B., & Lalucat, J. (2007). Description of *Pelomonas aquatica* sp. Nov. and *Pelomonas puraquae* sp. Nov., isolated from industrial and haemodialysis water. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 57(11), 2629–2635. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.65149-0>
117. Gora, N. V., Serga, S. V., Maistrenko, O. M., Ślęzak-Parnikoza, A., Parnikoza, I. Yu., Tarasiuk, A. N., Demydov, S. V., & Kozeretska, I. A. (2020). Climate factors and *Wolbachia* infection frequencies in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Cytology and Genetics*, 54(3), 189–198. <https://doi.org/10.3103/S0095452720030044>
118. Goretti, E., Pallottini, M., Pagliarini, S., Catasti, M., La Porta, G., Selvaggi, R., Gaino, E., Di Giulio, A. M., & Ali, A. (2020). Use of larval morphological deformities in *Chironomus plumosus* (Chironomidae: Diptera) as an indicator of freshwater environmental contamination (Lake Trasimeno, Italy). *Water*, 12(1), 1. <https://doi.org/10.3390/w12010001>
119. Goto, S. G., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2015). Aquaporins in the Antarctic midge, an extremophile that relies on dehydration for cold survival. *Biological Bulletin*, 229(1), 47–57. <https://doi.org/10.1086/bblv229n1p47>
120. Goto, S. G., Philip, B. N., Teets, N. M., Kawarasaki, Y., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2011). Functional characterization of an aquaporin in the Antarctic midge *Belgica antarctica*. *Journal of Insect Physiology*, 57(8), 1106–1114. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.03.023>
121. Graber, L. C., & Moreau, C. S. (2026). Insect–microbiome interactions in a changing world. *Current Opinion in Insect Science*, 75, 101495. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2026.101495>

122. Greenslade, P. (1995). Collembola from the Scotia Arc and Antarctic Peninsula including descriptions of two new species and notes on biogeography. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 64(1–4), 305–319.
123. Greenslade, P. (2018). An Antarctic biogeographical anomaly resolved: the true identity of a widespread species of collembola. *Polar Biology*, 41(5), 969–981. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2261-1>
124. Gressitt, J. L. (1967a). *Entomology of Antarctica*. In *Antarctic Research Series*. American Geophysical Union.
125. Gressitt, J. L. (1967b). Notes on arthropod populations in the Antarctic Peninsula-South Shetland Islands-South Orkney Islands area. *Antarctic Research Series*, 10, 373–391. <https://doi.org/10.1029/ar010p0373>
126. Gressitt, J. L., & Leech, R. E. (1961). Insect habitats in Antarctica. *Polar Record*, 10(68), 501–504. <https://doi.org/10.1017/s0032247400051871>
127. Grimont, F., & Grimont, P. A. D. (2006). The genus *Serratia*. In M. Dworkin, S. Falkow, E. Rosenberg, K.-H. Schleifer, & E. Stackebrandt (Eds.), *The Prokaryotes* (pp. 219–244). Springer. https://doi.org/10.1007/0-387-30746-X_11
128. Gwiazdowicz, D. J., Niedbała, W., Skarżyński, D., & Zawieja, B. (2022). Occurrence of mites (Acari) and springtails (Collembola) in bird nests on King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Polar Biology*, 45(6), 1035–1044. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03052-1>
129. Hague, M. T. J., Mavengere, H., Matute, D. R., & Cooper, B. S. (2020). Environmental and genetic contributions to imperfect wMel-like *Wolbachia* transmission and frequency variation. *Genetics*, 215(4), 1117–1132. <https://doi.org/10.1534/genetics.120.303330>
130. Haider, K., Abbas, D., Galian, J., Ghafar, M. A., Kabir, K., Ijaz, M., Hussain, M., Khan, K. A., Ghramh, H. A., & Raza, A. (2025). The multifaceted roles of gut microbiota in insect physiology, metabolism, and environmental adaptation:

- Implications for pest management strategies. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 41(3), 75. <https://doi.org/10.1007/s11274-025-04288-9>
131. Halpern, M., & Senderovich, Y. (2015). Chironomid microbiome. *Microbial Ecology*, 70(1), 1–8. <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0536-9>
 132. Hammer, Ø., Harper, D.A.T., & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1–9.
 133. Harada, E., Lee, R. E., Denlinger, D. L., & Goto, S. G. (2014). Life history traits of adults and embryos of the Antarctic midge *Belgica antarctica*. *Polar Biology*, 37(8), 1213–1217. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1511-0>
 134. Hayward, S. A. L., Rinehart, J. P., Sandro, L. H., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2007). Slow dehydration promotes desiccation and freeze tolerance in the Antarctic midge *Belgica antarctica*. *Journal of Experimental Biology*, 210(5), 836–844. <https://doi.org/10.1242/jeb.02714>
 135. Hessen, D. O., Daufresne, M., & Leinaas, H. P. (2013). Temperature-size relations from the cellular-genomic perspective. *Biological Reviews*, 88(2), 476–489. <https://doi.org/10.1111/brv.12006>
 136. Hoff, S., Hoyt, J. R., Langwig, K. E., Johnson, L., Olson, E., O'Dell, D., Pendergast, C. J., Herzog, C. J., Parise, K. L., Foster, J. T., & Turner, W. C. (2025). The importance of peripheral populations in the face of novel environmental change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 292(2038), 20242331. <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.2331>
 137. Holmes, C. J., Jennings, E. C., Gantz, J. D., Spacht, D., Spangler, A. A., Denlinger, D. L., Lee, R. E., Hamilton, T. L., & Benoit, J. B. (2019). The Antarctic mite, *Alaskozetes antarcticus*, shares bacterial microbiome community membership but not abundance between adults and tritonymphs. *Polar Biology*, 42(11), 2075–2085. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02582-5>

138. Holmstrup, M., & Sømme, L. (1998). Dehydration and cold hardiness in the Arctic Collembolan *Onychiurus arcticus* Tullberg 1876. *Journal of Comparative Physiology B*, 168(3), 197–203. <https://doi.org/10.1007/s003600050137>
139. Hughes, K. A., Convey, P., & Lee, J. R. (2025). Status assessment of non-native terrestrial species in Antarctica. *NeoBiota*, 98, 197–222. <https://doi.org/10.3897/neobiota.98.139894>
140. Hughes, K. A., Pertierra, L. R., Molina-Montenegro, M. A., & Convey, P. (2015). Biological invasions in terrestrial Antarctica: What is the current status and can we respond? *Biodiversity and Conservation*, 24(5), 1031–1055. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0896-6>
141. Hughes, K. A., Pescott, O. L., Peyton, J., Adriaens, T., Cottier-Cook, E. J., Key, G., Rabitsch, W., Tricarico, E., Barnes, D. K. A., Baxter, N., Belchier, M., Blake, D., Convey, P., Dawson, W., Frohlich, D., Gardiner, L. M., González-Moreno, P., James, R., Malumphy, C., ... Roy, H. E. (2020). Invasive non-native species likely to threaten biodiversity and ecosystems in the Antarctic Peninsula region. *Global Change Biology*, 26(4), 2702–2716. <https://doi.org/10.1111/gcb.14938>
142. Hullé, M., Buchard, C., Georges, R., & Vernon, P. (2018). *Guide d'identification des Invertébrés de Kerguelen et Crozet* (Issue 2ème ed., 181 p.). HAL (Le Centre Pour La Communication Scientifique Directe). <https://doi.org/10.15454/1.5375302767618145E12> [In French].
143. Hullé, M., & Vernon, P. (2021). Terrestrial macroarthropods of the sub-Antarctic islands of Possession (Crozet Archipelago) and Kerguelen: Inventory of native and non-native species. *Zoosystema*, 43(22), 549–561. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2021v43a22>
144. Hushtan, H., Hushtan, K., Kovalenko, P., Puhovkin, A., Convey, P., & Kozeretska, I. (2025). New oribatid mite (Acari, Oribatida) records in the Antarctic Peninsula region. *Frontiers of Biogeography*, 18, e146943. <https://doi.org/10.21425/fob.18.146943>

145. Ihtimanska, M. K., Kovalenko, P. A., Michailova, P. V., & Parnikoza, I. Yu. (2023). Larval morphology of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae) from central part of the maritime Antarctic and deformities found in the larvae. *Zootaxa*, 5311(3), 405–416. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5311.3.5>
146. iNaturalist. (n.d.). *iNaturalist observations: Belgica antarctica*. Retrieved 5 October 2025, from https://www.inaturalist.org/observations?taxon_id=353460
147. Ivanets, V., Yevchun, H., Miryuta, N., Veselsky, M., Salganskiy, O., Konishchuk, V., Kozeretska, I., Dykyi, E., & Parnikoza, I. (2022). Skua and plant dispersal: Lessons from the Argentine Islands – Kyiv Peninsula region in the maritime Antarctic. *Nordic Journal of Botany*, 2022(6), e03326. <https://doi.org/10.1111/njb.03326>
148. Jacobs, J.-C. (1900). Diagnoses d'insectes recueillis par l'Expedition antarctique Belge. Diptera. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 44, 106–107. [In French].
149. Jaenike, J., Stahlhut, J. K., Boelio, L. M., & Unckless, R. L. (2010). Association between *Wolbachia* and *Spiroplasma* within *Drosophila neotestacea*: an emerging symbiotic mutualism? *Molecular Ecology*, 19(2), 414–425. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04448.x>
150. Janetschek, H. (1970). Environments and ecology of terrestrial arthropods in the high Antarctic. In M. W. Holdgate (Ed.), *Antarctic Ecology* (vol. 2, pp. 871–885). Academic Press.
151. Jugovic, J., Zupan, S., Bužan, E., & Čelik, T. (2018). Variation in the morphology of the wings of the endangered grass-feeding butterfly *Coenonympha oedippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) in response to contrasting habitats. *European Journal of Entomology*, 115(1), 339–353. <https://doi.org/10.14411/eje.2018.034>

152. Jung, S. Y., Park, D. C., Kim, S. S., & Yeo, S. G. (2020). Expression, distribution and role of aquaporins in various rhinologic conditions. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(16), 5853. <https://doi.org/10.3390/ijms21165853>
153. Kaczmarek, Ł., Mioduchowska, M., Kačarević, U., Kubska, K., Parnikoza, I., Goldyn, B., & Roszkowska, M. (2020). New records of Antarctic Tardigrada with comments on interpopulation variability of the *Paramacrobiotus fairbanksi* Schill, Förster, Dandekar and Wolf, 2010. *Diversity*, 12(3), 108. <https://doi.org/10.3390/d12030108>
154. Kaczmarek, Ł., Parnikoza, I., Gawlak, M., Esefeld, J., Peter, H.-U., Kozeretska, I., & Roszkowska, M. (2018). Tardigrades from *Larus dominicanus* Lichtenstein, 1823 nests on the Argentine Islands (maritime Antarctic). *Polar Biology*, 41(2), 283–301. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2190-4>
155. Kapun, M., Fabian, D. K., Goudet, J., & Flatt, T. (2016). Genomic evidence for adaptive inversion clines in *Drosophila melanogaster*. *Molecular Biology and Evolution*, 33(5), 1317–1336. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw016>
156. Karl, I., & Fischer, K. (2008). Why get big in the cold? Towards a solution to a life-history puzzle. *Oecologia*, 155(2), 215–225. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0902-0>
157. Kawarasaki, Y., Teets, N. M., Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2013). The protective effect of rapid cold-hardening develops more quickly in frozen versus supercooled larvae of the Antarctic midge, *Belgica antarctica*. *Journal of Experimental Biology*, 216(20), 3937–3945. <https://doi.org/10.1242/jeb.088278>
158. Kawarasaki, Y., Teets, N. M., Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2014a). Alternative overwintering strategies in an Antarctic midge: freezing vs. cryoprotective dehydration. *Functional Ecology*, 28(4), 933–943. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12229>
159. Kawarasaki, Y., Teets, N. M., Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2014b). Wet hibernacula promote inoculative freezing and limit the potential for cryoprotective

- dehydration in the Antarctic midge, *Belgica antarctica*. *Polar Biology*, 37(6), 753–761. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1475-0>
160. Kawarasaki, Y., Teets, N. M., Philip, B. N., Potts, L. J., Gantz, J. D., Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2019). Characterization of drought-induced rapid cold-hardening in the Antarctic midge, *Belgica antarctica*. *Polar Biology*, 42(6), 1147–1156. <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02503-6>
 161. Kawecki, T. J. (2008). Adaptation to Marginal Habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 321–342. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095622>
 162. Keilin, D. (1912). Sur l'anatomie et le développement de *Belgica antarctica* Jacobs, Chironomide antarctique à ailes réduites. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 154, 723–725. [In French].
 163. Keilin, D. (1913). Diptères. *Belgica antarctica* Jacobs. In J. Charcot (Ed.), *Deuxième expédition antarctique française (1908–1910)* (pp. 217–231), Sciences Naturelles: Documents Scientifiques. Masson. [In French].
 164. Kelley, J. L., Peyton, J. T., Fiston-Lavier, A.-S., Teets, N. M., Yee, M.-C., Johnston, J. S., Bustamante, C. D., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2014). Compact genome of the Antarctic midge is likely an adaptation to an extreme environment. *Nature Communications*, 5(1). <https://doi.org/10.1038/ncomms5611>
 165. Kennedy, A. D. (1993). Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: A biogeographical synthesis. *Arctic and Alpine Research*, 25(4), 308–315. <https://doi.org/10.2307/1551914>
 166. Kim, S., Oh, M., Jung, W., Park, J., Choi, H.-G., & Shin, S. C. (2017). Genome sequencing of the winged midge, *Parochlus steinenii*, from the Antarctic Peninsula. *GigaScience*, 6(3), giw009. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giw009>
 167. Knibb, W. R. (1982). Chromosome inversion polymorphisms in *Drosophila melanogaster* II. Geographic clines and climatic associations in Australasia, North America and Asia. *Genetica*, 58(3), 213–221. <https://doi.org/10.1007/BF00128015>

168. Kolodny, O., Callahan, B. J., & Douglas, A. E. (2020). The role of the microbiome in host evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 375(1808), 20190588. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0588>
169. Korczak-Abshire, M., Hinke, J. T., Milinevsky, G., Juárez, M. A., & Watters, G. M. (2021). Coastal regions of the northern Antarctic Peninsula are key for gentoo populations. *Biology Letters*, 17(1), 20200708. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2020.0708>
170. Kovalenko, P. (2024). Chromosomal polymorphism of *Belgica antarctica* populations: possible links on ecology and geography. *Ukrainian Antarctic Journal*, 22(2), 198–218. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.2.2024.737>
171. Kovalenko, P.A., Iarovyi, O.O., Gorobchyshyn, V.A., Parnikoza, I.Yu., & Kozeretska, I.A. (2023). Influence of ornithogenic environmental load on the number density of Antarctic invertebrates. *Book of Abstracts XI International Antarctic Conference* (pp. 40–41). [http://uac.gov.ua/wp-content/uploads/2023/05/Book-of-Abstracts_IAC-11_2023 .pdf](http://uac.gov.ua/wp-content/uploads/2023/05/Book-of-Abstracts_IAC-11_2023.pdf)
172. Kovalenko, P., Pavlovska, M., Prekrasna-Kviatkovska, Y., Puhovkin, A., & Kozeretska, I. (2025). *The microbiome of Antarctica's endemic chironomid midge: From general microbial community to endosymbiotic bacteria* (p. 2025.12.13.694143). *BioRxiv*. <https://doi.org/10.64898/2025.12.13.694143>
173. Kovalenko, P., Serga, S., Einor, D., Gorobchyshyn, V., Trokhymets, V., Protsenko, O., & Kozeretska, I. (2022). Unsupervised learning for detection of possible sexual dimorphism in larvae of *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera, Chironomidae). *Czech Polar Reports*, 12(1), 1–14. <https://doi.org/10.5817/CPR2022-1-1>
174. Kovalenko, P. A., Serga, S. V., Salganskiy, O. O., & Kozeretska, I. A. (2021a). Analysis of mtDNA haplotypes in *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera, Chironomidae) populations. *Book of Abstracts X International Antarctic Conference* (p. 46). <http://uac.gov.ua/wp-content/uploads/2021/05/Abstracts-X-IAC-2021.pdf>

175. Kovalenko, P., Trokhymets, V., Parnikoza, I., Protsenko, Y., Salganskiy, O., Dzhulai, A., Dykyy, I., Nabokin, M., Kozeretska, I., & Gorobchyshyn, V. (2021b). Current status of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera: Chironomidae) distribution by the data of Ukrainian Antarctic Expeditions. *Ukrainian Antarctic Journal*, (2), 76–93. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.2.2021.679>
176. Kozeretska, I., Serga, S., Kovalenko, P., Gorobchyshyn, V., & Convey, P. (2022). *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae): A natural model organism for extreme environments. *Insect Science*, 29(1), 2–20. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12925>
177. Krebs, R. A., & Feder, M. E. (1997). Deleterious consequences of Hsp70 overexpression in *Drosophila melanogaster* larvae. *Cell Stress and Chaperones*, 2(1), 60–71.
178. Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47(260), 583–621. <https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441>
179. Kutsenko, A., Svensson, T., Nystedt, B., Lundeberg, J., Björk, P., Sonnhammer, E., Giacomello, S., Visa, N., & Wieslander, L. (2014). The *Chironomus tentans* genome sequence and the organization of the Balbiani ring genes. *BMC Genomics*, 15(1), 819. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-819>
180. La Terza, A., Papa, G., Miceli, C., & Luporini, P. (2001). Divergence between two Antarctic species of the ciliate *Euplotes*, *E. focardii* and *E. nobilii*, in the expression of heat-shock protein 70 genes. *Molecular Ecology*, 10(4), 1061–1067. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01242.x>
181. Laviad-Shitrit, S., Sharaby, Y., Sela, R., Thorat, L., Nath, B. B., & Halpern, M. (2021). Copper and chromium exposure affect chironomid larval microbiota composition. *Science of the Total Environment*, 771, 145330–145330. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.145330>

182. Lee, R. E., & Baust, J. G. (1981). Seasonal patterns of cold-hardiness in antarctic terrestrial arthropods. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 70(4), 579–582. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(81\)92578-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(81)92578-0)
183. Lee, R. E., & Baust, J. G. (1982a). Physiological adaptations of Antarctic terrestrial arthropods. *Antarctic Journal of the United States*, 17(5), 193–195.
184. Lee, R. E., & Baust, J. G. (1982b). Absence of metabolic cold adaptation and compensatory acclimation in the Antarctic fly, *Belgica antarctica*. *Journal of Insect Physiology*, 28(9), 725–729. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(82\)90131-7](https://doi.org/10.1016/0022-1910(82)90131-7)
185. Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2015). Stress tolerance in a polyextremophile: the southernmost insect. *Canadian Journal of Zoology*, 93(9), 679–686. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0147>
186. Lee, R. E., Elnitsky, M. A., Rinehart, J. P., Hayward, S. A. L., Sandro, L. H., & Denlinger, D. L. (2006). Rapid cold-hardening increases the freezing tolerance of the Antarctic midge *Belgica antarctica*. *Journal of Experimental Biology*, 209(3), 399–406. <https://doi.org/10.1242/jeb.02001>
187. Lee, J. R., Raymond, B., Bracegirdle, T. J., Chadès, I., Fuller, R. A., Shaw, J. D., & Terauds, A. (2017). Climate change drives expansion of Antarctic ice-free habitat. *Nature*, 547(7661), 49–54. <https://doi.org/10.1038/nature22996>
188. Leihy, R. I., Peake, L., Clarke, D. A., Chown, S. L., & McGeoch, M. A. (2023). Introduced and invasive alien species of Antarctica and the Southern Ocean Islands. *Scientific Data*, 10(1), 200. <https://doi.org/10.1038/s41597-023-02113-2>
189. Li, A., Benoit, J. B., Lopez-Martinez, G., Elnitsky, M. A., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2009). Distinct contractile and cytoskeletal protein patterns in the Antarctic midge are elicited by desiccation and rehydration. *Proteomics*, 9(10), 2788–2798. <https://doi.org/10.1002/pmic.200800850>
190. Li, Y., Chang, L., Xu, K., Zhang, S., Gao, F., & Fan, Y. (2023). Research progresses on the function and detection methods of insect gut microbes. *Microorganisms*, 11(5), 1208. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11051208>

191. Liu, B., Ren, Y.-S., Su, C.-Y., Abe, Y., & Zhu, D.-H. (2023). Pangenomic analysis of *Wolbachia* provides insight into the evolution of host adaptation and cytoplasmic incompatibility factor genes. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1084839. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1084839>
192. Lopez-Martinez, G., Elnitsky, M. A., Benoit, J. B., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2008). High resistance to oxidative damage in the Antarctic midge *Belgica antarctica*, and developmentally linked expression of genes encoding superoxide dismutase, catalase and heat shock proteins. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 38(8), 796–804. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2008.05.006>
193. Lorenz Simões, F., Contador-Mejías, T., Rendoll-Cárcamo, J., Pérez-Troncoso, C., Hayward, S. A. L., Turner, E., & Convey, P. (2020). Distribution and habitat preferences of the newly rediscovered *Telmatogeton magellanicus* (Jacobs, 1900) (Diptera: Chironomidae) on Navarino Island, Chile. *Insects*, 11(7), 442. <https://doi.org/10.3390/insects11070442>
194. Magesh, N. S., Tiwari, A., Botsa, S. M., & da Lima Leitao, T. (2021). Hazardous heavy metals in the pristine lacustrine systems of Antarctica: Insights from PMF model and ERA techniques. *Journal of Hazardous Materials*, 412, 125263. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.125263>
195. Maistrenko, O. M., Serga, S. V., Kovalenko, P. A., & Kozeretska, I. A. (2023). Bacteria associated with the Antarctic endemic insect *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera Chironomidae). *Cytology and Genetics*, 57(3), 207–212. <https://doi.org/10.3103/S0095452723030064> [Also published in Ukrainian as: *Цитологія і генетика*, 57(3), 3–9.]
196. Mann, H. B., & Whitney, D. R. (1947). On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. *The Annals of Mathematical Statistics*, 18(1), 50–60. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177730491>

197. Martin, J. (1962). Inversion polymorphism in an Antarctic species living in a simple environment. *The American Naturalist*, 96(890), 317–318. <https://doi.org/10.1086/282239>
198. Martin, J., Wülker, W., & Sublette, J. E. (1974). Evolutionary cytology in the genus *Chironomus* Meigen. *Natural Sciences Research Institute*, 1(12), 1–12.
199. Martinez, J. L., Sanchez-Elsner, T., Morcillo, G., & Diez, J. L. (2001). Heat shock regulatory elements are present in telomeric repeats of *Chironomus thummi*. *Nucleic Acids Research*, 29(22), 4760–4766. <https://doi.org/10.1093/nar/29.22.4760>
200. Martinez, J., Ok, S., Smith, S., Snoeck, K., Day, J. P., & Jiggins, F. M. (2015). Should symbionts be nice or selfish? Antiviral effects of *Wolbachia* are costly but reproductive parasitism is not. *PLOS Pathogens*, 11(7), e1005021. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1005021>
201. Maslen, N. R., & Convey, P. (2006). Nematode diversity and distribution in the southern maritime Antarctic: clues to history? *Soil Biology and Biochemistry*, 38(10), 3141–3151. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.12.007>
202. Massey Jr., F. J. (1951). The Kolmogorov-Smirnov test for goodness of fit. *Journal of the American Statistical Association*, 46(253), 68–78. <https://doi.org/10.1080/01621459.1951.10500769>
203. McFall-Ngai, M., Hadfield, M. G., Bosch, T. C. G., Carey, H. V., Domazet-Lošo, T., Douglas, A. E., Dubilier, N., Eberl, G., Fukami, T., Gilbert, S. F., Hentschel, U., King, N., Kjelleberg, S., Knoll, A. H., Kremer, N., Mazmanian, S. K., Metcalf, J. L., Nealson, K., Pierce, N. E., ... Wernegreen, J. J. (2013). Animals in a bacterial world, a new imperative for the life sciences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(9), 3229–3236. <https://doi.org/10.1073/pnas.1218525110>
204. McGaughan, A., Stevens, M. I., & Holland, B. R. (2010). Biogeography of circum-Antarctic springtails. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57(1), 48–58. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.06.003>

205. McGaughran, A., Terauds, A., Convey, P., & Fraser, C. I. (2019). Genome-wide SNP data reveal improved evidence for Antarctic glacial refugia and dispersal of terrestrial invertebrates. *Molecular Ecology*, 28(22), 4941–4957. <https://doi.org/10.1111/mec.15269>
206. Meyer-Rochow, V. B., & Reid, A. W. (1994). Male and female eyes of the Antarctic midge *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae) : A scanning electron microscope study. *Applied Entomology and Zoology*, 29(3), 439–442. <https://doi.org/10.1303/aez.29.439>
207. Michailova, P. (1980). Cytotaxonomic features of species of the subfamily Orthoclaadiinae (Diptera, Chironomidae) from Bulgaria. *Genetica*, 52–53(1), 263–266. <https://doi.org/10.1007/BF00121835>
208. Michailova, P. V. (1989). The polytene chromosomes and their significance to the systematics of the family Chironomidae, Diptera. *Acta Zoologica Fennica*, 186, 1–107.
209. Michailova, P. V. (1994). The role of heterochromatin in the speciation of family Chironomidae, Diptera. *Folia Biologica*, 42(3–4), 79–87.
210. Michailova, P. (2022). External morphology of larva and polytene chromosomes of *Clunio marinus* Haliday, 1855 (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) from two localities of the Atlantic coast. *Zootaxa*, 5141(2), 163–173. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5141.2.4>
211. Michailova, P., Ilkova, J., Duran, M., Karadurmus, E., Berber, R., & Sen, A. (2012). Structural and functional alterations in salivary gland chromosomes and enzyme activity of *Chironomus riparius* Mg. (Diptera, Chironomidae) from anthropogenically polluted sites in Bulgaria and Turkey. *Caryologia*, 65(2), 157–169. <https://doi.org/10.1080/00087114.2012.711988>
212. Michailova, P., Ilkova, J., Kovalenko, P., Dzhulai, A., & Kozheritska, I. (2021a). Long-term retainment of some chromosomal inversions in a local population of

- Belgica antarctica* Jacobs (Diptera, Chironomidae). *Czech Polar Reports*, 11(1), 16–24. <https://doi.org/10.5817/CPR2021-1-3>
213. Michailova, P., Ilkova, J., Kovalenko, P. A., Gorobchyshyn, V. A., Kozeretska, I. A., & Convey, P. (2021b). External morphology of larvae of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera, Chironomidae) obtained from two locations in maritime Antarctica. *Insects*, 12(9), 792. <https://doi.org/10.3390/insects12090792>
214. Michailova, P., Kovalenko, P. A., Serga, S., Parnikoza, I., Kozeretska, I., & Convey, P. (2023). A chromosome map of *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera: Chironomidae) from Antarctica, including chromosome variability. *Antarctic Science*, 35(5), 328–344. <https://doi.org/10.1017/S0954102023000202>
215. Michailova, P., Szarek-Gwiazda, E., & Kownacki, A. (2021c). Physicochemical characteristics of the Dombrovska pit lake (Ukraine) formed in an opencast potassium salt mine and the genome response of *Chironomus salinarius* Kieffer (Chironomidae, Diptera) to these conditions. *Environmental Science and Pollution Research*, 28(1), 446–458. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-10465-0>
216. Michaud, M. R., Benoit, J. B., Lopez-Martinez, G., Elnitsky, M. A., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2008). Metabolomics reveals unique and shared metabolic changes in response to heat shock, freezing and desiccation in the Antarctic midge, *Belgica antarctica*. *Journal of Insect Physiology*, 54(4), 645–655. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2008.01.003>
217. Milanese, A., Mende, D. R., Paoli, L., Salazar, G., Ruscheweyh, H.-J., Cuenca, M., Hingamp, P., Alves, R., Costea, P. I., Coelho, L. P., Schmidt, T. S. B., Almeida, A., Mitchell, A. L., Finn, R. D., Huerta-Cepas, J., Bork, P., Zeller, G., & Sunagawa, S. (2019). Microbial abundance, activity and population genomic profiling with mOTUs2. *Nature Communications*, 10(1), 1014. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08844-4>
218. Milošević, D., Mančev, D., Čerba, D., Stojković Piperac, M., Popović, N., Atanacković, A., Đuknić, J., Simić, V., & Paunović, M. (2018). The potential of

- chironomid larvae-based metrics in the bioassessment of non-wadeable rivers. *Science of The Total Environment*, 616–617, 472–479. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.262>
219. Montaña-Campaz, M. L., Gomes-Dias, L., Restrepo, B. E. T., & García-Merchán, V. H. (2019). Incidence of deformities and variation in shape of mentum and wing of *Chironomus columbiensis* (Diptera, Chironomidae) as tools to assess aquatic contamination. *PLOS One*, 14(1), e0210348. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210348>
 220. Montenegro, H., Solferini, V. N., Klaczko, L. B., & Hurst, G. D. D. (2005). Male-killing *Spiroplasma* naturally infecting *Drosophila melanogaster*. *Insect Molecular Biology*, 14(3), 281–287. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2583.2005.00558.x>
 221. Morais, S. S., Molozzi, J., Viana, A. L., Viana, T. H., & Callisto, M. (2010). Diversity of larvae of littoral Chironomidae (Diptera: Insecta) and their role as bioindicators in urban reservoirs of different trophic levels. *Brazilian Journal of Biology*, 70, 995–1004. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842010000500011>
 222. Morcillo, G., Baretino, D., Carmona, M. J., Carretero, M. T., & Díez, J. L. (1988). Telomeric DNA sequences differentially activated by heat shock in two *Chironomus* subspecies. *Chromosoma*, 96(2), 139–144. <https://doi.org/10.1007/BF00331046>
 223. Morimoto, R. I. (1998). Regulation of the heat shock transcriptional response: Cross talk between a family of heat shock factors, molecular chaperones, and negative regulators. *Genes & Development*, 12(24), 3788–3796. <https://doi.org/10.1101/gad.12.24.3788>
 224. Nell, L. A., Weng, Y.-M., Phillips, J. S., Botsch, J. C., Book, K. R., Einarsson, Á., Ives, A. R., & Schoville, S. D. (2024). Shared features underlying compact genomes and extreme habitat use in chironomid midges. *Genome Biology and Evolution*, 16(5), evae086. <https://doi.org/10.1093/gbe/evae086>

225. Nene, V., Wortman, J. R., Lawson, D., Haas, B., Kodira, C., Tu, Z. (Jake), Loftus, B., Xi, Z., Megy, K., Grabherr, M., Ren, Q., Zdobnov, E. M., Lobo, N. F., Campbell, K. S., Brown, S. E., Bonaldo, M. F., Zhu, J., Sinkins, S. P., Hogenkamp, D. G., ... Severson, D. W. (2007). Genome sequence of *Aedes aegypti*, a major arbovirus vector. *Science*, 316(5832), 1718–1723. <https://doi.org/10.1126/science.1138878>
226. Nguyen, D. T., Spooner-Hart, R. N., & Riegler, M. (2016). Loss of *Wolbachia* but not *Cardinium* in the invasive range of the Australian thrips species, *Pezothrips kellyanus*. *Biological Invasions*, 18(1), 197–214. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-1002-4>
227. Nunney, L. (2016). Adapting to a changing environment: modeling the interaction of directional selection and plasticity. *Journal of Heredity*, 107(1), 15–24. <https://doi.org/10.1093/jhered/esv084>
228. Ochyra, R., Bednarek-Ochyra, H., & Smith, R. I. L. (2008). *Illustrated Moss Flora of Antarctica*. Cambridge University Press.
229. Odume, O. N., Muller, W. J., Palmer, C. G., & Arimoro, F. O. (2012). Mentum deformities in Chironomidae communities as indicators of anthropogenic impacts in Swartkops River. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C, 12th WaterNet/WARFSA/GWP-SA Symposium: Harnessing the Rivers of Knowledge for Socio-Economic Development, Climate Adaptation & Environmental Sustainability*, 50–52, 140–148. <https://doi.org/10.1016/j.pce.2012.08.005>
230. Oh, W. T., Giri, S. S., Yun, S., Kim, H. J., Kim, S. G., Kim, S. W., Kang, J. W., Han, S. J., Kwon, J., Jun, J. W., & Park, S. C. (2019). *Janthinobacterium lividum* as an emerging pathogenic bacterium affecting rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fisheries in Korea. *Pathogens*, 8(3), 146. <https://doi.org/10.3390/pathogens8030146>
231. O'Neill, S. L., Giordano, R., Colbert, A. M., Karr, T. L., & Robertson, H. M. (1992). 16S rRNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences of the United States of America*, 89(7), 2699–2702.
<https://doi.org/10.1073/pnas.89.7.2699>
232. Otto, S. P., & Barton, N. H. (1997). The Evolution of Recombination: Removing the Limits to Natural Selection. *Genetics*, 147(2), 879–906.
<https://doi.org/10.1093/genetics/147.2.879>
233. Parnikoza, I., Berezkina, A., Moiseyenko, Y., Malanchuk, V., & Kunakh, V. (2018a). Complex survey of the Argentine Islands and Galindez Island (Maritime Antarctic) as a research area for studying the dynamics of terrestrial vegetation. *Ukrainian Antarctic Journal*, (1(17)), 73–101. [https://doi.org/10.33275/1727-7485.1\(17\).2018.34](https://doi.org/10.33275/1727-7485.1(17).2018.34). [In Ukrainian].
234. Parnikoza, I., & Kozeretska, I. (2020). *Antarctic Terrestrial Biome—Most Poor, Extreme and Sensitive on the Planet*. 606–622. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.12005-6>
235. Parnikoza, I., Kozeretska, I., & Kunakh, V. (2011). Vascular Plants of the Maritime Antarctic: Origin and Adaptation. *American Journal of Plant Sciences*, 2(3), 381–395. <https://doi.org/10.4236/ajps.2011.23044>
236. Parnikoza, I., Rozhok, A., Convey, P., Veselski, M., Esefeld, J., Ochyra, R., Mustafa, O., Braun, C., Peter, H.-U., Smykla, J., Kunakh, V., & Kozeretska, I. (2018b). Spread of Antarctic vegetation by the kelp gull: Comparison of two maritime Antarctic regions. *Polar Biology*, 41(6), 1143–1155. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2274-9>
237. Pavinato, V. A. C., Wijeratne, S., Spacht, D., Denlinger, D. L., Meulia, T., & Michel, A. P. (2019). *Leveraging targeted sequencing for non-model species: A step-by-step guide to obtain a reduced SNP set and a pipeline to automate data processing in the Antarctic Midge, Belgica antarctica* (p. 772384). *BioRxiv*.
<https://doi.org/10.1101/772384>

238. Peck, L. S., Convey, P., & Barnes, D. K. A. (2006). Environmental constraints on life histories in Antarctic ecosystems: Tempos, timings and predictability. *Biological Reviews*, 81(1), 75–109. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006871>
239. Peckham, V. (1971) Notes on the chironomid midge *Belgica antarctica* Jacobs at Anvers Island in the maritime Antarctic. *Pacific Insects Monograph*, 25, 145–166.
240. Peterle, T. J. (1969). DDT in Antarctic Snow. *Nature*, 224(5219), 620–620. <https://doi.org/10.1038/224620a0>
241. Pinder, L. C. V. (1978). A key to adult males of British Chironomidae. *Scientific Publications of the Freshwater Biological Association*, 37, 1–169.
242. Place, S. P., Zippay, M. L., & Hofmann, G. E. (2004). Constitutive roles for inducible genes: Evidence for the alteration in expression of the inducible *hsp70* gene in Antarctic notothenioid fishes. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 287(2), R429–R436. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00223.2004>
243. Poinso, D., & Mercot, H. (1997). *Wolbachia* infection in *Drosophila simulans*: does the female host bear a physiological cost? *Evolution*, 51(1), 180–186. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02399.x>
244. Polishchuk, A., Kayastha, P., Kovalenko, P., Parnikoza, I., & Kaczmarek, Ł. (2023). New records of tardigrades from the Danco and Graham Coasts, the Maritime Antarctic. *Annales Zoologici*, 73(1). <https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2023.73.1.002>
245. Polishuk, V., Kostikov, I. Y., Taran, N. Y., Voitsitsky, V. M., Budzanivska, I. G., Khyzhnyak, S., & Trokhymets, V. M. (2009). The complex studying of Antarctic biota. *Ukrainian Antarctic Journal*, (8), 293–301. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.8.2009.456>
246. Potts, L. J., Gantz, J. D., Kawarasaki, Y., Philip, B. N., Gonthier, D. J., Law, A. D., Moe, L., Unrine, J. M., McCulley, R. L., Lee, R. E., Denlinger, D. L., & Teets, N. M. (2020). Environmental factors influencing fine-scale distribution of Antarctica's

- only endemic insect. *Oecologia*, 194(4), 529–539. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04714-9>
247. Prekrasna-Kviatkovska, Y., Parnikoza, I., Yerkhova, A., Stelmakh, O., Pavlovska, M., Dzyndra, M., Yarovy, O., & Dykyi, E. (2024). From acidophilic to ornithogenic: Microbial community dynamics in moss banks altered by gentoo penguins. *Frontiers in Microbiology*, 15, 1362975. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1362975>
248. Prion, S., & Haerling, K. A. (2014). Making sense of methods and measurement: Spearman-rho ranked-order correlation coefficient. *Clinical Simulation in Nursing*, 10(10), 535–536. <https://doi.org/10.1016/j.ecns.2014.07.005>
249. Protsenko, Y., Protsenko, O., Kovalenko, P., Parnikoza, I., Puhovkin, A., Svetlichny, L., Convey, P., & Kozeretska, I. (2025). New Collembola occurrence records from the western Antarctic Peninsula. *Ukrainian Antarctic Journal*, 23(1(30)), 64–89. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.1.2025.744>
250. Pugh, P. J. A. (1993). A synonymic catalogue of the Acari from Antarctica, the sub-Antarctic Islands and the Southern Ocean. *Journal of Natural History*, 27(2), 323–421. <https://doi.org/10.1080/00222939300770171>
251. Pugh, P. J. A., & Convey, P. (2008). Surviving out in the cold: Antarctic endemic invertebrates and their refugia. *Journal of Biogeography*, 35(12), 2176–2186. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01953.x>
252. Pysarenko, L., Pishniak, D., & Savenets, M. (2023). Variability of extreme precipitation in West Antarctica and its response to the Amundsen Sea Low changes. *Ukrainian Antarctic Journal*, 21(2(27)), 175–189. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.2.2023.716>
253. R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing* [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
254. Reddy, G. S. N., Matsumoto, G. I., Schumann, P., Stackebrandt, E., & Shivaji, S. (2004). Psychrophilic pseudomonads from Antarctica: *Pseudomonas antarctica* sp.

- nov., *Pseudomonas meridiana* sp. nov. and *Pseudomonas proteolytica* sp. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 54(3), 713–719. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.02827-0>
255. Rehm, E. M., Olivas, P., Stroud, J., & Feeley, K. J. (2015). Losing your edge: Climate change and the conservation value of range-edge populations. *Ecology and Evolution*, 5(19), 4315–4326. <https://doi.org/10.1002/ece3.1645>
256. Reynolds, S. K., & Ferrington, L. C. (2002). Differential Morphological Responses of Chironomid Larvae to Severe Heavy Metal Exposure (Diptera: Chironomidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 75(3), 172–184.
257. Reynolds, K. T., & Hoffmann, A. A. (2002). Male age, host effects and the weak expression or non-expression of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila* strains infected by maternally transmitted *Wolbachia*. *Genetics Research*, 80(2), 79–87. <https://doi.org/10.1017/S0016672302005827>
258. Rezende, E., Balanyà, J., Rodríguez-Trelles, F., Rego, C., Fragata, I., Matos, M., Serra, L., & Santos, M. (2010). Climate change and chromosomal inversions in *Drosophila subobscura*. *Climate Research*, 43(1), 103–114. <https://doi.org/10.3354/cr00869>
259. Richard, K. J., Convey, P., & Block, W. (1994). The terrestrial arthropod fauna of the Byers Peninsula, Livingston Island, South Shetland Islands. *Polar Biology*, 14(6). <https://doi.org/10.1007/bf00240257>
260. Rico, E., & Quesada, A. (2013). Distribution and ecology of chironomids (Diptera, Chironomidae) on Byers Peninsula, Maritime Antarctica. *Antarctic Science*, 25(2), 288–291. <https://doi.org/10.1017/s095410201200096x>
261. Rigaud, T., & Juchault, P. (1998). Sterile intersexuality in an isopod induced by the interaction between a bacterium (*Wolbachia*) and the environment. *Canadian Journal of Zoology*, 76(3), 493–499. <https://doi.org/10.1139/z97-216>
262. Říhová, J., Batani, G., Rodríguez-Ruano, S. M., Martinů, J., Vácha, F., Nováková, E., & Hypša, V. (2021). A new symbiotic lineage related to *Neisseria* and

- Snodgrassella* arises from the dynamic and diverse microbiomes in sucking lice. *Molecular Ecology*, 30(9), 2178–2196. <https://doi.org/10.1111/mec.15866>
263. Rinehart, J. P., & Denlinger, D. L. (2000). Heat-shock protein 90 is down-regulated during pupal diapause in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*, but remains responsive to thermal stress. *Insect Molecular Biology*, 9(6), 641–645. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2583.2000.00230.x>
 264. Rinehart, J. P., Hayward, S. A. L., Elnitsky, M. A., Sandro, L. H., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2006). Continuous up-regulation of heat shock proteins in larvae, but not adults, of a polar insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(38), 14223–14227. <https://doi.org/10.1073/pnas.0606840103>
 265. Ringborg, U., & Rydlander, L. (1971). Nucleolar-derived ribonucleic acid in chromosomes, nuclear sap, and cytoplasm of *Chironomus tentans* salivary gland cells. *The Journal of Cell Biology*, 51(21), 355–368. <https://doi.org/10.1083/jcb.51.2.355>
 266. Ritter, S., Michalski, S. G., Settele, J., Wiemers, M., Fric, Z. F., Sielezniew, M., Šašić, M., Rozier, Y., & Durka, W. (2013). *Wolbachia* infections mimic cryptic speciation in two parasitic butterfly species, *Phengaris teleius* and *P. nausithous* (Lepidoptera: Lycaenidae). *PLOS One*, 8(11), e78107. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078107>
 267. Rodrigues, J., Lefoulon, E., Gavotte, L., Perillat-Sanguinet, M., Makepeace, B., Martin, C., & D’Haese, C. A. (2023). *Wolbachia* springs eternal: Symbiosis in Collembola is associated with host ecology. *Royal Society Open Science*, 10(5), 230288. <https://doi.org/10.1098/rsos.230288>
 268. Rogers, A. D., Johnston, N. M., Murphy, E. J., & Clarke, A. (2012). *Antarctic Ecosystems: An Extreme Environment in a Changing World* (1st edn). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781444347241>
 269. Roland, T. P., Bartlett, O. T., Charman, D. J., Anderson, K., Hodgson, D. A., Amesbury, M. J., Maclean, I., Fretwell, P. T., & Fleming, A. (2024). Sustained

- greening of the Antarctic Peninsula observed from satellites. *Nature Geoscience*, 17(11), 1121–1126. <https://doi.org/10.1038/s41561-024-01564-5>
270. Roubaud, M. E. (1907). Diptères. In J. Charcot (Ed.), *Expédition Antarctique Française (1903–1905)* (vol. Arthropodes, pp. 11–12). Masson. [In French].
271. Rübsaamen, E. H. (1906). Chironomidae. In G. de Gomery (Ed.), *Résultats du voyage du S.Y. Belgica en 1897-1898-1899 : sous le commandement de A. de Gerlache de Gomery. Rapports scientifiques publiés aux frais du gouvernement belge, sous la direction de la Commission de la Belgica* (vol. R30–A50: Zoologie Insectes, pp. 75–85). Buschmann. [In French].
272. Ruscheweyh, H.-J., Milanese, A., Paoli, L., Sintsova, A., Mende, D. R., Zeller, G., & Sunagawa, S. (2021). mOTUs: Profiling Taxonomic Composition, Transcriptional Activity and Strain Populations of Microbial Communities. *Current Protocols*, 1(8), e218. <https://doi.org/10.1002/cpz1.218>
273. Sæther, O. A. (1980). *Glossary of Chironomid Morphology Terminology (Diptera: Chironomidae)*. Scandinavian Entomology.
274. Salmelin, J., Vuori, K., & Hämäläinen, H. (2015). Inconsistency in the analysis of morphological deformities in chironomidae (Insecta: Diptera) larvae. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 34(8), 1891–1898. <https://doi.org/10.1002/etc.3010>
275. SCAR Composite Gazetteer. (2025). *Aad.gov.au*. Retrieved 5 October 2025, from <https://data.aad.gov.au/aadc/gaz/scar/search.cfm>
276. Schulte, G. G., Elnitsky, M. A., Benoit, J. B., Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2008). Extremely large aggregations of collembolan eggs on Humble Island, Antarctica: A response to early seasonal warming? *Polar Biology*, 31(7), 889–892. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0445-9>
277. Schuster, R. M. (1969). Results of bryological field work in the Antarctic Peninsula, austral summer 1968–1969. *Antarctic Journal of the United States*, 4(4), 103–104.

278. Secretariat of the Antarctic Treaty. (2022). *Management plan for Antarctic Specially Protected Area No. 115: Lagotellerie Island, Marguerite Bay, Graham Land* (M 6). Secretariat of the Antarctic Treaty. Retrieved 5 October 2025, from <https://www.ats.aq/devph/en/apa-database/20>
279. Séguy, E. (1965). Deux nouveaux tendipedides des Iles Crozet (insectes diptères nematoceres). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris*, 37(2), 285–289.
280. Sela, R., & Halpern, M. (2022). The chironomid microbiome plays a role in protecting its host from toxicants. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 796830. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.796830>
281. Sela, R., Laviad-Shitrit, S., & Halpern, M. (2020). Changes in microbiota composition along the metamorphosis developmental stages of *Chironomus transvaalensis*. *Frontiers in Microbiology*, 11, 586678. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.586678>
282. Sela, R., Laviad-Shitrit, S., Thorat, L., Nath, B. B., & Halpern, M. (2021). *Chironomus ramosus* larval microbiome composition provides evidence for the presence of detoxifying enzymes. *Microorganisms*, 9(8), 1571. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9081571>
283. Sella, G., Bovero, S., Ginepro, M., Michailova, P., Petrova, N., Robotti, C. A., & Zelano, V. (2004). Inherited and somatic cytogenetic variability in Palearctic populations of *Chironomus riparius* Meigen 1804 (Diptera, Chironomidae). *Genome*, 47(2), 332–344. <https://doi.org/10.1139/g03-128>
284. Senderovich, Y., & Halpern, M. (2013). The protective role of endogenous bacterial communities in chironomid egg masses and larvae. *The ISME Journal*, 7(11), 2147–2158. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.100>
285. Serbus, L. R., White, P. M., Silva, J. P., Rabe, A., Teixeira, L., Albertson, R., & Sullivan, W. (2015). The impact of host diet on *Wolbachia* titer in *Drosophila*. *PLOS Pathogens*, 11(3), e1004777. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1004777>

286. Serga, S., Kovalenko, P. A., Maistrenko, O. M., Deconninck, G., Shevchenko, O., Iakovenko, N., Protsenko, Y., Susulovsky, A., Kaczmarek, Ł., Pavlovskaya, M., Convey, P., & Kozeretska, I. (2024). *Wolbachia* in Antarctic terrestrial invertebrates: Absent or undiscovered? *Environmental Microbiology Reports*, 16(6). <https://doi.org/10.1111/1758-2229.70040>
287. Serga, S. V., Maistrenko, O. M., Matiytsiv, N. P., Vaiserman, A. M., & Kozeretska, I. A. (2021). Effects of *Wolbachia* infection on fitness-related traits in *Drosophila melanogaster*. *Symbiosis*, 83(2), 163–172. <https://doi.org/10.1007/s13199-020-00743-3>
288. Serra-Tosio, B. (1982). Description du male du Belgica albipes (Séguy, 1965), n. comb., rare Chironomide microptere des Iles Crozet (Diptera). *Revue Française D'entomologie*, 4, 97–100. [In French].
289. Servia, M. J., Cobo, F., & González, M. A. (2000). Seasonal and interannual variations in the frequency and severity of deformities in larvae of *Chironomus riparius* (Meigen, 1804) and *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818) (Diptera, Chironomidae) collected in a polluted site. *Environmental Monitoring and Assessment*, 64(3), 617–626. <https://doi.org/10.1023/A:1006333808107>
290. Shapiro, S. S., & Wilk, M. B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52(3–4), 591–611. <https://doi.org/10.1093/biomet/52.3-4.591>
291. Shoemaker, D. D., Ross, K. G., Keller, L., Vargo, E. L., & Werren, J. H. (2000). *Wolbachia* infections in native and introduced populations of fire ants (*Solenopsis* spp.). *Insect Molecular Biology*, 9(6), 661–673. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2583.2000.00233.x>
292. Shropshire, J. D., Leigh, B., & Bordenstein, S. R. (2020). Symbiont-mediated cytoplasmic incompatibility: what have we learned in 50 years? *ELife*, 9, e61989. <https://doi.org/10.7554/ELIFE.61989>

293. Shui, W., Zhou, M., Maddock, S., He, T., Wang, X., & Deng, Q. (2017). A PCA-Based method for determining craniofacial relationship and sexual dimorphism of facial shapes. *Computers in Biology and Medicine*, 90, 33–49. <https://doi.org/10.1016/j.combiomed.2017.08.023>
294. Siegert, M., Atkinson, A., Banwell, A., Brandon, M., Convey, P., Davies, B., Downie, R., Edwards, T., Hubbard, B., Marshall, G., Rogelj, J., Rumble, J., Stroeve, J., & Vaughan, D. (2019). The Antarctic Peninsula under a 1.5°C global warming scenario. *Frontiers in Environmental Science*, 7, 102. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00102>
295. Simões, P., & Pascual, M. (2018). Patterns of geographic variation of thermal adapted candidate genes in *Drosophila subobscura* sex chromosome arrangements. *BMC Evolutionary Biology*, 18(1), 60. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1178-1>
296. Soares, T. A., Souza-Kasprzyk, J., de Assis Guilherme Padilha, J., Convey, P., Costa, E. S., & Torres, J. P. M. (2024). Ornithogenic mercury input to soils of Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Polar Biology*, 47(9), 891–901. <https://doi.org/10.1007/s00300-023-03162-4>
297. Søvik, G. (2002). The biology and life history of arctic populations of the littoral mite *Ameronothrus lineatus* (Acari, Oribatida). *Experimental and Applied Acarology*, 34(1–2), 3–20. <https://doi.org/10.1023/B:APPA.0000044436.80588.96>
298. Søvik, G. (2003). Observations on ovoviviparity and mixedparity mode in Arctic populations of *Ameronothrus lineatus* (Acari, Oribatida). *Acarologia*, 43(4), 393–398.
299. Spacht, D. E., Gantz, J. D., Devlin, J. J., McCabe, E. A., Lee, R. E., Denlinger, D. L., & Teets, N. M. (2021). Fine-scale variation in microhabitat conditions influences physiology and metabolism in an Antarctic insect. *Oecologia*, 197(2), 373–385. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-05035-1>
300. Specchia, V., Piacentini, L., Tritto, P., Fanti, L., D'Alessandro, R., Palumbo, G., Pimpinelli, S., & Bozzetti, M. P. (2010). Hsp90 prevents phenotypic variation by

- suppressing the mutagenic activity of transposons. *Nature*, 463(7281), 662–665.
<https://doi.org/10.1038/nature08739>
301. Stillwell, R. C., Blanckenhorn, W. U., Teder, T., Davidowitz, G., & Fox, C. W. (2010). Sex Differences in Phenotypic Plasticity Affect Variation in Sexual Size Dimorphism in Insects: From Physiology to Evolution. *Annual Review of Entomology*, 55(Volume 55, 2010), 227–245. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085500>
 302. Stillwell, R. C., & Fox, C. W. (2007). Environmental effects on sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *Oecologia*, 153(2), 273–280.
<https://doi.org/10.1007/s00442-007-0724-0>
 303. Strong, J. (1967). Ecology of terrestrial arthropods at Palmer Station, Antarctic Peninsula. *Antarctic Research Series*, 10, 357–371.
<https://doi.org/10.1029/ar010p0357>
 304. Sugg, P., Edwards, J. S., & Baust, J. (1983). Phenology and life history of *Belgica antarctica*, an Antarctic midge (Diptera: Chironomidae). *Ecological Entomology*, 8(1), 105–113. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1983.tb00487.x>
 305. Sun, Z., Sun, W., An, J., Xu, H., Liu, Y., & Yan, C. (2022). Copper and chlorpyrifos stress affect the gut microbiota of chironomid larvae (*Prosilocerus akamusi*). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 244, 114027.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2022.114027>
 306. Szopińska, M., Namieśnik, J., & Polkowska, Ż. (2017). How important is research on pollution levels in Antarctica? Historical approach, difficulties and current trends. In P. de Voogt (Ed.), *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology Volume 239* (pp. 79–156). Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/398_2015_5008
 307. Teder, T., & Tammaru, T. (2005). Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 108(2), 321–334.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13609.x>

308. Teets, N. M., Dalrymple, E. G., Hillis, M. H., Gantz, J. D., Spacht, D. E., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2020). Changes in energy reserves and gene expression elicited by freezing and supercooling in the Antarctic midge, *Belgica antarctica*. *Insects*, 11(1), 18. <https://doi.org/10.3390/insects11010018>
309. Teets, N. M., & Denlinger, D. L. (2014). Surviving in a frozen desert: Environmental stress physiology of terrestrial Antarctic arthropods. *Journal of Experimental Biology*, 217(1), 84–93. <https://doi.org/10.1242/jeb.089490>
310. Teets, N. M., Elnitsky, M. A., Benoit, J. B., Lopez-Martinez, G., Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2008). Rapid cold-hardening in larvae of the Antarctic midge *Belgica antarctica*: Cellular cold-sensing and a role for calcium. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 294(6), R1938–R1946. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00459.2007>
311. Teets, N., & Kawarasaki, Y. (2024). Cold and dehydration tolerance of *Belgica antarctica* from three distinct geographic locations. *U.S. Antarctic Program (USAP) Data Center*. <https://doi.org/10.15784/601864>
312. Teets, N. M., Kawarasaki, Y., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2011). Survival and energetic costs of repeated cold exposure in the Antarctic midge, *Belgica antarctica*: A comparison between frozen and supercooled larvae. *Journal of Experimental Biology*, 214(5), 806–814. <https://doi.org/10.1242/jeb.051912>
313. Teets, N. M., Kawarasaki, Y., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2012a). Energetic consequences of repeated and prolonged dehydration in the Antarctic midge, *Belgica antarctica*. *Journal of Insect Physiology*, 58(4), 498–505. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.11.011>
314. Teets, N. M., Kawarasaki, Y., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2013). Expression of genes involved in energy mobilization and osmoprotectant synthesis during thermal and dehydration stress in the Antarctic midge, *Belgica antarctica*. *Journal of Comparative Physiology B*, 183(2), 189–201. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0707-2>

315. Teets, N. M., Kawarasaki, Y., Potts, L. J., Philip, B. N., Gantz, J. D., Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2019). Rapid cold hardening protects against sublethal freezing injury in an Antarctic insect. *Journal of Experimental Biology*, 222(15), jeb206011. <https://doi.org/10.1242/jeb.206011>
316. Teets, N. M., Peyton, J. T., Colinet, H., Renault, D., Kelley, J. L., Kawarasaki, Y., Lee, R. E., & Denlinger, D. L. (2012b). Gene expression changes governing extreme dehydration tolerance in an Antarctic insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(50), 20744–20749. <https://doi.org/10.1073/pnas.1218661109>
317. Terauds, A., Lee, J. R., Wauchope, H. S., Raymond, B., Bergstrom, D. M., Convey, P., Mason, C., Patterson, C. R., Robinson, S. A., Van de Putte, A., Watts, D., & Chown, S. L. (2025). The biodiversity of ice-free Antarctica database. *Ecology*, 106(1), e70000. <https://doi.org/10.1002/ecy.70000>
318. Tilbrook, P. J. (1967). Arthropod ecology in the maritime Antarctic. *Antarctic Research Series*, 10, 331–356. <https://doi.org/10.1029/ar010p0331>
319. Timmis, K. N. (2002). *Pseudomonas putida*: A cosmopolitan opportunist par excellence. *Environmental Microbiology*, 4(12), 779–781. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2002.00365.x>
320. Tin, T., Hemmings, A. D., & Roura, R. (2008). Pressures on the wilderness values of the Antarctic continent. *International Journal of Wilderness*, 14(3), 7–12.
321. Torres, B. A. (1953). Sobre la existencia del *Tendipedido Belgica antarctica* Jacobs en el Archipelago Melchior. *Anales Del Museo de La Ciudad Eva Perón (Nueva Serie), Zoología*, 1, 1–22. [In Spanish].
322. Torres-Mellado, G. A., Jaña, R., & Casanova-Katny, M. A. (2011). Antarctic hairgrass expansion in the South Shetland Archipelago and Antarctic Peninsula revisited. *Polar Biology*, 34(11), 1679. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1099-6>
323. Trokhymets, V. N., Iakovenko, N. S., Kovalenko, O. S., & Dykyy, I. V. (2014). Invertebrate fauna of bryophyte communities of the Petermann Island and the adjacent

- region of the Antarctic Peninsula. *Ukrainian Antarctic Journal*, (13), 214–224. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.13.2014.229>. [In Ukrainian].
324. Tsutsui, N. D., Kauppinen, S. N., Oyafuso, A. F., & Grosberg, R. K. (2003). The distribution and evolutionary history of *Wolbachia* infection in native and introduced populations of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Molecular Ecology*, 12(11), 3057–3068. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01979.x>
 325. Tukey, J. W. (1949). Comparing individual means in the analysis of variance. *Biometrics*, 5(2), 99. <https://doi.org/10.2307/3001913>
 326. Turelli, M., & Barton, N. H. (2022). Why did the *Wolbachia* transinfection cross the road? Drift, deterministic dynamics, and disease control. *Evolution Letters*, 6(1), 92–105. <https://doi.org/10.1002/evl3.270>
 327. Turelli, M., & Hoffmann, A. A. (1995). Cytoplasmic incompatibility in *Drosophila simulans*: dynamics and parameter estimates from natural populations. *Genetics*, 140(4), 1319–1338. <https://doi.org/10.1093/genetics/140.4.1319>
 328. Turner, J., Barrand, N. E., Bracegirdle, T. J., Convey, P., Hodgson, D. A., Jarvis, M., Jenkins, A., Marshall, G., Meredith, M. P., Roscoe, H., Shanklin, J., French, J., Goose, H., Guglielmin, M., Gutt, J., Jacobs, S., Ii, M. C. K., Masson-Delmotte, V., Mayewski, P., ... Klepikov, A. (2014). Antarctic climate change and the environment: An update. *Polar Record*, 50(3), 237–259. <https://doi.org/10.1017/S0032247413000296>
 329. Usher, M. B. (1986). Further conserved areas in the maritime Antarctic. *Environmental Conservation*, 13(3), 265–266. <https://doi.org/10.1017/s0376892900036353>
 330. Usher, M. B., & Edwards, M. (1984). A dipteran from south of the Antarctic Circle: *Belgica antarctica* (Chironomidae) with a description of its larva. *Biological Journal of the Linnean Society*, 23(1), 19–31. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb00803.x>

331. Usher, M. B., & Edwards, M. (1986). The selection of conservation areas in Antarctica: An example using the arthropod fauna of Antarctic islands. *Environmental Conservation*, 13(2), 115–122. <https://doi.org/10.1017/s0376892900036705>
332. Usui, T., Lerner, D., Eckert, I., Angert, A. L., Garroway, C. J., Hargreaves, A., Lancaster, L. T., Lessard, J.-P., Riva, F., Schmidt, C., Burg, K. van der, & Marshall, K. E. (2023). The evolution of plasticity at geographic range edges. *Trends in Ecology and Evolution*, 38(9), 831–842. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.04.004>
333. Valdes, N., Soto, P., Cottet, L., Alarcon, P., Gonzalez, A., Castillo, A., Corsini, G., & Tello, M. (2015). Draft genome sequence of *Janthinobacterium lividum* strain MTR reveals its mechanism of capnophilic behavior. *Standards in Genomic Sciences*, 10(1). <https://doi.org/10.1186/s40793-015-0104-z>
334. Valz, P. D., & Thompson, M. E. (1994). Exact inference for Kendall's S and Spearman's ρ with extension to Fisher's Exact test in $r \times c$ contingency tables. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 3(4), 459–472. <https://doi.org/10.2307/1390906>
335. Van den Ende, C., White, L. T., & van Welzen, P. C. (2017). The existence and break-up of the Antarctic land bridge as indicated by both amphi-Pacific distributions and tectonics. *Gondwana Research*, 44, 219–227. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2016.12.006>
336. Van Vuuren, B. J., Lee, J. E., Convey, P., & Chown, S. L. (2018). Conservation implications of spatial genetic structure in two species of oribatid mites from the Antarctic peninsula and the scotia arc. *Antarctic Science*, 30(2), 105–114. <https://doi.org/10.1017/S0954102017000529>
337. Velasco-Castrillón, A., & Stevens, M. I. (2014). Morphological and molecular diversity at a regional scale: A step closer to understanding Antarctic nematode biogeography. *Soil Biology and Biochemistry*, 70, 272–284. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.12.016>

338. Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). Generalized linear models. In W. N. Venables & B. D. Ripley (Eds.), *Modern applied statistics with S* (pp. 183–210). Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-21706-2_7
339. Vera, M. L., Fernández-Teruel, T., & Quesada, A. (2013). Distribution and reproductive capacity of *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* on Byers Peninsula, Livingston Island, South Shetland Islands, Antarctica. *Antarctic Science*, 25(2), 292–302. <https://doi.org/10.1017/S0954102012000995>
340. Viljakainen, L., Reuter, M., & Pamilo, P. (2008). *Wolbachia* transmission dynamics in *Formica* wood ants. *BMC Evolutionary Biology*, 8(1), 55. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-55>
341. Vogt, C., Langer-Jaesrich, M., Elsässer, O., Schmitt, C., Van Dongen, S., Köhler, H.-R., Oehlmann, J., & Nowak, C. (2013). Effects of inbreeding on mouthpart deformities of *Chironomus riparius* under sublethal pesticide exposure. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 32(2), 423–425. <https://doi.org/10.1002/etc.2071>
342. Wade, M. J., & Stevens, L. (1994). The effect of population subdivision on the rate of spread of parasite-mediated cytoplasmic incompatibility. *Journal of Theoretical Biology*, 167(1), 81–87. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1994.1052>
343. Walton, D. W. H. (2013). *Antarctica: Global science from a frozen continent*. Cambridge University Press. <https://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/502129/>
344. Warwick, W. F. (1990). *The use of morphological deformities in chironomid larvae for biological effects monitoring* (vol. 173). Saskatoon: Inland Waters Directorate, National Hydrology Research Institute, National Hydrology Research Centre.
345. Werle, S. F., Klekowski, E., & Smith, D. G. (2004). Inversion polymorphism in a Connecticut River *Axarus* species (Diptera: Chironomidae): biometric effects of a triple inversion heterozygote. *Canadian Journal of Zoology*, 82(1), 118–129. <https://doi.org/10.1139/z03-227>

346. Wirth, W. W., & Gressitt, J. L. (1967). Diptera: Chironomidae (Midges)¹. *Antarctic Research Series*, 10, 197–203. <https://doi.org/10.1029/ar010p0197>
347. Wise, R. R., Pierstorff, C. A., Nelson, S. L., Bursek, R. M., Plude, J. L., McNello, M., & Hein, J. (2001). Morphological Deformities in Chironomus (Chironomidae: Diptera) Larvae as Indicators of Pollution in Lake Winnebago, Wisconsin. *Journal of Great Lakes Research*, 27(4), 503–509. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(01\)70663-6](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(01)70663-6)
348. Wood, D. E., Lu, J., & Langmead, B. (2019). Improved metagenomic analysis with Kraken 2. *Genome Biology*, 20(1), 257. <https://doi.org/10.1186/s13059-019-1891-0>
349. Worland, M. R., Grubor-Lajsic, G., & Montiel, P. O. (1998). Partial desiccation induced by sub-zero temperatures as a component of the survival strategy of the Arctic collembolan *Onychiurus arcticus* (Tullberg). *Journal of Insect Physiology*, 44(3), 211–219. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(97\)00166-2](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(97)00166-2)
350. Yevchun, H., Dykyi, E., Kozeretska, I., Fedchuk, A., Karamushka, V. and Parnikoza, I. (2021a) Minimizing tourist impact on the Argentine Islands ecosystem, Antarctic Peninsula, using visitor site guidelines approach. *Ukrainian Antarctic Journal*, (1), 98–116. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.1.2021.669>
351. Yevchun, H., Fedchuk, A., Drohushevska, I., Pnyovska, O., Chernyshenko, M., & Parnikoza, I. (2021b). The Toponymy of the Argentine Islands area, the Kyiv Peninsula (West Antarctica). *Ukrainian Antarctic Journal*, (2), 127–157. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.2.2021.683>
352. Yi, S.-X., Benoit, J. B., Elnitsky, M. A., Kaufmann, N., Brodsky, J. L., Zeidel, M. L., Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2011). Function and immuno-localization of aquaporins in the Antarctic midge *Belgica antarctica*. *Journal of Insect Physiology*, 57(8), 1096–1105. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.02.006>
353. Yoshida, M., Convey, P., Hayward, S. A. L., Lee, R. E., Denlinger, D. L., Teets, N. M., & Goto, S. G. (2025). Obligate diapause and its termination shape the life-

- cycle seasonality of an Antarctic insect. *Scientific Reports*, 15(1), 3890. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-86617-4>
354. Yoshida, M., & Goto, S. G. (2023). Thermal responses of the embryos and early instar larvae of the Antarctic midge *Belgica antarctica* (Insecta: Diptera). *Polar Biology*, 46(6), 539–544. <https://doi.org/10.1007/s00300-023-03142-8>
355. Yoshida, M., Lee, R. E., Denlinger, D. L., & Goto, S. G. (2021). Expression of aquaporins in response to distinct dehydration stresses that confer stress tolerance in the Antarctic midge *Belgica antarctica*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 256, 110928. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2021.110928>
356. Youbi, A., Zerguine, K., Houilia, A., Farfar, K., Soumati, B., Berrebbah, H., Djebbar, M. R., & Souiki, L. (2020). Potential use of morphological deformities in Chironomus (Diptera: Chironomidae) as a bioindicator of heavy metals pollution in North-East Algeria. *Environmental Science and Pollution Research*, 27(8), 8611–8620. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-07459-y>
357. Zhang, D.-C., Schumann, P., Liu, H.-C., Xin, Y.-H., Zhou, Y.-G., Schinner, F., & Margesin, R. (2010). *Arthrobacter alpinus* sp. Nov., a psychrophilic bacterium isolated from alpine soil. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 60(9), 2149–2153. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.017178-0>
358. Zhao, J., Rodriguez, J., & Martens-Habbena, W. (2023). Fine-scale evaluation of two standard 16S rRNA gene amplicon primer pairs for analysis of total prokaryotes and archaeal nitrifiers in differently managed soils. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1140487. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1140487>
359. Zhou, W., Rousset, F., & O'Neill, S. (1998). Phylogeny and PCR-based classification of Wolbachia strains using wsp gene sequences. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265(1395), 509–515. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0324>

360. Zilhão, H., Cesário, R., Vieira, G., & Canário, J. (2025). Trace elements in soils of the Antarctic ice-free areas: Insights on natural geochemical values, anthropogenic impact and possible remobilisation upon permafrost thaw. *Earth-Science Reviews*, 268, 105171. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2025.105171>

ДОДАТКИ

Додаток А

Список публікацій здобувача за темою дисертації та відомості про апробацію результатів дисертації

Наукові публікації, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації

1. **Kovalenko, P.** (2024). Chromosomal polymorphism of *Belgica antarctica* populations: possible links on ecology and geography. *Ukrainian Antarctic Journal*, 22(2), 198–218. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.2.2024.737>. Наукове фахове видання України, індексується у Scopus, Q3.

2. **Kovalenko, P.**, Serga, S., Einor, D., Gorobchyshyn, V., Trokhymets, V., Protsenko, O., & Kozeretska, I. (2022). Unsupervised learning for detection of possible sexual dimorphism in larvae of *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera, Chironomidae). *Czech Polar Reports*, 12(1), 1–14. <https://doi.org/10.5817/CPR2022-1-1>. Періодичне наукове фахове видання держави-члена ЄС, індексується у Scopus і Web of Science, Q3. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, камеральна обробка, вимірювання морфометричних параметрів, статистична обробка, інтерпретація отриманих результатів, написання, редагування та оформлення рукопису.*

3. **Kovalenko, P.**, Trokhymets, V., Parnikoza, I., Protsenko, Y., Salganskiy, O., Dzhulai, A., Dykyu, I., Nabokin, M., Kozeretska, I., & Gorobchyshyn, V. (2021). Current status of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera: Chironomidae) distribution by the data of Ukrainian Antarctic Expeditions. *Ukrainian Antarctic Journal*, (2), 76–93. <https://doi.org/10.33275/1727-7485.2.2021.679>. Наукове фахове видання України, індексується у Scopus, Q4. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, розробка концепції дослідження, камеральна обробка,*

ідентифікація видової належності, аналіз та інтерпретація результатів, підготовка додатків, написання, редагування та оформлення рукопису.

4. Ihtimanska, M. K., **Kovalenko, P. A.**, Michailova, P. V., & Parnikoza, I. Yu. (2023). Larval morphology of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae) from central part of the maritime Antarctic and deformities found in the larvae. *Zootaxa*, 5311(3), 405–416. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5311.3.5>. Періодичне наукове фахове видання держави-члена ОЕСР, індексується у Scopus і Web of Science, Q2. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, збір та фіксація зразків, визначення видової належності, проведення вимірювань морфометричних параметрів, статистична обробка, підготовка рисунків, написання, редагування та оформлення рукопису.*

5. Kozeretska, I., Serga, S., **Kovalenko, P.**, Gorobchyshyn, V., & Convey, P. (2022). *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae): A natural model organism for extreme environments. *Insect Science*, 29(1), 2–20. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12925>. Закордонне періодичне наукове фахове видання, індексується у Scopus і Web of Science, Q1. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, візуалізація, написання, редагування та оформлення рукопису.*

6. Maistrenko, O. M., Serga, S. V., **Kovalenko, P. A.**, & Kozeretska, I. A. (2023). Bacteria associated with the Antarctic endemic insect *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera Chironomidae). *Cytology and Genetics*, 57(3), 207–212. <https://doi.org/10.3103/S0095452723030064>. [Also published in Ukrainian as: *Цитологія і генетика*, 57(3), 3–9.] Наукове фахове видання України, індексується у Scopus і Web of Science, Q4. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, камеральна обробка зразків, виділення ДНК, виявлення цільових бактеріальних послідовностей методом ПЛР, участь у виконанні біоінформатичного аналізу, інтерпретація отриманих результатів, візуалізація, написання, редагування та оформлення рукопису.*

7. Michailova, P., Ilkova, J., **Kovalenko, P. A.**, Gorobchyshyn, V. A., Kozeretska, I. A., & Convey, P. (2021). External morphology of larvae of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera, Chironomidae) obtained from two locations in maritime Antarctica. *Insects*, 12(9). <https://doi.org/10.3390/insects12090792>. Періодичне наукове фахове видання держави-члена ОЕСР, індексується у Scopus і Web of Science, Q1. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, визначення видової належності, статистична обробка даних, інтерпретація отриманих результатів, візуалізація, редагування та оформлення рукопису.*

8. Michailova, P., Ilkova, J., **Kovalenko, P.**, Dzhulai, A., & Kozeretska, I. (2021). Long-term retainment of some chromosomal inversions in a local population of *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera, Chironomidae). *Czech Polar Reports*, 11(1), 16–24. <https://doi.org/10.5817/CPR2021-1-3>. Періодичне наукове фахове видання держави-члена ЄС, індексується у Scopus і Web of Science, Q3. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, ідентифікація видової належності зразків, інтерпретація отриманих результатів, візуалізація, редагування та оформлення рукопису.*

9. Michailova, P., **Kovalenko, P. A.**, Serga, S., Parnikoza, I., Kozeretska, I., & Convey, P. (2023). A chromosome map of *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera: Chironomidae) from Antarctica, including chromosome variability. *Antarctic Science*, 35(5), 328–344. <https://doi.org/10.1017/S0954102023000202>. Періодичне наукове фахове видання держави-члена ОЕСР, індексується у Scopus і Web of Science, Q2. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою роботи, збір, камеральна обробка та фіксація матеріалу, приготування препаратів слинних залоз, аналіз хромосомного поліморфізму, участь у статистичній обробці та інтерпретації результатів, візуалізація, написання, редагування та оформлення рукопису.*

10. Serga, S., **Kovalenko, P. A.**, Maistrenko, O. M., Deconninck, G., Shevchenko, O., Iakovenko, N., Protsenko, Y., Susulovsky, A., Kaczmarek, Ł., Pavlovska, M., Convey, P.,

& Kozeretska, I. (2024). *Wolbachia* in Antarctic terrestrial invertebrates: Absent or undiscovered? *Environmental Microbiology Reports*, 16(6). <https://doi.org/10.1111/1758-2229.70040>. Періодичне наукове фахове видання держави-члена ОЕСР, індексується у Scopus і Web of Science, Q1. *Особистий внесок здобувача: опрацювання наукової літератури за темою, формування набору даних для аналізу, участь у біоінформатичному аналізі, інтерпретація отриманих даних, візуалізація, написання, редагування та оформлення рукопису.*

Наукові публікації, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

1. **Коваленко, П.А.,** Серга, С.В., Горобчишин, В.А., Трохимець, В.М., Ейно́р, Д.Ю., & Козерецька, І.А. (2021). Морфометрична мінливість личинок *Belgica antarctica* (Diptera, Chironomidae) острова Пітерман. *Зоологія в сучасному світі: виклики XXI століття* (Київ, Україна, 1–3 червня, 2021; с. 80). Київ: Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: <http://mail.izan.kiev.ua/IZAN90-abstracts.pdf>. *Форма участі: усна доповідь.*

2. **Коваленко, П.А.,** Серга, С.В., Горобчишин, В.А., & Козерецька, І.А. (2021). Не дрозофілою єдиною: *Belgica antarctica* – модельний організм для вивчення механізмів пристосування до глобальних змін клімату. *VII Міжнародна конференція «Дрозофіла в експериментальній генетиці та біології»* (Одеса, Україна, 9–10 вересня, 2021; с. 36–40). Одеса: Одеський національний університет імені І. І. Мечникова. *Форма участі: усна доповідь.*

3. **Kovalenko, P.A.,** Gorobchishin, V.A., & Kozeretska, I.A. (2019). Modern genetic studies of *Belgica antarctica* (Diptera, Chironomidae) / Сучасні генетичні дослідження *Belgica antarctica* (Diptera, Chironomidae). *IX International Antarctic Conference Dedicated to the 60th anniversary of the signing of the Antarctic Treaty in the name of peace and development of international cooperation* (Kyiv, Ukraine, May 14–16, 2019; pp. 67–69). Kyiv: State Institution National Antarctic Scientific Center of Ukraine, Ministry of Education and Science of Ukraine. Збірник тез доступний онлайн за посиланням:

<http://uac.gov.ua/international-cooperation/mak/mak-2019/>. *Форма участі: усна доповідь.*

4. **Kovalenko, P.A.**, Iarovy, O.O., Gorobchyshyn, V.A., Parnikoza, I.Yu., & Kozeretska, I.A. (2023). Influence of ornithogenic environmental load on the number density of Antarctic invertebrates. *XI International Antarctic Conference dedicated to the 160th anniversary of the birth of Volodymyr Vernadsky – the first president of the Ukrainian Academy of Sciences, founder of the study of Noosphere* (Kyiv, Ukraine, May 10–12, 2023; pp. 40–41). Kyiv: State Institution National Antarctic Scientific Center of Ukraine, Ministry of Education and Science of Ukraine. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: http://uac.gov.ua/wp-content/uploads/2023/05/Book-of-Abstracts_IAC-11_2023_.pdf.

Форма участі: усна доповідь.

5. **Kovalenko, P.**, Michailova, P., Ihtimanska, M., Serga, S., Maistrenko, O., Convey, P., & Kozeretska, I. (2024). Cytogenetic features and associated microbiome of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera: Chironomidae). *22nd International Symposium on Chironomidae* (Niš, Serbia, June 17–19, 2024; p. 33). Niš: Faculty of Sciences and Mathematics, University of Niš. ISBN 978-86-6275-160-7. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: <https://isc22.mondorama-kongresi.rs/files/downloads/book-of-abstracts.pdf>. *Форма участі: усна доповідь.*

6. **Kovalenko, P.**, Michailova, P., Ilkova, J., Maistrenko, O., Einor, D., Serga, S., Protsenko, Y., Protsenko, O., Gorobchyshyn, V., Kozeretska, I., & Convey, P. (2022). *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae) as a natural model organism in Antarctica. *10th SCAR Open Science Conference “Antarctica in a Changing World”* (Online/Hyderabad, India, August 1–10, 2022; p. 599, Abstract No. 471). ISBN 978-0-948277-64-1. National Centre for Polar and Ocean Research (NCPOR), an autonomous organization under the Ministry of Earth Sciences (MoES), Government of India. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: <https://scar.org/~documents/conferences/scar-open-science-conferences/abstracts/scar-open-science-conference-2022-abstracts?layout=default>. *Форма участі: усна доповідь.*

7. **Kovalenko, P.**, Michailova, P., & Kozeretska, I. (2025). Chromosomal polymorphism of *Belgica antarctica* Jacobs, 1900 (Diptera, Chironomidae): Revealed patterns. *XII International Antarctic Conference “Antarctica at the cutting edge of planetary change”* (Kyiv, Ukraine, May 13–14, 2025; pp. 16–17). Kyiv: State Institution National Antarctic Scientific Center of Ukraine, Ministry of Education and Science of Ukraine. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: http://uac.gov.ua/wp-content/uploads/2025/05/Book-of-Abstracts_12_IAC_2025_27.05.2025.pdf. *Форма участі: усна доповідь.*

8. **Kovalenko, P.**, Serga, S., Michailova, P., Ilkova, J., Parnikoza, I., Gorobchyshyn, V., Einor, D., Protsenko, O., Protsenko, Yu., & Kozeretska, I. (2022). Antarctic midge *Belgica antarctica* (Diptera: Chironomidae): Species distribution and some genetic features. *28th International Polar Conference “Polar Regions, Climate Change and Society”* (Potsdam, Germany, 01–05 May, 2022; p. 76). Potsdam: German Society for Polar Research. ISSN 1866-3192. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: https://epic.awi.de/id/eprint/55943/1/BzPM_0762_2022.pdf. *Форма участі: публікація тез.*

9. **Kovalenko, P.A.**, Serga, S.V., Salganskiy, O.O., & Kozeretska, I.A. (2021). Analysis of mtDNA haplotypes in *Belgica antarctica* Jacobs (Diptera, Chironomidae) populations. *X International Antarctic Conference dedicated to the 25th Anniversary of raising of the National Flag of Ukraine at the Ukrainian Antarctic Akademik Vernadsky station* (Kyiv, Ukraine, May 11–13, 2021; p. 46). Kyiv: State Institution National Antarctic Scientific Center of Ukraine, Ministry of Education and Science of Ukraine. Збірник тез доступний онлайн за посиланням: <http://uac.gov.ua/wp-content/uploads/2021/05/Abstracts-X-IAC-2021.pdf>. *Форма участі: усна доповідь.*

Наукові публікації, які додатково відображають наукові результати дисертації

1. **Kovalenko, P.**, Pavlovska, M., Prekrasna-Kviatkovska, Y., Puhovkin, A., & Kozeretska, I. (2025). *The microbiome of Antarctica's endemic chironomid midge: From general microbial community to endosymbiotic bacteria*. BioRxiv. <https://doi.org/10.64898/2025.12.13.694143>. [Препринт]. *Особистий внесок здобувача: виділення ДНК, візуалізація, оформлення даних, інтерпретація отриманих результатів, написання та оформлення рукопису.*

Додаток Б

Скани дозвільних документів для відбору біологічних зразків здобувачем в Антарктиці та їхнього транспортування під час особистої участі у складі сезонних загонів УАЕ

Б.1. Скани дозволу № АР 085-21, виданого 29.12.2021 Міністерством освіти та науки України, на відбір та транспортування біологічних зразків у 2022 році



MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF UKRAINE

PERMIT

Series AP No 085-21

**for the proposed activity of the physical or juridical person
in the Antarctic Treaty area
(to the area South of 60°S)**

Valid: since January 10, 2022 till August 15, 2022

National Antarctic Scientific Center, 16, blvd. Tarasa Shevchenka, Kyiv, 01601, Ukraine, in the person of the following researcher:

Mr. Pavlo Kovalenko (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED])

to carry out biological sampling in plastic bags, Eppendorf and Falcon tubes, and glass slides for laboratory research: samples of different stages Chironomidae ontogenesis (200 items with total weight up to 1.0 kg), samples of invertebrates of terrestrial ecosystems (400 items with total weight up to 1.5 kg). Total number of samples is 600 with total weight up to 2.5 kg.

during the period from January 10, 2022 to August 15, 2022

in the Antarctic Peninsula region: ASPA 108 (Green Island, Berthelot Islands, Antarctic Peninsula), ASPA 125 (Fildes Peninsula, King George Island), ASPA 126 (Byers Peninsula, Livingston Island, South Shetland Islands), ASPA 128 (Western shore of Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands), ASPA 134 (Cierva Point and offshore islands, Danco Coast), ASPA 139 (Biscoe Point, Anvers Island, Palmer Archipelago), ASPA 140 (Parts of Deception Island, South Shetland Islands), King George Island, Deception Island, Snow Island, Greenwich Island, Smith Island, Low Island, Hurd Peninsula, Gamage Point near the USAP Palmer Station on the southwest side of Anvers Island, Yankee Harbour, Half Moon Island, Enterprise Island, Orne Harbor, Cuverville Island, Melchior Islands, Goudier Island, Gand Island, Brabant Island, Liege Island, Two Hummock Island, Hoseason Island, Christiana Island, Trinity Island, Astrolabe Island, area near González Videla Antarctic Base, Lemaire Channel, Ronge Island, Bryde Island, Wiencke Island, Wauwermans Island, Booth Island, Dannebrog Islands, Robert Island, Argentine Islands, Yalour Islands, Howgaard Island, Vedel Islands, Petermann Island, Cruls Islands, Darboux Island, Rasmussen Island, cape Tuxen, cape Perez, cape Rasmussen, Lippmann Islands, Lahille Island, Edwards Island, Mount Waugh, Prospect Point, Biscoe Islands, Detaille Island, Adelaide Island, Lagoon Island, Anchorage Island, Lagoon Island, Leonie Island, Jenny Island, Lainez Point, Antarctic Peninsula opposite Adelaide Island, Horseshoe Island, Lagotellerie Island (ASPА No 115), Cape Calmette, Alexander I Island, Marguerite Bay, Lazarev Bay, Elephant Island.

according to the 27-th Ukrainian Antarctic Expedition Research Program.

While performing planned activity, the above mentioned authorized persons should to adhere to the requests of the Protocol on Environmental Protection to the Antarctic Treaty; the Code of Conduct for activities in accordance with the Management Plan for Antarctic Specially Managed Areas (ASPAs) 108, 115, 125, 126, 128, 134, 139, 140, and Antarctic Specially Managed Area 7 “Southwest Anvers Island and the Palmer Basin”; and the general rules for the personnel of the Ukrainian Antarctic *Akademik Vernadsky* Station.

**Deputy Head of the Commission on
Applications Examination and Permits
on Carrying Out the Activity
in the Antarctic Treaty Area**



Evgen Dykyi

“29” December 2021

Б.2. Скани дозволу № АР 094/6-23, виданого 06.12.2023 Міністерством освіти та науки України, на відбір та транспортування біологічних зразків у 2023–2024 роках



MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF UKRAINE

PERMIT

Series AP No 094/6-23

**for the proposed activity of the physical or juridical person
in the Antarctic Treaty area
(to the area South of 60°S)**

Valid: since December 07, 2023 till May 01, 2024

State Institution National Antarctic Scientific Center, 16, blvd. Tarasa Shevchenka, Kyiv, 01601, Ukraine, in the person of the following researchers:

Dr. Ivan Parnikoza (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED]),
Dr. Anton Puhovkin (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED]),
Dr. Pavlo Kovalenko (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED]),
Dr. Yurii Sumaruk (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED]),
Dr. Serhii Hlotov (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED]),
Dr. Taras Peretiatko (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED]),
Mr Anatolii Andreiev (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED])

to carry out biological sampling in Falcon tubes, cryotubes, and Petri dishes for laboratory research:
frozen samples bacterioplankton on filters in cryotubes (1100 items with total weight 7.0 kg), samples of marine bacterioplankton on filters in Petri dishes (150 items with total weight 4.0 kg), frozen substrate samples from under the plants in Falcon tubes (220 items with total weight 7.5 kg); total number of samples is 1470 with total weight 18.5 kg;

with further transportation on board the Research Vessel *Noosfera* on the itinerary Punta-Arenas (Chile) – Cape Town (South Africa) – Kyiv (Ukraine)

during the period from December 07, 2023 to May 01, 2024.

Sampling area within the Antarctic Peninsula: ASPA 108 (Green Island, Berthelot Islands, Antarctic Peninsula), ASPA 125 (Fildes Peninsula, King George Island), ASPA 117 (Avian Island, Marguerite Bay), ASPA 126 (Byers Peninsula, Livingston Island, South Shetland Islands), ASPA 128 (Western shore of Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands), ASPA 133 (Harmony Point, Nelson Island, South Shetland Islands), ASPA 134 (Cierva Point and offshore islands, Danco Coast), ASPA 139 (Biscoe Point, Anvers Island, Palmer Archipelago), ASPA 140 (Parts of Deception Island, South Shetland Islands), ASPA 150 (Ardley Island, Maxwell Bay, King George Island), ASPA 177 (Léonie Islands and South-East Adelaide Island); King George Island (including Point Thomas, Keller Peninsula, vicinity of Ferraz Station), Deception Island, Snow Island, Greenwich Island, Smith Island, Low Island, Hurd Peninsula, Gamage Point near the USAP Palmer Station on the southwest side of Anvers Island, Yankee Harbour, Half Moon Island, Enterprise Island, Orne Harbor, Cuverville Island, Melchior Islands, Goudier Island, Gand Island, Brabant Island, Liege Island, Two Hummock Island, Hoseason Island, Christiana Island, Trinity Island, Astrolabe Island, area near González Videla

Antarctic Base, Paradise Bay near Argentine Almirante Brown Antarctic Station, Lemaire Channel, Ronge Island, Bryde Island, Wiencke Island, Wauwermans Island, Booth Island, Dannebrog Islands, Robert Island, Argentine Islands, Yalour Islands, Howgaard Island, Vedel Islands, Petermann Island, Cruls Islands, Darboux Island, Rasmussen Island, cape Tuxen, cape Perez, cape Rasmussen, Lippmann Islands, Biscoe Islands, Lahille Island, Edwards Island, Mount Waugh, Prospect Point, Biscoe Islands, Detaille Island, Adelaide Island, Lagoon Island, Anchorage Island, Lagoon Island, Leonie Island, Jenny Island, Lainez Point, Loubet Coast sites, Antarctic Peninsula opposite Adelaide Island, Horseshoe Island, Lagotellerie Island (ASPA No 115), Cape Calmette, Alexander I Island (including Lazarev Bay), Marguerite Bay, Lazarev Bay, Elephant Island.

In accordance with the 28-th Ukrainian Antarctic Expedition Research Program.

While performing planned activity, the above mentioned authorized persons should to adhere to the requests of the Protocol on Environmental Protection to the Antarctic Treaty; the Code of Conduct for activities in accordance with the Management Plan for Antarctic Specially Managed Areas (ASPAs) 108, 115, 117, 125, 126, 128, 133, 134, 139, 140, 150, 177, and Antarctic Specially Managed Area 7 “Southwest Anvers Island and the Palmer Basin”; and the general rules for the personnel of the Ukrainian Antarctic *Akademik Vernadsky* Station.

**Deputy Head of the Commission on
Applications Examination and Permits
on Carrying Out the Activity
in the Antarctic Treaty Area**



Evgen Dykyi

“06” December 2023

Б.3. Скан дозволу № АР 098-24, виданого 11.03.2024 Міністерством освіти та науки України, на відбір зразків на о. Крістін (архіпелаг Палмера) та транспортування у 2024 році



MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF UKRAINE

PERMIT

Series AP No 098-24

**for the proposed activity of the physical or juridical person
in the Antarctic Treaty area
(to the area South of 60°S)**

Valid: March 11, 2024 till May 01, 2024

National Antarctic Scientific Center, 16, blvd. Tarasa Shevchenka, Kyiv, 01601, Ukraine, in the person of the following researchers:

Dr. Ivan Parnikoza (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED]),
Dr. Anton Puhovkin (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED]),
Dr. Pavlo Kovalenko (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED]),
Dr. Serhii Kadurin (citizen of Ukraine, passport [REDACTED], expiration date [REDACTED]),

to carry out biological and geological samples in plastic bags, Eppendorf and Falcon tubes for laboratory research:

samples of herbarium and alive Antarctic vascular plants (10 items with total weight 0.1 kg), samples of bryophytes and lichens (20 items with total weight 1.0 kg), samples of invertebrates of terrestrial ecosystems (10 items with total weight 0.1 kg), samples of invertebrates of freshwater ecosystems (5 items with total weight 0.3 kg), samples of the rock surface layer (10 items with total weight 2.0 kg).

Total number of samples is 55 with total weight 3.5 kg.

The above-mentioned persons were also granted the permit for using a drone for the purpose of scientific monitoring within the designated areas, as well as for transplant plants that were taken from nature and propagated at the station.

during the period from March 11, 2024 to May 01, 2024

in the Antarctic Peninsula area: Christine Island and nearest islands (Arthur Harbour, Anvers Island)

according to the 28-th Ukrainian Antarctic Expedition Research Program.

While performing planned activity, the above-mentioned authorized persons should to adhere to the requests of the Protocol on Environmental Protection to the Antarctic Treaty; the Code of Conduct for activities in accordance with the Antarctic Specially Managed Area 7 "Southwest Anvers Island and the Palmer Basin".

**Deputy Head of the Commission on
Applications Examination and Permits
on Carrying Out the Activity
in the Antarctic Treaty Area**

"11" March 2024



Evgen Dykyi

Додаток В

Опис локалітетів, де було зібрано личинок IV віку *Belgica antarctica* для дослідження хромосомного поліморфізму

Назва локалітету	Код зразка	Опис локалітету
О. Вінке	WI2020	Угруповання килимового моху <i>Sanionia</i> sp. Низький рівень орнітогенного впливу.
Безіменний острів поблизу мису Стернек	B1105	Угруповання килимового моху <i>Sanionia georgicouncinata</i> . Низький рівень орнітогенного впливу.
О. Бут	B1109	Угруповання місць годівлі та гніздування <i>Larus dominicanus</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Colobanthus quitensis</i> , <i>Prasiola crispa</i> , невизначені Lichenes, пір'я, мушлі лімпетів. Високий рівень орнітогенного впливу.
О. Піквік	B1039	Угруповання килимового моху <i>Sanionia georgicouncinata</i> . Низький рівень орнітогенного впливу.
Мут-Пойнт	B1316	Матеріал зі старого закинутого гнізда <i>Chionis albus</i> : <i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Ceratodon purpureus</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> . Середній рівень орнітогенного впливу.

О. Гадіндез	Gal1	Угрупування кущистих, листуватих лишайників та мохових куртин <i>Cratoneuropsis relaxa</i>, <i>Bryum pseudotriquetrum</i>, <i>Pohlia cruda</i>, <i>Sanionia georgicouncinata</i>. Низький рівень орнітогенного впливу.
О. Гадіндез	Gal2	Угрупування килимового моху <i>Sanionia georgicouncinata</i>. Високий рівень орнітогенного впливу – поруч розташована гніздова територія колонії <i>Pygoscelis papua</i>.

Додаток Г

Дані щодо популяцій *Belgica antarctica*, висвітлені в Kovalenko (2024), для яких було проведено аналіз хромосомного поліморфізму в рамках дисертаційної роботи (збори 2020 та 2022 років), а також за використаними літературними джерелами (Martin, 1962; Atchley & Davis, 1979)

Назва локалітету	Код зразків	Рік збору	Широта ¹	Довгота ¹	Розмір вибірки	Рівні орнітогенного впливу	Показник типу субстрату	Гніздовий матеріал: так (1) / ні (0)
Безіменний острів поблизу мису Стернек	B1105	2022	-64,047706°	-61,014187°	25	1	4	0
О. Бут	B1109	2022	-65,066675°	-64,014096°	20	3	6	1
О. Піквік	B1039	2022	-65,484316°	-65,642274°	25	1	4	0
Мут-Пойнт	B1316	2022	-65,203826°	-64,075375°	29	2	6	1
О. Галіндез	Gal1	2022	-65,247278°	-64,250111°	35	1	4	0
О. Галіндез	Gal2	2022	-65,247861°	-64,243500°	31	3	4	0
О. Вінке	WI2020	2020	-64,829070°	-63,488680°	8	НД	4	0
Станція імені Гонсалеса Відели	GVB1962 ²	1962 ⁴	-64,823954°	-62,857077°	81	НД	НД	НД
О. Корморант	AA1 ³	1974/1975	-64,793763°	-63,966527°	58	НД	3	НД
О. Лімітроф	AC1 ³	1974/1975	-64,794019°	-64,001519°	66	НД	3	НД
О. Герміт	AE1 ³	1974/1975	-64,799923°	-64,025653°	63	НД	1	НД
О. Крістін (стара назва Айкс)	AF1 ³	1974/1975	-64,794388°	-64,031863°	44	НД	3	НД
О. Шорткат	AG1 ³	1974/1975	-64,783146°	-64,042521°	49	НД	1	НД
О. Шорткат	AG2 ³	1974/1975	-64,783146°	-64,042521°	77	НД	1	НД
Бонапарт-Пойнт	AJ1 ³	1974/1975	-64,777182°	-64,061910°	93	НД	4	НД
Бонапарт-Пойнт	AJ3 ³	1974/1975	-64,777182°	-64,061910°	82	НД	4	НД
Бонапарт-Пойнт	AJ4 ³	1974/1975	-64,777182°	-64,061910°	64	НД	3	НД

О. Амслер (Норсел-Пойнт)	AM1 ³	1974/1975	-64,760340°	-64,091179°	55	НД	1	НД
О. Амслер (Норсел-Пойнт)	AM5 ³	1974/1975	-64,760340°	-64,091179°	72	НД	5	НД
О. Амслер (Норсел-Пойнт)	AM6 ³	1974/1975	-64,760340°	-64,091179°	68	НД	4	НД
О. Літчфілд	AO1 ³	1974/1975	-64,770497°	-64,092880°	70	НД	3	НД
О. Літчфілд	AO4 ³	1974/1975	-64,770497°	-64,092880°	66	НД	4	НД
О. Літчфілд	AO5 ³	1974/1975	-64,770497°	-64,092880°	62	НД	2	НД
О. Літчфілд	AO6 ³	1974/1975	-64,770497°	-64,092880°	101	НД	3	НД
О. Штрандтман	AP1 ³	1974/1975	-64,779984°	-64,098849°	43	НД	2	НД
Порт-Локрой, о. Гоудіє	EA1 ³	1974/1975	-64,825087°	-63,494142°	49	НД	2	НД

Примітки:

¹ – координати локалітетів, у яких проводили збір матеріалу Martin (1962) та Atchley and Davis (1979), визначено приблизно за наданою в їхніх роботах інформацією та картографічними даними;

² – проаналізовано Martin (1962);

³ – проаналізовано Atchley and Davis (1979);

⁴ – вказано рік публікації, оскільки в оригінальній роботі він не вказаний; враховуючи, що збір з цього локалітету проводили ті ж люди, що й у Wirth and Gressitt (1967), найімовірніше, зразки датуються 1960 або 1961 роками.

Додаток Д

Інформація щодо місць збору та типу зразків, використаних для аналізу мікробіому *Belgica antarctica* в рамках виконання дисертаційної роботи

Локалітет, рік збору	Тип зразків	К-ть зразків (к-ть особин)	Метод детекції
Г. Демарія, 2012	Фіксовані у 96% етиловому спирті комахи, зібрані учасниками УАЕ	5 (5)	ПЛР
Мис Туксен, 2012	Фіксовані у 96% етиловому спирті комахи, зібрані учасниками УАЕ	5 (5)	ПЛР
Едж-Гіл, 2019	Фіксовані у 96% етиловому спирті комахи, зібрані учасниками УАЕ	5 (5)	ПЛР
О. Галіндез, 2019	Фіксовані у 96% етиловому спирті комахи, зібрані учасниками УАЕ	11 (11)	ПЛР
О. Галіндез, 2023	Фіксовані у 96% етиловому спирті та розчині DNA/RNA Shield комахи, зібрані учасниками УАЕ	33 (330)	Штрихкодування ДНК
Расмусен- Пойнт, 2020	Фіксовані у 96% етиловому спирті комахи, зібрані учасниками УАЕ	5 (5)	ПЛР
О. Фанфари, 2020	Фіксовані у 96% етиловому спирті комахи, зібрані учасниками УАЕ	5 (5)	ПЛР

О. Великий Ялур, 2020	Фіксовані у 96% етиловому спирті комахи, зібрані учасниками УАЕ	8 (8)	ПЛР
Околиці станції «Палмер», 2010	Публічні архіви NCBI; Teets et al., 2012b	9 (180)	NCBI- класифікатор, профайлери mOTU3 та Kraken2
Околиці станції «Палмер», 2011	Публічні архіви NCBI; Kelley et al., 2014	1 (1)	NCBI- класифікатор, профайлери mOTU3 та Kraken2
О. Дрім, невідомий	Публічні архіви NCBI; Pavinato et al., 2019	12 (12)	NCBI- класифікатор, профайлери mOTU3 та Kraken2
О. Хамбл, невідомий	Публічні архіви NCBI; Pavinato et al., 2019	12 (12)	NCBI- класифікатор, профайлери mOTU3 та Kraken2

Додаток Е

Зразок запиту до ресурсу генеративного штучного інтелекту ChatGPT (OpenAI, GPT-4) з метою мовного та стилістичного редагування тексту

Потрібно уважно перевірити ось цей фрагмент тексту дисертації:

{фрагмент рукопису, який перевіряється}

на наявність одруківок (пропущені чи зайві розділові знаки, букви, пробіли тощо), випадкових граматичних, синтаксичних чи стилістичних помилок тощо. Крім того, слід вказати словосполучення чи речення, які не дуже вдало побудовані й можуть бути складними для розуміння читачеві. Звертаю увагу на те, що зазначений фрагмент тексту має відповідати сучасним (2026 рік) правилам українського правопису й екологічній науковій термінології. Усі свої правки обов'язково познач: закресленим шрифтом – ті фрагменти рукопису, які ти пропонуєш видалити, а жирним – те, що ти пропонуєш додати або замінити. Це важливо, оскільки я кожную твою пропозицію чи зауваження буду розглядати окремо. Використовуй максимальні свої можливості.

Додаток Ж

Дані щодо зразків наземних безхребетних, зібраних учасниками УАЕ та проаналізованих у рамках виконання дисертаційної роботи, де було виявлено *Belgica antarctica*. Умовні позначки в таблиці: Я – кладки яєць, Л – личинки, П – лялечки, I♂ – імаго самці, I♀ – імаго самиці, ІН – імаго, для яких не було визначено статі. Розшифрування аббревіатур у колонці «збирач»: КП – Коваленко Павло (здобувач), ГС – Глотов Сергій, ДА – Джулай Артем, ДІ – Дикий Ігор, ДМ – Дзиндра Марта, ЄС – Єрмоленко Сергій, НМ – Набокін Михайло, ПА – Пуговкін Антон, ПІ – Парнікоза Іван, СО – Салганський Олександр, ТВ – Ткаченко Вадим, ТрВ – Трохимець Владлен

Локалітет	Широта, °	Довгота, °	Збирач	Дата	Кількість <i>B. antarctica</i>						Субстрат
					Я	Л	П	I♂	I♀	ІН	
Безіменний острів 1, о-ви Крулс	-65,19675	-64,538667	ТрВ	02.02.2008		24					<i>Sanionia</i> sp.
Безіменний острів 2, о-ви Крулс	-65,189217	-64,542567	КП	17.03.2024		93					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Безіменний острів 2, о-ви Крулс	-65,190317	-64,537333	ТрВ	02.02.2008		4					<i>Sanionia</i> sp.
Безіменний острів 1 поруч з о. Ентерпрайз	-64,55345	-61,99451	ПІ	07.02.2020		138		1			<i>Sanionia</i> sp.
Безіменний острів 2 поруч з о. Ентерпрайз	-64,54022	-61,983385	ПІ	01.02.2020		1					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : невизначені Bryophyta
Бенден-Хед	-64,764727	-62,696712	ПІ	24.01.2022		233		2	1		<i>Sanionia</i> sp.
Бенден-Хед	-64,764837	-62,696318	ПІ	24.01.2022		80					<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Brachythecium austrosalebrosus</i> , <i>Deschampsia antarctica</i>
Г. Демарія	-65,281398	-64,100804	ПА	03.03.2024		1					<i>Andreaea</i> sp.
Г. Демарія	-65,282435	-64,1	СО	05.03.2012		47	4	8	4		<i>Sanionia</i> sp.

Грін-Пойнт, п-ів Пефаур	-64,40824	-61,51831	ПІ	30.01.2020		1					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
Едж-Гіл	-65,238056	-64,07	ДІ	20.12.2019		12	3	57	6		<i>Sanionia</i> sp.
Мис Гарсія	-65,73547	-64,6311	ПІ	07.02.2020		14					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
Мис Евенсен, п-ів Стрешер - навпроти о. Марі	-66,143998	-65,726981	ПІ	09.03.2020		10					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
Мис Перес	-65,404488	-64,099354	КП	21.12.2023	1	1		5	1		гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Colobanthus quitensis</i>
Мис Перес	-65,407567	-64,097567	КП	08.02.2024		19					<i>Polytrichum strictum</i>
Мис Перес	-65,407583	-64,09755	КП	08.02.2024		1					<i>Brachythecium austroglareosum</i>
Мис Перес	-65,4076	-64,097567	КП	08.02.2024		3					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Мис Перес	-65,408961	-64,08682	КП	14.03.2022		20					<i>Sanionia</i> sp.
Мис Перес	-65,40943	-64,084269	КП	08.02.2024		5		62	12		<i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Pohlia</i> sp., <i>Ceratodon</i> sp., <i>Bryum</i> sp.
Мис Перес	-65,40413	-64,1	ТрВ	25.02.2020		6					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
Мис Перес	-65,404133	-64,099867	ТрВ	06.01.2008		3					<i>Sanionia</i> sp.
Мис Перес	-65,40773	-64,09725	ТрВ	25.02.2020		96					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp.
Мис Стернек – острів навпроти 1	-64,047636	-61,013726	ПІ	21.01.2022		62					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Мис Стернек – острів навпроти 1	-64,047694	-61,014194	ПІ	21.01.2022		22					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Мис Стернек – острів навпроти 1	-64,047706	-61,014187	ПІ	21.01.2022		40			1		<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Мис Стернек – острів навпроти 1	-64,047731	-61,014476	ПІ	21.01.2022		71		2			<i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>

Мис Стернек - острів навпроти 2	-64,049808	-61,005671	ПІ	21.01.2022		46					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
Мис Туксен	-65,266792	-64,117186	ЄС	24.02.2025		1					<i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,267131	-64,116581	ЄС	03.02.2025		71	1	36	8		<i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,267576	-64,116396	ЄС	24.02.2025		5	1				<i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,26797	-64,11759	ЄС	24.02.2025		7					<i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,268	-64,11593	ЄС	24.02.2025		2					<i>Bryum</i> sp., <i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,26805	-64,11849	ЄС	24.02.2025		9					<i>Polytrichum strictum</i>
Мис Туксен	-65,26806	-64,11696	ЄС	24.02.2025		1					<i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,26824	-64,11623	ЄС	24.02.2025		5					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,26832	-64,11551	ЄС	24.02.2025		6					<i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,2688	-64,11593	ЄС	24.02.2025		3	8				<i>Bryum</i> sp.
Мис Туксен	-65,268196	-64,116186	КП	17.02.2022		63					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Bryum</i> sp.
Мис Туксен	-65,26864	-64,119076	КП	17.02.2022		18					<i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Andreaea</i> sp.
Мис Туксен	-65,268692	-64,120331	КП	17.02.2022		122					<i>Prasiola crispa</i>
Мис Туксен	-65,269133	-64,123833	КП	31.12.2023		30				30	<i>Deschampsia antarctica</i>
Мис Туксен	-65,269217	-64,124183	КП	31.12.2023		30					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
Мис Туксен	-65,269233	-64,124317	КП	31.12.2023				50			<i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Prasiola crispa</i>
Мис Туксен	-65,269233	-64,124317	КП	31.12.2023		30				30	<i>Prasiola crispa</i> , <i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,267667	-64,116583	СО	17.02.2021		30		7	10		<i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,268139	-64,116083	СО	05.02.2021		17		12	5		<i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,26704	-64,11596	ТрВ	07.03.2020		71					<i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,26766	-64,11593	ТрВ	07.03.2020		27					<i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,26766	-64,11593	ТрВ	07.03.2020		92					<i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sanionia</i> sp.
Мис Туксен	-65,26925	-64,12405	ТрВ	30.11.2007		8					<i>Sanionia</i> sp.

Мут-Пойнт	-65,20355	-64,07622	ЄС	20.02.2025		3			1		<i>Polytrichum strictum</i>
Мут-Пойнт	-65,20357	-64,07514	ЄС	20.02.2025		2					<i>Sanionia</i> sp.
Мут-Пойнт	-65,20358	-64,07625	ЄС	17.01.2025				13	4		<i>Sanionia</i> sp.
Мут-Пойнт	-65,203667	-64,076147	КП	10.03.2022		18					затоплена <i>Sanionia</i> sp.
Мут-Пойнт	-65,203826	-64,075375	КП	10.02.2022		79					гніздовий матеріал <i>Chionis albus</i> : <i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Ceratodon purpureus</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
Мут-Пойнт	-65,20383	-64,075379	КП	10.03.2022		55					<i>Bryum</i> sp.
Мут-Пойнт	-65,203833	-64,075389	КП	26.01.2022		29					<i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Ceratodon purpureus</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
Оаза бухти Жирап	-65,138483	-64,001083	КП	14.03.2024		36					<i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Brachythecium austrosalebrosus</i> , <i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Andreaea</i> sp.
О. Блакитноокий (навпроти о. Ноб)	-65,20616	-64,31178	ТрВ	22.02.2020		41					<i>Sanionia</i> sp.
О. Блек	-65,247613	-64,280646	КП	25.01.2022		195					<i>Sanionia</i> sp.
О. Блек	-65,25771	-64,2831	КП	12.02.2022		79					<i>Cratoneuropsis relaxa</i> , <i>Syntrichia</i> sp.
О. Блек	-65,257725	-64,278795	КП	06.03.2022		3	1	2			<i>Sanionia</i> sp., <i>Bryum</i> sp.
О. Блек	-65,2581	-64,28178	КП	12.02.2022		23					<i>Cratoneuropsis relaxa</i> , <i>Syntrichia</i> sp.
О. Блек	-65,25768	-64,2835	ТрВ	27.02.2020		31					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Prasiola crispa</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , пір'я пінгвінів, шерсть морських котиків, мушлі лімпетів
О. Блек	-65,257683	-64,278683	ТрВ	05.05.2007		15					<i>Sanionia</i> sp.
О. Блек	-65,257867	-64,283583	ТрВ	05.05.2007		21					<i>Sanionia</i> sp.

О. Блек	-65,25789	-64,28462	ТрВ	27.02.2020		5					<i>Sanionia</i> sp.
О. Блек	-65,25834	-64,28212	ТрВ	27.02.2020		29					<i>Sanionia</i> sp.
О. Блек	-65,25845	-64,27818	ТрВ	27.02.2020		62					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Prasiola crispa</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , пір'я пінгвінів, шерсть морських котиків, мушлі лімпетів
О. Бондарчука (Бархани)	-65,23925	-64,316067	КП	03.03.2024		6					<i>Prasiola crispa</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Бондарчука (Бархани)	-65,239283	-64,31605	КП	03.03.2024		3					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Бондарчука (Бархани)	-65,240556	-64,305222	СО	22.02.2021		66		1	1		<i>Sanionia</i> sp.
О. Бондарчука (Бархани)	-65,241217	-64,306433	ТрВ	30.01.2008		18					<i>Sanionia</i> sp.
О. Бондарчука (Бархани)	-65,24183	-64,30059	ТрВ	12.02.2020		21					<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Бондарчука (Бархани)	-65,24183	-64,30059	ТрВ	12.02.2020		10					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Брайд	-64,843358	-63,107226	ПІ	24.01.2022		1	1	1			<i>Sanionia</i> sp.
О. Брайд	-64,874311	-62,929187	ПІ	24.01.2022		43	1				<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Брайд	-64,87614	-62,92574	ПІ	02.02.2020		9					<i>Sanionia</i> sp.
О. Бут	-65,06654	-64,01621	ЄС	17.11.2024		1		1			<i>Sanionia</i> sp.
О. Бут	-65,06654	-64,01621	ЄС	17.11.2024		5					<i>Sanionia</i> sp.
О. Бут	-65,06657	-64,01624	ЄС	17.11.2024		4					<i>Sanionia</i> sp.
О. Бут	-65,06658	-64,01612	ЄС	17.11.2024		32	3	1	1		<i>Sanionia</i> sp.
О. Бут	-65,06666	-64,0158	ЄС	18.12.2024		121					<i>Sanionia</i> sp.
О. Бут	-65,0659	-64,03445	КП	24.01.2024	7	8	1	73	14		<i>Sanionia</i> sp.
О. Бут	-65,066609	-64,013559	КП	26.01.2022		8					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>

О. Бут	-65,066675	-64,014096	КП	26.01.2022		46					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Colobanthus quitensis</i> , <i>Prasiola crispa</i> , невизначені Lichenes, пір'я, мушлі лімпетів
О. Бут	-65,066722	-64,015806	КП	26.01.2022		20					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Colobanthus quitensis</i> , <i>Prasiola crispa</i> , <i>Usnea antarctica</i> , пір'я, мушлі лімпетів
О. Бут	-65,066767	-64,015333	КП	26.01.2022		75		1	1		гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Бут	-65,06678	-64,015283	КП	26.01.2022		26		1			гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Бут	-65,066884	-64,013041	КП	26.01.2022		45	1	2	1		гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Бут	-65,066896	-64,015036	КП	26.01.2022				3			<i>Sanionia</i> sp.
О. Бут	-65,067383	-64,0157	КП	12.02.2024	1	16		2	1		<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
О. Бут	-65,064956	-64,022743	ПІ	26.01.2022		5					<i>Sanionia</i> sp.
О. Бут	-65,067385	-64,015142	ПІ	26.01.2022		68					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Бут	-65,0637	-64,04305	ТрВ	16.12.2007		11	2				<i>Sanionia</i> sp.
О. Бут	-65,064233	-64,040033	ТрВ	16.12.2007		58					<i>Sanionia</i> sp.
О. Бут	-65,06597	-64,03436	ТрВ	18.02.2020		1					<i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta
О. Бут	-65,06597	-64,03436	ТрВ	18.02.2020		1					<i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta

О. Бут	-65,06666	-64,02345	ТрВ	18.02.2020		64					гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i>
О. Бут	-65,06668	-64,03418	ТрВ	18.02.2020		94					<i>Sanionia</i> sp.
О. Великий Ялур	-65,233611	-64,159722	ДІ	14.01.2020		17		109	63		<i>Sanionia</i> sp.
О. Великий Ялур	-65,23396	-64,16233	ЄС	26.11.2024		41		11	1		гніздовий матеріал <i>Stercorarius antarcticus</i>
О. Великий Ялур	-65,236641	-64,162324	ЄС	14.12.2024		103					<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Великий Ялур	-65,233605	-64,159767	КП	26.01.2022		22					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Великий Ялур	-65,233633	-64,161324	КП	19.02.2022		2					гніздовий матеріал <i>Stercorarius antarcticus</i> : <i>Sanionia</i> sp., <i>Usnea antarctica</i>
О. Великий Ялур	-65,233693	-64,161085	КП	19.02.2022		30					гніздовий матеріал <i>Stercorarius antarcticus</i> : <i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Великий Ялур	-65,233783	-64,161817	КП	09.02.2024		35					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Великий Ялур	-65,233783	-64,161817	КП	23.12.2023		30					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Великий Ялур	-65,233833	-64,162	КП	23.12.2023				50	50		<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Великий Ялур	-65,233833	-64,162	КП	09.02.2024		9					<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Великий Ялур	-65,233833	-64,162	КП	23.12.2023		30	30			30	<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Великий Ялур	-65,2344	-64,1604	КП	09.02.2024		53	1				<i>Prasiola crispa</i>
О. Великий Ялур	-65,234495	-64,158422	КП	25.01.2022		13					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Великий Ялур	-65,234687	-64,161547	КП	25.01.2022		48					<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Великий Ялур	-65,234913	-64,157304	КП	25.01.2022		50		1			<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Великий Ялур	-65,23531	-64,160072	КП	19.02.2022		52					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Bryum</i> sp.
О. Великий Ялур	-65,23384	-64,16171	ТрВ	21.03.2020		163					<i>Sanionia</i> sp.
О. Великий Ялур	-65,235294	-64,160293	ТрВ	10.06.2007		3					<i>Sanionia</i> sp.
О. Великий Ялур	-65,235294	-64,160293	ТрВ	14.08.2007		1					<i>Sanionia</i> sp.
О. Великий Ялур	-65,235294	-64,160293	ТрВ	14.08.2007		1					<i>Sanionia</i> sp.
О. Великий Ялур	-65,235294	-64,160293	ТрВ	17.07.2007		1					<i>Sanionia</i> sp.
О. Великий Ялур	-65,235294	-64,160293	ТрВ	28.01.2008		90					<i>Sanionia</i> sp.

О. Великий Ялур	-65,23532	-64,15876	ТрВ	21.03.2020		61					<i>Sanionia</i> sp.
О. Великий Ялур	-65,2355	-64,15576	ТрВ	21.03.2020		129					<i>Sanionia</i> sp.
О. Великий Ялур	-65,23661	-64,16174	ТрВ	21.03.2020		89					<i>Sanionia</i> sp.
О. Вінке	-64,82907	-63,48868	ДА	03.02.2020		52					<i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Prasiola crispa</i>
О. Вінке	-64,8293	-63,49536	ДА	03.02.2020		30					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Вінке	-64,829467	-63,489517	ДА	29.01.2020		25					<i>Prasiola crispa</i>
О. Вінтер	-65,24751	-64,26241	ЄС	24.11.2024		5					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Вінтер	-65,24776	-64,26707	ЄС	24.11.2024		63	28	2			гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Вінтер	-65,24786	-64,26496	ЄС	24.11.2024		116					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Вінтер	-65,24793	-64,2607	ЄС	24.11.2024		120					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Вінтер	-65,248343	-64,261022	КП	13.02.2022		1					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Вінтер	-65,248428	-64,26385	КП	13.02.2022		6					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Вінтер	-65,249443	-64,257587	КП	13.02.2022		2					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Вінтер	-65,249843	-64,259009	КП	17.02.2022		5					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Вінтер	-65,250796	-64,256582	КП	13.02.2022		12					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Вінтер	-65,247222	-64,255667	СО	13.02.2021		2					<i>Sanionia</i> sp.
О. Вінтер	-65,247472	-64,258722	СО	19.01.2021		27					<i>Sanionia</i> sp.
О. Вінтер	-65,247806	-64,265361	СО	03.03.2021		3					<i>Sanionia</i> sp.
О. Вінтер	-65,247833	-64,267917	СО	15.01.2021		4					<i>Sanionia</i> sp.
О. Вінтер	-65,2475	-64,26195	ТрВ	18.03.2020		46					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp.
О. Вінтер	-65,24812	-64,26412	ТрВ	18.03.2020		3					<i>Prasiola crispa</i>
О. Вінтер	-65,248667	-64,270233	ТрВ	12.02.2020		19					<i>Sanionia</i> sp.

О. Вінтер	-65,24949	-64,27259	ТрВ	12.02.2020		3					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Вісімка	-65,22268	-64,21041	ЄС	19.12.2024		11					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Вісімка	-65,22473	-64,21053	ЄС	19.12.2024		4					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Вісімка	-65,22486	-64,21024	ЄС	19.12.2024		9					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Вісімка	-65,225733	-64,209367	КП	20.02.2024		7					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Вісімка	-65,225733	-64,209367	КП	20.02.2024		9					<i>Bartramia patens</i>
О. Вісімка	-65,22575	-64,20935	КП	20.02.2024		5					<i>Andreaea regularis</i>
О. Вісімка	-65,2258	-64,20905	КП	20.02.2024		6					<i>Sanionia uncinata</i> , <i>Brachythecium austrosalebrosum</i>
О. Вісімка	-65,225833	-64,209333	КП	30.12.2023		30					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Вісімка	-65,225861	-64,209371	КП	15.02.2022		4					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Вісімка	-65,225883	-64,209217	КП	30.12.2023		30	30			30	<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Вісімка	-65,225883	-64,210017	КП	16.12.2023		17	24	14	1		<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Вісімка	-65,225917	-64,2101	КП	20.02.2024	4	36		1	1		<i>Bryum pallescens</i>
О. Вісімка	-65,225917	-64,2101	КП	20.02.2024		43					<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Вісімка	-65,225917	-64,2101	КП	20.02.2024		24					<i>Sanionia</i> sp.
О. Вісімка	-65,225917	-64,2101	КП	30.12.2023		30					<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Вісімка	-65,225983	-64,20925	КП	30.12.2023		30					<i>Prasiola crispa</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Вісімка	-65,22571	-64,20998	ТрВ	18.02.2020		9					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,246096	-64,249328	ГС	22.04.2022		7					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,247821	-64,249694	ГС	15.04.2022		132					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,247865	-64,250573	ГС	18.04.2022		28					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,247819	-64,243342	ДІ	25.12.2019		15		98	30		<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,248333	-64,238889	ДІ	25.12.2019		1		3			<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,24491	-64,25635	ЄС	29.11.2024		14	1		1		гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>

О. Галіндез	-65,24519	-64,25719	ЄС	29.11.2024		12					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Галіндез	-65,24628	-64,25309	ЄС	23.11.2024		12					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Галіндез	-65,24695	-64,24422	ЄС	30.11.2024		5					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Галіндез	-65,24739	-64,24316	ЄС	26.11.2024		8	1				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Галіндез	-65,24745	-64,25272	ЄС	23.11.2024		59					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Галіндез	-65,24794	-64,24473	ЄС	02.01.2025		37		1			гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Галіндез	-65,244833	-64,255783	КП	29.02.2024		65					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Галіндез	-65,244833	-64,255783	КП	26.12.2023		30				30	<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,24491	-64,25566	КП	17.02.2022		51					відмерла <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Галіндез	-65,244915	-64,255659	КП	17.02.2022		168					<i>Prasiola crispa</i> , відмерла <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,244916	-64,2555	КП	17.02.2022		11					відмерла <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Галіндез	-65,245002	-64,253127	КП	06.02.2022		91			2		<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,245321	-64,254276	КП	01.02.2022	2	310	1	2			<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Ceratodon purpureus</i> , <i>Prasiola crispa</i>
О. Галіндез	-65,245367	-64,250649	КП	08.02.2022		144					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,245417	-64,255467	КП	29.02.2024		61					<i>Prasiola crispa</i>
О. Галіндез	-65,245417	-64,255467	КП	26.12.2023		30	30			30	<i>Prasiola crispa</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,245454	-64,251257	КП	01.02.2022		13	1	65	14		відмерлий <i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,24558	-64,250758	КП	17.02.2022		87	3				<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,245613	-64,250395	КП	07.02.2022		146					відмерлий <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Prasiola crispa</i>

О. Галіндез	-65,24579	-64,25751	КП	10.02.2022		1					гніздовий матеріал <i>Chionis albus</i> : <i>Sanionia</i> sp., <i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Polytrichum strictum</i> , пір'я, падаль
О. Галіндез	-65,246035	-64,248037	КП	17.02.2022		33					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,246057	-64,248947	КП	24.01.2022		2					<i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,246077	-64,249625	КП	13.01.2022		50					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,246086	-64,249568	КП	13.01.2022		3					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,24628	-64,249016	КП	06.02.2022		23					<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,246353	-64,247768	КП	17.02.2022		7					<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
О. Галіндез	-65,246559	-64,249059	КП	06.02.2022		58					<i>Bryum</i> sp.
О. Галіндез	-65,246568	-64,246065	КП	14.02.2022		87					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Usnea</i> sp., <i>Umbilicaria</i> sp., мушлі лімбетів
О. Галіндез	-65,246634	-64,24862	КП	06.02.2022		1					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Colobanthus quitensis</i>
О. Галіндез	-65,246909	-64,246427	КП	06.02.2022		27					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Галіндез	-65,24719	-64,244776	КП	05.02.2022		3					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,247278	-64,250111	КП	10.02.2022		95					<i>Cratoneuropsis relaxa</i> , <i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Pohlia cruda</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,247308	-64,250247	КП	10.02.2022		18					<i>Cratoneuropsis relaxa</i>
О. Галіндез	-65,247329	-64,253347	КП	02.02.2022		1					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>

О. Галіндез	-65,247338	-64,253604	КП	07.02.2022		30					<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,247431	-64,250183	КП	07.02.2022		193					<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,247547	-64,251095	КП	07.02.2022		7		1			гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Prasiola crispa</i>
О. Галіндез	-65,247596	-64,247843	КП	17.02.2022		2					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,2476	-64,249583	КП	26.12.2023				50			<i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,2476	-64,249583	КП	26.12.2023		30				30	<i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,247707	-64,244652	КП	24.01.2022		45					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,247791	-64,250801	КП	17.02.2022		1					<i>Prasiola crispa</i> , відмерлий <i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,247801	-64,247913	КП	05.02.2022		3					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Галіндез	-65,247843	-64,243761	КП	07.02.2022		2					<i>Colobanthus quitensis</i>
О. Галіндез	-65,247856	-64,243455	КП	07.02.2022		4					<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,247858	-64,243684	КП	07.02.2022				102	3		<i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Bryum</i> sp., <i>Prasiola crispa</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Prasiola crispa</i> , <i>Colobanthus quitensis</i>
О. Галіндез	-65,247861	-64,2435	КП	07.02.2022		86					<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Галіндез	-65,247879	-64,243604	КП	07.02.2022		33					відмерлі <i>Polytrichum strictum</i> та <i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,247997	-64,244167	КП	17.02.2022		29					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Галіндез	-65,248028	-64,243853	КП	05.02.2022		141					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Галіндез	-65,248032	-64,251152	КП	06.02.2022		1					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,248044	-64,243931	КП	05.02.2022		24					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Галіндез	-65,248051	-64,251437	КП	17.02.2022		13					<i>Polytrichum strictum</i>

О. Галіндез	-65,248116	-64,245763	КП	05.02.2022		2					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Галіндез	-65,248188	-64,247161	КП	05.02.2022		1					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Галіндез	-65,248233	-64,246617	КП	07.01.2024				50			<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,24826	-64,253889	КП	18.02.2022		47					вологий ґрунт
О. Галіндез	-65,248261	-64,245927	КП	17.02.2022		32					вологий ґрунт
О. Галіндез	-65,248298	-64,253434	КП	17.02.2022		1					<i>Bryum</i> sp.
О. Галіндез	-65,248305	-64,244085	КП	13.01.2022	1	41					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,248333	-64,245861	КП	24.01.2022	5	51	3	1	1		<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,248389	-64,243322	КП	05.02.2022		8					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Галіндез	-65,248399	-64,243339	КП	13.01.2022		10		5			<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,248518	-64,244994	КП	24.01.2022	5	23					<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Галіндез	-65,248606	-64,247594	КП	13.01.2022	1	18					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,248818	-64,246919	КП	24.01.2022		34					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,246165	-64,248986	НМ	26.03.2021		22					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,246369	-64,247143	НМ	27.03.2021		27					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,248328	-64,246293	НМ	27.03.2021		35					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,244736	-64,256188	ПА	03.04.2023		70					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,244736	-64,256188	ПА	03.04.2023		120					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Галіндез	-65,246031	-64,248037	ПА	21.03.2023		30					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,246031	-64,248037	ПА	21.03.2023		30					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Галіндез	-65,248946	-64,246873	ПА	05.04.2023		90					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,248946	-64,246873	ПА	05.04.2023		80					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Галіндез	-65,247361	-64,250278	СО	07.02.2021		12					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,247389	-64,253361	СО	11.01.2021		5					<i>Sanionia</i> sp.

О. Галіндез	-65,248194	-64,246139	CO	11.01.2021	26					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,248194	-64,246139	CO	07.02.2021	48					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,248194	-64,246139	CO	22.02.2021	30					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,250833	-64,242083	CO	22.02.2021	1					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,245249	-64,254097	TB	28.12.2021	130					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,251133	-64,242617	TB	28.12.2021	11					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Галіндез	-65,24485	-64,25561	ТрВ	18.02.2020	10					<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Галіндез	-65,24485	-64,25561	ТрВ	18.02.2020	129					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,24485	-64,25561	ТрВ	18.02.2020	37					<i>Prasiola crispa</i>
О. Галіндез	-65,24485	-64,25561	ТрВ	18.02.2020	78					<i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,245017	-64,2555	ТрВ	27.01.2008	15		1	1		<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,24506	-64,25264	ТрВ	18.02.2020	142					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta
О. Галіндез	-65,24506	-64,25264	ТрВ	18.02.2020	82					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,24506	-64,25264	ТрВ	18.02.2020	40					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,245067	-64,254717	ТрВ	08.12.2007	32	14				<i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichastrum alpinum</i> , нитчасті водорості
О. Галіндез	-65,2455	-64,24952	ТрВ	18.02.2020	7					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,24565	-64,25225	ТрВ	27.03.2007	2					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,2462	-64,24905	ТрВ	31.08.2007	2					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,2462	-64,24905	ТрВ	27.03.2007	19					<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,246633	-64,248833	ТрВ	19.03.2007	28					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,24748	-64,2528	ТрВ	18.02.2020	70					<i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i>

О. Галіндез	-65,24748	-64,2528	ТрВ	18.02.2020		99				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,24748	-64,2528	ТрВ	18.02.2020		10				<i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,2475	-64,24125	ТрВ	22.02.2020		33				<i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,247603	-64,243728	ТрВ	08.02.2020		44				<i>Prasiola crispa</i>
О. Галіндез	-65,24765	-64,25074	ТрВ	29.02.2020		22				<i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,247726	-64,240164	ТрВ	27.03.2007		4				<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,24799	-64,24252	ТрВ	22.02.2020		26				<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , невизначені Bryophyta
О. Галіндез	-65,24838	-64,24584	ТрВ	18.02.2020		32				<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Галіндез	-65,24838	-64,24584	ТрВ	18.02.2020		2				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,248828	-64,239829	ТрВ	06.01.2008		25				<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,251133	-64,242617	ТрВ	19.03.2007		47				<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Грін	-65,322565	-64,153736	КП	02.03.2022		1				гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , невизначені Phaeophyceae
О. Гротто	-65,2402	-64,25755	ЄС	19.12.2024		1				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Гротто	-65,239715	-64,252867	КП	04.02.2022		4				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Гротто	-65,241133	-64,249967	КП	03.02.2024		14				<i>Sanionia georgicouninata</i>

О. Гротто	-65,241871	-64,251241	КП	04.02.2022		22					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Гротто	-65,241901	-64,248778	КП	04.02.2022		18					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Prasiola crispa</i>
О. Гротто	-65,239389	-64,25375	СО	25.01.2021		5					<i>Sanionia</i> sp.
О. Гротто	-65,23895	-64,25682	ТрВ	10.03.2020		23					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Гротто	-65,23937	-64,25362	ТрВ	10.03.2020		21					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta, <i>Prasiola crispa</i>
О. Дарбу	-65,395217	-64,215383	КП	08.02.2024		2					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Дарбу	-65,395217	-64,215383	КП	08.02.2024		17					<i>Cratoneuropsis chilensis</i>
О. Дарбу	-65,395217	-64,215383	КП	08.02.2024		1					<i>Brachythecium austrosalebrosum</i>
О. Дарбу	-65,395217	-64,215383	КП	08.02.2024		34					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Дарбу	-65,395217	-64,215383	КП	08.02.2024	30	30				30	<i>Sanionia</i> sp.
О. Дарбу	-65,395217	-64,215383	КП	01.03.2022		3					<i>Cratoneuropsis chilensis</i>
О. Дарбу	-65,395386	-64,215502	КП	21.12.2023		15					<i>Sanionia</i> sp.
О. Дарбу	-65,395386	-64,215502	КП	21.12.2023		58	1	8			<i>Cratoneuropsis chilensis</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Дарбу	-65,396033	-64,2217	КП	08.02.2024		30					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Дарбу	-65,39745	-64,222283	КП	24.02.2024	2	9					<i>Bryum pallescens</i>
О. Дарбу	-65,395267	-64,215683	ТрВ	25.02.2020		5					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , невизначені Bryophyta
О. Дарбу	-65,410567	-64,234983	ТрВ	06.01.2008		25					<i>Sanionia</i> sp.
О. Дарбу	-65,4107	-64,234217	ТрВ	06.01.2008		5					<i>Sanionia</i> sp.
О. Десепшен	-62,979	-60,555917	ДА	27.01.2020		18					<i>Prasiola crispa</i>
О. Десепшен	-62,979117	-60,57745	ДА	27.01.2020		11					<i>Prasiola crispa</i>
О. Думер	-64,83335	-63,57759	ПІ	04.02.2020		3					<i>Sanionia</i> sp.
О. Дюшайлар	-65,72158	-65,08225	ПІ	08.02.2020		14					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>

О. Дюшайлар	-65,72158	-65,08225	ПІ	08.02.2020		6					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus: Sanionia sp.</i>
О. Елізабет, о-ви Данебруг	-65,07436	-64,10494	ТрВ	18.02.2020		43					<i>Sanionia sp.</i>
О. Елізабет, о-ви Данебруг	-65,07564	-64,09935	ТрВ	18.02.2020		28					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus: Sanionia sp.</i>
О. Західне Порося	-65,243748	-64,279728	КП	10.02.2022		3					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Західне Порося	-65,243763	-64,279475	ТрВ	12.02.2020		1					<i>Sanionia sp., Prasiola crispa</i>
О. Індикатор	-65,245133	-64,263995	КП	04.02.2022		1					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki:</i> <i>Sanionia sp., Prasiola crispa</i>
О. Індикатор	-65,245246	-64,264436	КП	04.02.2022		2					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki:</i> <i>Sanionia sp., Prasiola crispa</i>
О. Індикатор	-65,245383	-64,265959	КП	04.02.2022		1					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Індикатор	-65,245408	-64,263576	КП	18.03.2024		8					<i>Sanionia sp.,</i> <i>Warnstorfia fontinaliopsis,</i> <i>Polytrichum strictum,</i> <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Індикатор	-65,245619	-64,263458	КП	27.12.2023				50			<i>Sanionia sp.,</i> <i>Warnstorfia fontinaliopsis,</i> <i>Bryum sp., Andreaea sp.</i>
О. Індикатор	-65,245631	-64,263443	КП	27.12.2023	10	30	30			30	<i>Sanionia sp.</i>
О. Індикатор	-65,245633	-64,263832	КП	10.02.2022		40		52	2		вологий ґрунт
О. Індикатор	-65,245728	-64,266623	КП	04.02.2022		5					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus: Sanionia sp.</i>
О. Індикатор	-65,245798	-64,264037	КП	18.03.2024		8					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus: Sanionia sp.</i>
О. Індикатор	-65,245861	-64,265077	КП	04.02.2022		108					гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis:</i> мул, залишки <i>Prasiola crispa,</i> <i>Sanionia sp.,</i> мушлі лімпетів

О. Індикатор	-65,245902	-64,264359	КП	04.02.2022		2					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Індикатор	-65,24602	-64,26486	ТрВ	12.02.2020		67					<i>Sanionia</i> sp.
О. Ірізар	-65,21882	-64,19801	ЄС	08.02.2025		1	2				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ірізар	-65,21888	-64,2006	ЄС	08.02.2025		3	1				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ірізар	-65,2189	-64,20056	ЄС	08.02.2025		2					<i>Sanionia</i> sp.
О. Ірізар	-65,21906	-64,20052	ЄС	08.02.2025		1	1				<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Ірізар	-65,21908	-64,20014	ЄС	08.02.2025		1					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Ірізар	-65,21909	-64,2006	ЄС	08.02.2025		3	8				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ірізар	-65,21912	-64,20062	ЄС	08.02.2025		32					<i>Sanionia</i> sp.
О. Ірізар	-65,2199	-64,20052	ЄС	08.02.2025		4					<i>Sanionia</i> sp.
О. Ірізар	-65,219019	-64,200419	КП	28.12.2023		30					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Ірізар	-65,219050	-64,200169	КП	15.02.2022		4					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Ірізар	-65,21905	-64,2005	КП	16.12.2023		7	8	2	4		<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Ірізар	-65,219083	-64,200433	КП	28.12.2023		30				30	<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Ірізар	-65,219084	-64,199996	КП	16.12.2023				50			<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Ірізар	-65,219167	-64,200333	КП	01.03.2024		3					<i>Andreaea regularis</i>
О. Ірізар	-65,219896	-64,200964	КП	16.12.2023		30	110	51	2		<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Ірізар	-65,22009	-64,204444	КП	16.12.2023		2					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Ірізар	-65,221556	-64,201825	КП	15.02.2022		10					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Ірізар	-65,221817	-64,2036	КП	16.12.2023		6					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Ірізар	-65,221817	-64,2036	КП	16.12.2023	10	35	19	50	30		<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Ірізар	-65,221836	-64,201305	КП	15.02.2022		5					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Ірізар	-65,21939	-64,19979	ТрВ	18.02.2020		14					<i>Sanionia</i> sp.
О. Ірізар	-65,21939	-64,19979	ТрВ	18.02.2020		21					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp.
О. Ірізар	-65,220317	-64,198833	ТрВ	09.12.2007		6	12	2			<i>Sanionia</i> sp.
О. Ірізар	-65,220383	-64,196783	ТрВ	31.03.2007		1					<i>Sanionia</i> sp.
О. Ірізар	-65,220467	-64,196633	ТрВ	31.03.2007		15					<i>Sanionia</i> sp.

О. Кінг-Джордж	-62,19575	-58,961267	ДА	24.01.2020		1					<i>Prasiola crispa</i>
О. Кобалеску	-64,17991	-61,64979	ПІ	29.01.2020		12					<i>Sanionia</i> sp.
О. Корнер	-65,244967	-64,233283	КП	04.03.2024		8					<i>Prasiola crispa</i>
О. Корнер	-65,245017	-64,233267	КП	04.03.2024		3					<i>Andreaea regularis</i>
О. Корнер	-65,24505	-64,233517	КП	04.03.2024		12					<i>Pohlia nutans</i>
О. Корнер	-65,244167	-64,227917	СО	21.02.2021		36					<i>Sanionia</i> sp.
О. Корнер	-65,245083	-64,232889	СО	04.02.2021		1					<i>Sanionia</i> sp.
О. Крістін	-64,79925	-64,021528	КП	04.04.2024		37					<i>Sanionia</i> sp., <i>Bryum</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Кувервіль	-64,683848	-62,623425	ПІ	24.01.2022		128	1				<i>Sanionia</i> sp.
О. Лам'я, о-ви Данебруг	-65,08415	-64,11321	ТрВ	18.02.2020		37					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Лам'я, о-ви Данебруг	-65,08426	-64,1133	ТрВ	18.02.2020		13					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta
О. Лам'я, о-ви Данебруг	-65,08443	-64,10671	ТрВ	18.02.2020		9					<i>Sanionia</i> sp.
О. Лахл	-65,522896	-64,417755	КП	09.01.2024		5					<i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Лахл	-65,522896	-64,417755	КП	09.01.2024		3					<i>Andreaea</i> sp., <i>Sanionia</i> sp., <i>Pohlia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Лахл	-65,553605	-64,395064	ПІ	07.02.2020		5					<i>Sanionia</i> sp.
О. Лахл	-65,53343	-64,32868	ТрВ	25.02.2020		42					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Леконт	-64,23938	-62,01304	ПІ	30.01.2020		13					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Леопард	-65,255121	-64,290177	КП	11.02.2022		17					<i>Sanionia</i> sp.
О. Леопард	-65,254783	-64,287783	ТрВ	05.05.2007		1					<i>Sanionia</i> sp.
О. Леопард	-65,25486	-64,28686	ТрВ	27.02.2020		54					<i>Sanionia</i> sp.
О. Леопард	-65,254867	-64,287	ТрВ	05.05.2007		14					<i>Sanionia</i> sp.
О. Леопард	-65,25506	-64,28614	ТрВ	27.02.2020		56					<i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta, мушлі лімбетів, залишки риби
О. Локатор (Рока)	-65,179017	-64,492317	КП	17.03.2024		20					<i>Sanionia georgicouncinata</i>

О. Локатор (Рока)	-65,17885	-64,49189	ТрВ	16.02.2020		22					<i>Sanionia</i> sp.
О. Локатор (Рока)	-65,17885	-64,49189	ТрВ	16.02.2020		75					<i>Prasiola crispa</i>
О. Локатор (Рока)	-65,178983	-64,492017	ТрВ	02.02.2008		23					<i>Sanionia</i> sp.
О. Локатор (Рока)	-65,17983	-64,49231	ТрВ	16.02.2020		17					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Prasiola crispa</i>
О. Малий Берселот	-65,33674	-64,17387	ТрВ	09.03.2020		50					<i>Sanionia</i> sp.
О. Малий Берселот	-65,33696	-64,17044	ТрВ	09.03.2020		72					<i>Prasiola crispa</i>
О. Малий Берселот	-65,33696	-64,17044	ТрВ	09.03.2020		74					<i>Sanionia</i> sp.
О. Малий Ірізар	-65,231992	-64,217424	КП	27.03.2024		5					<i>Sanionia</i> sp.
О. Маринича, о-ви Фордж	-65,23686	-64,27718	ТрВ	15.02.2020		7					<i>Sanionia</i> sp.
О. Мітіна, Бархани	-65,236083	-64,3077	ТрВ	30.01.2008		11					<i>Sanionia</i> sp.
О. Мюррей	-64,394356	-61,496695	ПІ	30.01.2020		15					<i>Sanionia</i> sp.
О. Ноб	-65,20392	-64,31679	ТрВ	22.02.2020		67					<i>Sanionia</i> sp.
О. Півмісяця	-62,595883	-59,897083	ДА	25.01.2020		14					<i>Prasiola crispa</i>
О. Пітерман	-65,16532	-64,13931	ЄС	13.11.2024		8					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Пітерман	-65,16534	-64,1396	ЄС	13.11.2024		8					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Пітерман	-65,16535	-64,13978	ЄС	13.11.2024		4					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Пітерман	-65,16541	-64,13974	ЄС	13.11.2024				2	1		гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Пітерман	-65,16542	-64,13991	ЄС	13.11.2024		21					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Пітерман	-65,16546	-64,13994	ЄС	13.11.2024		9					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Пітерман	-65,16555	-64,14004	ЄС	13.11.2024		12					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>

О. Пітерман	-65,17408	-64,14756	ЄС	24.10.2024		9					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Пітерман	-65,17461	-64,14033	ЄС	01.03.2025		98					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Пітерман	-65,17474	-64,13365	ЄС	09.01.2025		9	1	1			<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,175	-64,14037	ЄС	09.01.2025		10					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Пітерман	-65,171131	-64,136537	КП	12.02.2022		63					<i>Prasiola crispa</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,171503	-64,138156	КП	12.02.2022		2					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Пітерман	-65,176141	-64,139902	КП	12.02.2022		1					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,177017	-64,143717	КП	12.02.2024		39		1			<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Пітерман	-65,177017	-64,143717	КП	12.02.2024		27					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Пітерман	-65,177017	-64,143717	КП	09.01.2024		30					<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Пітерман	-65,177033	-64,1438	КП	09.01.2024				50			<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Пітерман	-65,177033	-64,1438	КП	09.02.2024		4					<i>Prasiola crispa</i>
О. Пітерман	-65,177033	-64,1438	КП	09.02.2024		4					<i>Pohlia nutans</i>
О. Пітерман	-65,177033	-64,1438	КП	09.02.2024		36					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Пітерман	-65,177033	-64,1438	КП	09.01.2024	30	30					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Пітерман	-65,177367	-64,14375	КП	09.01.2024			1				<i>Prasiola crispa</i>
О. Пітерман	-65,177367	-64,14375	КП	09.01.2024		30	30			30	<i>Prasiola crispa</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,1774	-64,144183	КП	09.02.2024		41					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Пітерман	-65,1774	-64,144183	КП	09.01.2024		50					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Пітерман	-65,244912	-64,13277	КП	12.02.2022		66					відмерла <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Пітерман	-65,172333	-64,137833	СО	18.02.2021		31		1			<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,172567	-64,1347	СО	17.01.2021		7		6			<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,172567	-64,1347	СО	03.02.2021		4		2	2		<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,172567	-64,1347	СО	12.02.2021		19		15	8		<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,1771	-64,143633	СО	17.01.2021		28		1			<i>Sanionia</i> sp.

О. Пітерман	-65,1771	-64,143633	CO	18.02.2021		8		1	3		<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,177167	-64,145183	CO	17.01.2021		15		8			<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,178383	-64,144483	CO	03.02.2021		22			1		<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,178383	-64,144483	CO	06.02.2021		11					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,16541	-64,14817	TrB	24.02.2020		15					<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Пітерман	-65,165767	-64,152033	TrB	09.01.2007		49					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,16586	-64,14399	TrB	24.02.2020		81					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,16586	-64,14399	TrB	24.02.2020		23					<i>Polytrichum strictum</i> , невизначені Bryophyta
О. Пітерман	-65,16586	-64,14399	TrB	24.02.2020		26					<i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,1722	-64,138633	TrB	22.03.2007		241					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,17225	-64,1349	TrB	22.03.2007		16					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,172333	-64,137733	TrB	17.07.2007		31					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,172333	-64,137833	TrB	21.03.2007		125					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,172415	-64,137016	TrB	09.02.2020		20					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,172533	-64,13905	TrB	20.01.2007		139					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,172567	-64,1347	TrB	22.03.2007		35					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,17315	-64,13235	TrB	22.03.2007		80					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,173332	-64,132728	TrB	10.06.2007		2					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,173332	-64,132728	TrB	12.09.2007		1					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,173332	-64,132728	TrB	10.11.2007		4					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,173332	-64,132728	TrB	15.10.2007		5					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,173332	-64,132728	TrB	09.01.2008		42					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,173332	-64,132728	TrB	29.01.2008		159					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,173733	-64,1349	TrB	22.03.2007		92					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,1738	-64,134667	TrB	22.03.2007		69					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,173955	-64,138582	TrB	09.02.2020		104					<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Пітерман	-65,173983	-64,136367	TrB	22.03.2007		12					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,17485	-64,14125	TrB	09.11.2007		143	39				<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,175733	-64,14075	TrB	23.03.2007		5					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,176017	-64,14	TrB	23.03.2007		68					<i>Sanionia</i> sp.

О. Пітерман	-65,176912	-64,138783	ТрВ	09.02.2020		35					<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Пітерман	-65,177017	-64,138033	ТрВ	23.03.2007		14					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,1771	-64,143633	ТрВ	23.03.2007		118					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,177167	-64,145183	ТрВ	23.03.2007		33					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,177362	-64,144209	ТрВ	09.02.2020		77					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,1782	-64,143483	ТрВ	23.03.2007		3					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,178217	-64,144117	ТрВ	23.03.2007		3					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,178383	-64,144483	ТрВ	22.03.2007		20					<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,178403	-64,145205	ТрВ	09.02.2020		48					<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Плено	-65,102176	-64,060248	КП	03.03.2022		57					<i>Sanionia</i> sp.
О. Плено	-65,099722	-64,054	СО	25.02.2021		14		4	3		<i>Sanionia</i> sp.
О. Плено	-65,099722	-64,054	СО	02.03.2021		42		4	2		<i>Sanionia</i> sp.
О. Плено	-65,099833	-64,053767	ТрВ	16.12.2007		4					<i>Sanionia</i> sp.
О. Плено	-65,1028	-64,047417	ТрВ	07.03.2020		112					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Prasiola crispa</i>
О. Плено	-65,1028	-64,047417	ТрВ	07.03.2020		188					<i>Sanionia</i> sp.
О. Плено	-65,1028	-64,047417	ТрВ	07.03.2020		359					<i>Sanionia</i> sp.
О. Расмусен	-65,25739	-64,07727	ЄС	18.12.2024		94					<i>Sanionia</i> sp.
О. Расмусен	-65,256931	-64,079133	КП	20.02.2022		137					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Ceratodon purpureus</i>
О. Расмусен	-65,25702	-64,078774	КП	20.02.2022		47					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Prasiola crispa</i>
О. Расмусен	-65,25699	-64,07889	ТрВ	07.03.2020		41					<i>Sanionia</i> sp.

О. Расмусен	-65,25719	-64,07707	ТрВ	07.03.2020		45					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Ронж	-64,707333	-62,762711	ПІ	24.01.2022		80					<i>Sanionia</i> sp.
О. Ронж	-64,708354	-62,75106	ПІ	24.01.2022		91					<i>Bryum</i> sp.
О. Сагайдачного	-65,49675	-64,414283	КП	24.02.2024	1	31	1	5			<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Сагайдачного	-65,498033	-64,413117	ТрВ	18.01.2008		5					<i>Sanionia</i> sp.
О. Скуа	-65,24946	-64,2727	ЄС	17.12.2024		6					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Скуа	-65,24948	-64,27246	ЄС	17.12.2024		21					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Скуа	-65,24948	-64,27315	ЄС	17.12.2024		15					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Скуа	-65,24962	-64,27178	ЄС	17.12.2024		12	1	4	2		гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Скуа	-65,25024	-64,27045	ЄС	17.12.2024		3		2	1		гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Скуа	-65,25043	-64,27344	ЄС	17.12.2024					1		гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Скуа	-65,24955	-64,270783	КП	20.01.2024		18					<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Prasiola crispa</i>
О. Скуа	-65,24955	-64,270783	КП	20.01.2024		30					<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Prasiola crispa</i>
О. Скуа	-65,250326	-64,266807	КП	20.01.2024		30					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Скуа	-65,25035	-64,26666	КП	20.01.2024		65					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Скуа	-65,251983	-64,261283	КП	03.03.2024		19					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Скуа	-65,251983	-64,261283	КП	03.03.2024		2					<i>Andreaea regularis</i>
О. Скуа	-65,251985	-64,261279	КП	03.03.2024		52					<i>Bryum</i> sp.
О. Скуа	-65,255169	-64,273579	КП	15.02.2022		3					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Bryum</i> sp.

О. Скуа	-65,255208	-64,273625	КП	15.02.2022		6				гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Скуа	-65,255208	-64,27398	КП	15.02.2022		1				гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Скуа	-65,25523	-64,273933	КП	15.02.2022		11				<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Скуа	-65,255275	-64,274094	КП	15.02.2022		1				гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Скуа	-65,255337	-64,273604	КП	15.02.2022		2				гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Скуа	-65,250194	-64,2735	СО	18.02.2021		13		5	8	<i>Sanionia</i> sp.
О. Скуа	-65,250194	-64,2735	СО	15.01.2021		8		7	5	<i>Sanionia</i> sp.
О. Скуа	-65,250194	-64,2735	СО	03.03.2021		24		10	4	<i>Sanionia</i> sp.
О. Скуа	-65,25221	-64,25986	ТрВ	18.03.2020		65				<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Скуа	-65,252333	-64,25425	ТрВ	19.10.2007		24				<i>Sanionia</i> sp.
О. Скуа	-65,254383	-64,271033	ТрВ	31.08.2007		3				<i>Sanionia</i> sp.
О. Скуа	-65,25511	-64,2748	ТрВ	12.02.2020		121				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Стерна	-65,38287	-64,227022	ПІ	26.03.2022		70				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i>
О. Східне Порося	-65,241782	-64,272538	КП	10.02.2022		30				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Східне Порося	-65,242168	-64,271132	КП	10.02.2022		2				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Східне Порося	-65,242711	-64,270605	КП	10.02.2022		4				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Східне Порося	-65,242854	-64,270641	КП	10.02.2022		2				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Східне Порося	-65,243338	-64,270514	КП	10.02.2022		1				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>

О. Східне Поросся	-65,243348	-64,271258	КП	10.02.2022		61					<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Ceratodon purpureus</i>
О. Східне Поросся	-65,24242	-64,27192	ТрВ	12.02.2020		1					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Торгерсен	-64,77172	-64,07567	ТрВ	03.03.2020		47					<i>Prasiola crispa</i>
О. Торгерсен	-64,77176	-64,07553	ТрВ	03.03.2020		4					<i>Sanionia</i> sp.
О. Торгерсен	-64,77182	-64,07445	ТрВ	03.03.2020		38					<i>Sanionia</i> sp.
О. Ту-Гаммок	-64,17124	-61,71869	ПІ	29.01.2020		16					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Україна	-65,32414	-64,14126	ЄС	21.01.2025		139					<i>Sanionia</i> sp.
О. Україна	-65,327967	-64,140833	КП	18.02.2024		8					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Україна	-65,328	-64,140967	КП	18.02.2024		5					<i>Pohlia nutans</i>
О. Україна	-65,328	-64,140967	КП	18.02.2024		8					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Україна	-65,328033	-64,140683	КП	18.02.2024		9					<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Україна	-65,328033	-64,140983	КП	18.02.2024		72					відмерла <i>Pohlia nutans</i> , <i>Prasiola crispa</i>
О. Україна	-65,328033	-64,140983	КП	18.02.2024		17					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Україна	-65,328033	-64,141117	КП	18.02.2024		2					<i>Andreaea regularis</i>
О. Україна	-65,328359	-64,161939	КП	02.03.2022		22					<i>Sanionia</i> sp.
О. Україна	-65,3286	-64,161217	КП	29.12.2023		30					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Україна	-65,328617	-64,161517	КП	29.12.2023		30					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Україна	-65,328633	-64,161417	КП	29.12.2023		30					<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Україна	-65,328633	-64,161433	КП	29.12.2023				50			<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Polytrichum strictum</i>
О. Україна	-65,328667	-64,161667	КП	29.12.2023		30				30	<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Україна	-65,32913	-64,161938	КП	21.12.2023		22					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Україна	-65,32913	-64,161938	КП	21.12.2023		43	9				<i>Sanionia</i> sp., <i>Ceratodon purpureus</i>
О. Україна	-65,329217	-64,162767	ТрВ	30.11.2007		5					<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,23158	-64,22334	ЄС	04.11.2024		14					гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i>

О. Уругвай	-65,23159	-64,22322	ЄС	04.11.2024		11					гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i>
О. Уругвай	-65,23159	-64,22339	ЄС	04.11.2024		50					гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i>
О. Уругвай	-65,2316	-64,22332	ЄС	04.11.2024		33					гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i>
О. Уругвай	-65,23162	-64,22326	ЄС	04.11.2024		34					гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i>
О. Уругвай	-65,23418	-64,22095	ЄС	30.01.2025		13			1		<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,23425	-64,22185	ЄС	20.01.2025		7	25	2	2		<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,23426	-64,2218	ЄС	20.01.2025		16					<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,23426	-64,22187	ЄС	28.02.2025		11					<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,23427	-64,22063	ЄС	20.01.2025		20	9	5	3		<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,23437	-64,22031	ЄС	28.02.2025		2	16	3	3		<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,23437	-64,22201	ЄС	01.02.2025		12	6	1			<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,23441	-64,22114	ЄС	26.01.2025		17	10				<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Уругвай	-65,23446	-64,22059	ЄС	28.01.2025		10	2		3		<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,23453	-64,22189	ЄС	28.02.2025		3					<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,232617	-64,220433	КП	03.02.2024		51		6			<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Уругвай	-65,2342	-64,222517	КП	10.02.2024		6					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Уругвай	-65,234217	-64,2225	КП	10.02.2024		30					<i>Pohlia nutans</i>
О. Уругвай	-65,234233	-64,222533	КП	10.02.2024		2					<i>Prasiola crispa</i>
О. Уругвай	-65,23701	-64,227439	КП	18.01.2022		24					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Уругвай	-65,237243	-64,226816	КП	18.01.2022		15					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Уругвай	-65,23748	-64,225923	КП	18.01.2022		36					<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Уругвай	-65,23818	-64,228816	КП	18.01.2022	2	55	1	1			<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Уругвай	-65,238918	-64,230709	КП	18.01.2022		60	8				<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Уругвай	-65,234167	-64,221583	СО	18.02.2021		4					<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,234167	-64,221583	СО	02.03.2021		1			1		<i>Sanionia</i> sp.

О. Уругвай	-65,23174	-64,22353	ТрВ	18.02.2020		58					гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , невизначені Phaeophyceae
О. Уругвай	-65,23177	-64,22338	ТрВ	18.02.2020		3					гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i> : <i>Sanionia</i> sp., невідомі Bryophyta
О. Уругвай	-65,23281	-64,22249	ТрВ	18.02.2020		2					<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,247967	-64,21945	ТрВ	01.04.2007		10					<i>Sanionia</i> sp.
О. Фанфари	-65,215556	-64,189167	ДІ	14.01.2020		13	1	56	22		<i>Sanionia</i> sp.
О. Фанфари	-65,2159	-64,1897	КП	01.03.2024		26					<i>Andreaea depressinervis</i>
О. Фанфари	-65,216033	-64,1894	КП	12.01.2024		1					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Фанфари	-65,216033	-64,1894	КП	12.02.2024		4					<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
О. Фанфари	-65,216083	-64,189333	КП	12.02.2024		21		6	1		<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Фанфари	-65,215967	-64,189567	ТрВ	09.12.2007		27					<i>Sanionia</i> sp.
О. Фанфари	-65,2165	-64,188267	ТрВ	31.03.2007		17					<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,12059	-64,06747	ЄС	13.11.2024		44					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Ховгарт	-65,118571	-64,071859	КП	12.02.2022		51					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Ховгарт	-65,118992	-64,072101	КП	15.02.2022		2					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Ховгарт	-65,119007	-64,071558	КП	12.02.2022		17					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Polytrichum strictum</i>
О. Ховгарт	-65,119072	-64,071791	КП	12.02.2022		1					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Ховгарт	-65,120117	-64,067767	КП	02.02.2024	11	98	5	50	7		<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Polytrichum strictum</i>
О. Ховгарт	-65,120183	-64,0677	КП	02.02.2024		73					<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
О. Ховгарт	-65,120183	-64,0677	КП	02.02.2024		55					<i>Polytrichum strictum</i>
О. Ховгарт	-65,120183	-64,0677	КП	02.02.2024		26		1			<i>Sanionia georgicouncinata</i>

О. Ховгарт	-65,120183	-64,0677	КП	02.02.2024	23				<i>Brachythecium austrosalebrosus</i>
О. Ховгарт	-65,120183	-64,0677	КП	12.02.2024	2				<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Ховгарт	-65,120183	-64,0677	КП	12.02.2024	37				<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Ховгарт	-65,120183	-64,0677	КП	12.02.2024	7				<i>Polytrichum strictum</i>
О. Ховгарт	-65,120183	-64,0677	КП	12.02.2024	12				<i>Syntrichia magellanica</i>
О. Ховгарт	-65,120183	-64,0677	КП	02.02.2024	30				<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Ховгарт	-65,120283	-64,068033	КП	02.02.2024	30				<i>Polytrichum strictum</i>
О. Ховгарт	-65,121493	-64,066282	КП	12.02.2022	1				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Ховгарт	-65,14022	-64,09718	CO	18.02.2021	4				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,14072	-64,09798	CO	13.02.2021	27				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,14115	-64,09503	CO	24.01.2021	11				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,14115	-64,09503	CO	27.02.2021	2	1			<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,11934	-64,07341	ТрВ	24.02.2020	36				гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Usnea antarctica</i>
О. Ховгарт	-65,11934	-64,07341	ТрВ	24.02.2020	5				невизначені Bryophyta
О. Ховгарт	-65,11943	-64,07265	ТрВ	24.02.2020	8				<i>Polytrichum strictum</i>
О. Ховгарт	-65,11943	-64,07265	ТрВ	24.02.2020	41				<i>Deschampsia antarctica</i>
О. Ховгарт	-65,11996	-64,06916	ТрВ	24.02.2020	38				<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Ховгарт	-65,12021	-64,06993	ТрВ	24.02.2020	114				<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Ховгарт	-65,12025	-64,06667	ТрВ	24.02.2020	191				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,13129	-64,12411	ТрВ	24.02.2020	235				<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Ховгарт	-65,13132	-64,12145	ТрВ	24.02.2020	57				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,2337	-64,161967	ТрВ	28.11.2007	2				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,234533	-64,1633	ТрВ	21.03.2007	89				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,23485	-64,157833	ТрВ	28.11.2007	10				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,235033	-64,163733	ТрВ	28.11.2007	29				<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,23525	-64,158383	ТрВ	21.03.2007	147				<i>Sanionia</i> sp.

О. Хук	-65,63712	-65,169725	ПІ	03.03.2024		5					<i>Brachythecium austrosalebrosus</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Polytrichastrum alpinum</i> , <i>Pohlia nutans</i>
О. Хук	-65,637271	-65,169146	ПІ	03.03.2024		24					<i>Andreaea</i> sp., <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Центральне Порося	-65,24215	-64,274433	КП	18.03.2024		4					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Bryum pseudotriquetrum</i>
О. Центральне Порося	-65,242208	-64,273863	КП	10.02.2022		4					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Центральне Порося	-65,2426	-64,276317	КП	18.03.2024		29					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Bryum pseudotriquetrum</i>
О. Центральне Порося	-65,242667	-64,2765	КП	18.03.2024		2					<i>Sanionia</i> sp.
О. Центральне Порося	-65,242984	-64,276916	КП	10.02.2022		5					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Центральне Порося	-65,243001	-64,273971	КП	18.03.2024		24					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Центральне Порося	-65,243357	-64,27639	КП	10.02.2022		1					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Центральне Порося	-65,244158	-64,27574	КП	10.02.2022		4					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Центральне Порося	-65,24216	-64,27441	ТрВ	12.02.2020		3					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta
О. Центральне Порося	-65,24251	-64,27396	ТрВ	12.02.2020		33					<i>Sanionia</i> sp.

О. Чавез	-65,604179	-64,530818	КП	15.03.2024	88					<i>Polytrichastrum alpinum,</i> <i>Sanionia georgicouncinata,</i> <i>Bryum pseudotriquetrum,</i> <i>Bartramia patens,</i> <i>Cratoneuropsis chilensis,</i> <i>Pohlia cruda</i>
О. Шорткат	-64,78348	-64,04324	ДМ	21.01.2025			18	3		<i>Sanionia</i> sp.
О. Ялур Аделі	-65,244417	-64,154109	КП	19.02.2022	28					<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Ялур Аделі	-65,244639	-64,155068	КП	19.02.2022	46					гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki:</i> <i>Sanionia</i> sp.
О. Янцелевичів, острови Фордж 2	-65,23724	-64,27273	ТрВ	15.02.2020	12					<i>Sanionia</i> sp.
Підніжжя г. Вог	-65,518283	-64,084083	КП	24.02.2024	26					<i>Polytrichum strictum</i>
Підніжжя г. Вог	-65,518283	-64,084083	КП	24.02.2024	76					<i>Prasiola crispa</i>
Підніжжя г. Вог	-65,518367	-64,083817	КП	24.02.2024	6					<i>Andreaea regularis</i>
Підніжжя г. Вог	-65,518467	-64,08335	КП	24.02.2024	21					<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
Підніжжя г. Вог	-65,51814	-64,08347	ТрВ	25.02.2020	57					<i>Warnstorfia fontinaliopsis,</i> невизначені Bryophyta
Підніжжя г. Вог	-65,518833	-64,082033	ТрВ	18.01.2008	30					<i>Sanionia</i> sp.
Підніжжя г. Вог	-65,51909	-64,08228	ТрВ	25.02.2020	83					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis,</i> <i>Polytrichum strictum</i>
Підніжжя г. Скотт	-65,16155	-64,07443	СО	05.03.2012	39	2	5	3		<i>Sanionia</i> sp.
Безіменний острів Пітт №1	-65,400167	-65,302683	КП	17.12.2023	56		1			<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Безіменний острів Пітт №1	-65,400219	-65,302641	КП	17.12.2023	3	4				<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Безіменний острів Пітт №1	-65,4007	-65,3026	КП	12.01.2024	82					<i>Sanionia georgicouncinata,</i> <i>Prasiola crispa</i>
Безіменний острів Пітт №1	-65,4007	-65,3026	КП	12.01.2024	33		72	3		<i>Prasiola crispa,</i> <i>Sanionia georgicouncinata</i>
Безіменний острів Пітт №1	-65,400733	-65,3032	КП	12.01.2024	30					<i>Sanionia georgicouncinata</i>

Безіменний острів Пітт №2	-65,395917	-65,295583	КП	17.12.2023		8					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Безіменний острів Пітт №2	-65,395933	-65,2961	КП	17.12.2023		6					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Безіменний острів Пітт №3	-65,439519	-65,385928	КП	29.01.2022	1	42	10	1			<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Пітт: о. Веллер	-65,443278	-65,3805	КП	29.01.2022		23					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Пітт: о. Кривус	-65,431967	-65,396267	КП	17.12.2023		29	2				<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Prasiola crispa</i>
Пітт: о. Піквік	-65,462141	-65,573931	КП	29.01.2022		51					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Пітт: о. Піквік	-65,484316	-65,642274	КП	29.01.2022		77	1				<i>Sanionia</i> sp.
Пітт: о. Трандл	-65,394597	-65,294882	КП	29.01.2022	1	31					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Расмусен-Пойнт	-65,247222	-64,084722	ДІ	10.01.2020		6		5			<i>Sanionia</i> sp.
Расмусен-Пойнт	-65,246222	-64,082003	КП	16.02.2022		5					<i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Sanionia</i> sp.
Расмусен-Пойнт	-65,248033	-64,083817	КП	09.02.2024		1					<i>Pohlia drummondii</i>
Расмусен-Пойнт	-65,248033	-64,083833	КП	10.02.2024		19					<i>Sanionia georgicouncinata</i>
Расмусен-Пойнт	-65,248035	-64,083836	КП	09.02.2024		9					<i>Deschampsia antarctica</i>
Расмусен-Пойнт	-65,247778	-64,084556	СО	26.02.2021		22					<i>Sanionia</i> sp.
Расмусен-Пойнт	-65,247889	-64,084056	СО	14.02.2021		54		2			<i>Sanionia</i> sp.
Расмусен-Пойнт	-65,247917	-64,083611	СО	17.02.2021		31					<i>Sanionia</i> sp.
Расмусен-Пойнт	-65,247917	-64,083611	СО	13.01.2021		11					<i>Sanionia</i> sp.
Расмусен-Пойнт	-65,247483	-64,084683	ТрВ	31.03.2007		53					<i>Sanionia</i> sp.
Расмусен-Пойнт	-65,24781	-64,08469	ТрВ	11.03.2020		53					<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
Ск-і Пташині, Бархани 3	-65,23701	-64,31191	ТрВ	28.02.2020		3					невизначені Bryophyta
Ск. Гігантеус (Ялури-2)	-65,242933	-64,156367	ДА	01.02.2020		5		6			<i>Prasiola crispa</i>
Ск. Дика	-65,249304	-64,2736	КП	10.02.2022		1					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp.
Ск. Дика	-65,24936	-64,274578	КП	10.02.2022		5					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>

Ск. Дика	-65,249395	-64,273245	КП	10.02.2022		3					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
Ск. Дика	-65,24943	-64,274464	КП	10.02.2022		3					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
Ск. Зуб	-65,25442	-64,27493	ТрВ	12.02.2020		1					<i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
Ск. Зуб	-65,25442	-64,27493	ТрВ	12.02.2020		3					<i>Sanionia</i> sp.
Ск. Крапля	-65,246936	-64,244171	КП	03.02.2022		3					гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp.
Спайгот-Пойнт	-64,624631	-62,554717	ПІ	02.02.2020		11					<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
Всього:					125	20 924	571	1 594	373	360	
								2 327			
								23 822			

Додаток И

Дані щодо зразків наземних безхребетних, зібраних учасниками УАЕ та проаналізованих у рамках виконання дисертаційної роботи, де не вдалося виявити *Belgica antarctica*. Розшифрування аббревіатур у колонці «збирач»: КП – Коваленко Павло (здобувач), ДА – Джулай Артем, ДІ – Дикий Ігор, ДМ – Дзиндра Марта, ПА – Пуговкін Антон, ПІ – Парнікоза Іван, СО – Салганський Олександр, ТрВ – Трохимець Владлен

Локалітет	Широта, °	Довгота, °	Збирач	Дата	Субстрат
Г. Демарія	-65,279717	-64,103793	КП	27.02.2022	<i>Andreaea</i> sp.
Екенер-Пойнт	-64,429295	-61,599018	ПІ	2020	<i>Sanionia</i> sp.
Кемп-Пойнт, берег Фальєра	-67,93874	-67,14997	ПІ	2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
Мис Легупіль	-63,322024	-57,899281	ДА	2020	<i>Prasiola crispa</i>
Мис Перес	-65,406617	-64,094923	КП	21.12.2023	гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia georgicouninata</i> , <i>Polytrichum strictum</i>
Мис Стернек	-64,067	-61,033	ПІ	21.01.2022	<i>Colobanthus quitensis</i>
Мис Туксен	-65,26766	-64,11593	ТрВ	07.03.2020	<i>Sanionia</i> sp.
О. Авіан	-67,768906	-68,879003	ПІ	01.03.2024	гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Авіан	-67,769305	-68,879936	ПІ	01.03.2024	гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Авіан	-67,769305	-68,879936	ПІ	01.03.2024	гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Авіан	-67,77207	-68,885621	ПІ	01.03.2024	гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Авіан	-67,772189	-68,889139	ПІ	01.03.2024	<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Авіан	-67,772597	-68,889844	ПІ	01.03.2024	<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Авіан	-67,77266	-68,890283	ПІ	01.03.2024	<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Аделаїда	-67,75542	-68,912315	ПІ	01.03.2024	гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Аделаїда	-67,755473	-68,912555	ПІ	01.03.2024	гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
О. Аделаїда	-67,761345	-68,915058	ПІ	01.03.2024	<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Аделаїда	-67,761696	-68,913867	ПІ	02.03.2024	<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Анкоридж	-67,597525	-68,203147	ПІ	29.02.2024	<i>Sanionia georgicouninata</i>
О. Блакитноокий	-65,2059	-64,31195	ТрВ	22.02.2020	<i>Sanionia</i> sp.

О. Блейклок	-67,55621	-67,20963	ПІ	2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Бондарчука	-65,240367	-64,308067	КП	03.03.2024	<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Бондарчука	-65,24183	-64,30059	ТрВ	12.02.2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Бут	-65,06685	-64,0238	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Вінке	-64,82546	-63,48116	ПІ	03.02.2020	<i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta
О. Вінтер	-65,250111	-64,25625	СО	19.01.2021	<i>Sanionia</i> sp.
О. Вінтер	-65,24832	-64,26602	ТрВ	18.03.2020	<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,245491	-64,251558	КП	17.02.2022	відмерлий <i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,245491	-64,251558	КП	17.02.2022	<i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,245491	-64,251558	КП	17.02.2022	частково відмерлий <i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,245556	-64,257222	КП	09.02.2022	<i>Bryum</i> sp., <i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,245556	-64,258667	КП	07.03.2024	<i>Usnea antarctica</i>
О. Галіндез	-65,245558	-64,251415	КП	17.02.2022	<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Галіндез	-65,245842	-64,258062	КП	09.02.2022	<i>Bryum</i> sp., <i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,245845	-64,258003	КП	31.01.2022	<i>Prasiola crispa</i>
О. Галіндез	-65,247467	-64,2498	КП	29.02.2024	<i>Andreaea regularis</i>
О. Галіндез	-65,247693	-64,251112	КП	17.02.2022	<i>Andreaea regularis</i>
О. Галіндез	-65,247714	-64,251498	КП	17.02.2022	частково відмерлий <i>Polytrichum strictum</i>
О. Галіндез	-65,246139	-64,248917	СО	07.02.2021	<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,247444	-64,241861	СО	11.01.2021	<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,2455	-64,24952	ТрВ	18.02.2020	гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,2455	-64,24952	ТрВ	18.02.2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,24572	-64,25682	ТрВ	18.02.2020	<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,24572	-64,25682	ТрВ	18.02.2020	<i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta
О. Галіндез	-65,24572	-64,25682	ТрВ	18.02.2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,24572	-64,25682	ТрВ	18.02.2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,24593	-64,25756	ТрВ	18.02.2020	<i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta
О. Галіндез	-65,24616	-64,24827	ТрВ	18.02.2020	<i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta
О. Галіндез	-65,24616	-64,24827	ТрВ	18.02.2020	<i>Polytrichum strictum</i> , невизначені Bryophyta
О. Галіндез	-65,24616	-64,24827	ТрВ	18.02.2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Галіндез	-65,246367	-64,246667	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,247833	-64,2529	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.

О. Галіндез	-65,24805	-64,2417	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,24838	-64,24584	ТрВ	18.02.2020	<i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Галіндез	-65,248584	-64,238834	ТрВ	18.02.2020	гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Deschampsia antarctica</i> , невизначені Bryophyta
О. Галіндез	-65,251	-64,242633	ТрВ	18.02.2020	<i>Sanionia</i> sp.
О. Грін	-65,322722	-64,153264	КП	02.03.2022	гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , невизначені Phaeophyceae
О. Грін	-65,322722	-64,153264	КП	02.03.2022	гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , невизначені Phaeophyceae
О. Грін	-65,322722	-64,153264	КП	02.03.2022	гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , невизначені Phaeophyceae
О. Грін	-65,322722	-64,153264	КП	02.03.2022	гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , невизначені Phaeophyceae
О. Грін	-65,322722	-64,153264	КП	02.03.2022	гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , невизначені Phaeophyceae
О. Грін	-65,322725	-64,153253	КП	02.03.2022	гніздовий матеріал <i>Leucocarbo bransfieldensis</i> : <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i> , невизначені Phaeophyceae
О. Грін	-65,3227	-64,15097	ТрВ	09.03.2020	<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Гротто	-65,239389	-64,25375	СО	23.02.2021	<i>Sanionia</i> sp.
О. Десепшен	-62,98213	-60,51898	ДА	27.01.2020	<i>Sanionia</i> sp.
О. Десепшен	-62,93693	-60,5943	ДМ	17.02.2025	гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Десепшен	-62,93699	-60,59467	ДМ	17.02.2025	гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i>
О. Десепшен	-62,98441	-60,54211	ДМ	19.03.2024	<i>Polytrichum strictum</i>

О. Десепшен	-62,98441	-60,54211	ДМ	19.03.2024	<i>Sanionia</i> sp.
О. Десепшен	-62,978986	-60,572625	КП	14.04.2022	<i>Syntrichia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i>
О. Десепшен	-62,979322	-60,573265	КП	14.04.2022	<i>Warnstorfia</i> sp., <i>Polytrichum</i> sp.
О. Десепшен	-62,982149	-60,520434	КП	14.04.2022	<i>Colobanthus quitensis</i> , <i>Sanionia</i> sp.
О. Десепшен	-62,987305	-60,550186	КП	14.04.2022	<i>Sanionia</i> sp.
О. Західне Порося	-65,24377	-64,27929	ТрВ	12.02.2020	<i>Usnea antarctica</i>
О. Індикатор	-65,245861	-64,265111	СО	17.02.2021	<i>Sanionia</i> sp.
О. Індикатор	-65,24602	-64,26486	ТрВ	12.02.2020	<i>Sanionia</i> sp.
О. Кінг-Джордж	-62,189115	-58,9686	ДА	24.01.2020	<i>Sanionia</i> sp.
О. Кінг-Джордж	-62,193457	-58,971036	ДА	24.01.2020	<i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta
О. Кінг-Джордж	-62,194954	-58,966338	ДА	24.01.2020	невизначені Bryophyta
О. Кінг-Джордж	-62,195135	-58,966991	ДА	24.01.2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum strictum</i>
О. Кінг-Джордж	-62,159641	-58,471121	КП	07.12.2023	<i>Sanionia</i> sp.
О. Кінг-Джордж	-62,161551	-58,478209	КП	16.04.2022	<i>Warnstorfia</i> sp.
О. Кінг-Джордж	-62,161858	-58,471732	КП	16.04.2022	<i>Sanionia</i> sp., <i>Polytrichum</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Кінг-Джордж	-62,16189	-58,474709	КП	16.04.2022	<i>Sanionia</i> sp.
О. Кінг-Джордж	-62,166821	-58,500122	КП	16.04.2022	<i>Sanionia</i> sp.
О. Кувервіль	-64,68436	-62,62266	ПІ	2020	<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Кувервіль	-64,68436	-62,62266	ПІ	2020	<i>Polytrichum strictum</i>
О. Лаготеллері	-67,88486	-67,38765	ПІ	2020	<i>Prasiola crispa</i>
О. Лагун	-67,59465	-68,23127	ПІ	2020	гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sanionia</i> sp., <i>Deschampsia antarctica</i>
О. Леоні	-67,593082	-68,33986	ПІ	29.02.2024	гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Bryum pseudotriquetrum</i>
О. Леоні	-67,59355	-68,338233	ПІ	29.02.2024	гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Brachythecium austrosalebrosus</i>
О. Леоні	-67,59375	-68,33702	ПІ	2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Deschampsia antarctica</i>

О. Леоні	-67,593785	-68,335666	III	29.02.2024	гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Syntrichia magellanica</i> , <i>Brachythecium austrosalebrosum</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Малий Берселот	-65,3368	-64,1746	ТрВ	09.03.2020	<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Нельсон	-62,235455	-59,007684	ПА	20.01.2024	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Нельсон	-62,235606	-59,010383	ПА	20.01.2024	<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Prasiola crispa</i>
О. Нельсон	-62,235707	-58,998198	ПА	20.01.2024	<i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Нельсон	-62,235732	-58,997602	ПА	20.01.2024	<i>Syntrichia filaris</i>
О. Нельсон	-62,235825	-58,997019	ПА	20.01.2024	<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Нельсон	-62,23607	-58,998885	ПА	20.01.2024	<i>Bryum pseudotriquetrum</i>
О. Нельсон	-62,240331	-58,997834	ПА	20.01.2024	<i>Warnstorfia sarmentosa</i>
О. Нельсон	-62,240653	-58,994628	ПА	20.01.2024	<i>Drepanocladus longifolius</i> , <i>Warnstorfia sarmentosa</i>
О. Нельсон	-62,242511	-58,992225	ПА	20.01.2024	<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Нельсон	-62,247171	-58,97889	ПА	20.01.2024	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Ноб	-65,20515	-64,31432	ТрВ	22.02.2020	<i>Sanionia</i> sp.
О. Паркуа-Па	-67,57904	-67,25851	III	2020	<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,16543	-64,14267	ТрВ	24.02.2020	<i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta
О. Пітерман	-65,171217	-64,1365	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,174233	-64,140633	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,17435	-64,142267	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,177733	-64,14675	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,178017	-64,146117	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,1783	-64,14065	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Пітерман	-65,178383	-64,144483	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
Безіменний острів Пітт №4	-65,43937	-65,35348	ТрВ	2020	<i>Sanionia</i> sp.
О. Расмусен	-65,257289	-64,078136	КП	20.02.2022	гніздовий матеріал <i>Stercorarius maccormicki</i> : <i>Deschampsia antarctica</i> , <i>Bryum</i> sp., <i>Sanionia</i> sp.
О. Расмусен	-65,25719	-64,07707	ТрВ	07.03.2020	<i>Sanionia</i> sp., невизначені Bryophyta
О. Сагайдачного	-65,497431	-64,41058	КП	09.01.2024	<i>Sanionia georgicouncinata</i> , <i>Bartramia patens</i> , <i>Pohlia nutans</i>

О. Сагайдачного	-65,497967	-64,4126	ТрВ	2008	<i>Sanionia</i> sp.
О. Скуа	-65,249232	-64,270183	КП	04.03.2022	<i>Cratoneuropsis relaxa</i>
О. Скуа	-65,250317	-64,266583	КП	20.01.2024	<i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Скуа	-65,25515	-64,273117	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Скуа	-65,25515	-64,274783	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Скуа	-65,25518	-64,2745	ТрВ	18.03.2020	<i>Polytrichum strictum</i>
О. Скуа	-65,25518	-64,2745	ТрВ	18.03.2020	невизначені Bryophyta
О. Східне Порося	-65,242139	-64,271194	СО	26.02.2021	<i>Sanionia</i> sp.
О. Східне Порося	-65,243405	-64,270425	ТрВ	12.02.2020	невизначені Bryophyta
О. Торгерсен	-64,77158	-64,07422	ТрВ	03.03.2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Prasiola crispa</i> , невивзначені Bryophyta
О. Триніті	-63,902129	-60,756106	ПІ	21.01.2022	<i>Prasiola crispa</i> та мул
О. Ту-Гаммок	-64,17124	-61,71869	ПІ	29.01.2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i>
О. Україна	-65,32795	-64,140833	КП	18.02.2024	<i>Polytrichum strictum</i>
О. Україна	-65,327583	-64,143667	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Україна	-65,3289	-64,162633	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Уругвай	-65,242333	-64,222583	КП	10.02.2024	<i>Polytrichum strictum</i>
О. Уругвай	-65,240133	-64,22995	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,116796	-64,071329	КП	25.01.2022	<i>Sanionia</i> sp.
О. Ховгарт	-65,120233	-64,067633	КП	12.02.2024	<i>Polytrichastrum alpinum</i>
О. Ховгарт	-65,1206	-64,0675	КП	12.02.2024	<i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Brachythecium austrosalebrosus</i>
О. Ховгарт	-65,120832	-64,068486	КП	12.02.2022	<i>Polytrichum strictum</i>
О. Ховгарт	-65,11934	-64,07341	ТрВ	24.02.2020	гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i> : <i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Usnea antarctica</i>
О. Ховгарт	-65,11934	-64,07341	ТрВ	24.02.2020	невизначені Bryophyta
О. Хорсшо	-67,80884	-67,29895	ПІ	2020	невизначені Bryophyta
О. Хук	-65,637208	-65,169749	ПІ	03.03.2024	<i>Barbilophozia hatcheri</i> , <i>Sanionia georgicouncinata</i>
О. Хук	-65,63811	-65,17224	ПІ	2020	<i>Polytrichum strictum</i> , <i>Sanionia</i> sp., невивзначені Bryophyta

О. Центральне Порося	-65,242083	-64,274917	СО	14.02.2021	<i>Sanionia</i> sp.
О. Янцелевичів	-65,23767	-64,2736	ТрВ	15.02.2020	гніздовий матеріал <i>Larus dominicanus</i>
Північний берег бухти Жирар	-65,129067	-63,9446	ТрВ	2020	<i>Sanionia</i> sp.
П-ів Еровсміт	-67,50422	-67,23165	ПІ	2020	<i>Sanionia</i> sp.
Підніжжя г. Скотт	-65,153476	-64,072531	ТрВ	2020	<i>Sanionia</i> sp.
Расмусен-Пойнт	-65,24781	-64,08469	ДІ	10.01.2020	<i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Prasiola crispa</i>
Расмусен-Пойнт	-65,247912	-64,083445	КП	10.03.2022	<i>Sanionia</i> sp.
Расмусен-Пойнт	-65,24775	-64,0836	ТрВ	2007	<i>Sanionia</i> sp.
Ск. Зуб	-65,25442	-64,27493	ТрВ	12.02.2020	<i>Usnea antarctica</i> , <i>Xanthoria</i> sp., невизначені Lichenes
Ск. Зуб	-65,25442	-64,27493	ТрВ	12.02.2020	<i>Usnea antarctica</i> , <i>Xanthoria</i> sp., невизначені Lichenes
Ск. Зуб	-65,25442	-64,27493	ТрВ	12.02.2020	<i>Sanionia</i> sp., <i>Warnstorfia fontinaliopsis</i> , <i>Deschampsia antarctica</i>
Ск. Зуб	-65,25442	-64,27493	ТрВ	12.02.2020	<i>Prasiola crispa</i>
Ск. Крапля	-65,246892	-64,24413	КП	03.02.2022	<i>Deschampsia antarctica</i>
Хибний мис Ренар	-65,02776	-63,8146	ТрВ	2020	<i>Sanionia</i> sp.

Додаток К

Дані про наявність *Belgica antarctica* на конкретних островах та локалітетах на континенті на основі аналізу літературних джерел (окрім вказаних у Kovalenko et al. (2021b) даних з українських антарктичних експедицій) та спеціалізованих інтернет-платформ за всю історію досліджень виду станом на 5 жовтня 2025 року

Локалітет	Дата	Автори
Безіменний острів, Алжирські о-ви	1950	Torres, 1953
Безіменний острів, о-ви Жубен	2018	Potts et al., 2020
Два безіменні острови, о-ви Розенталь	2016	Gantz et al., 2018
Берег Данко	2024	iNaturalist, n.d.
Берег Данко	2022	iNaturalist, n.d.
Берег Данко: гавань Неко	2023	iNaturalist, n.d.
Околиці станції імені Гонсалеса Відели	1960–1961	Martin, 1962; Wirth & Gressitt, 1967
Біско-Пойнт	2004	Day et al., 2009
Бонапарт-Пойнт	1966	Peckham, 1971
	1974–1975	Atchley & Hilburn, 1979; Atchley & Davis, 1979
	1980	Baust & Lee, 1983

	2006	Benoit et al., 2007b
	2006–2007	Li et al., 2009
Дютьєр-Пойнт	1960–1961	Wirth & Gressitt, 1967
Мельхіорські о-ви	1981–1982	Usher & Edwards, 1984
Мис Евенсен	2008	Edgington et al., 2023
	не вказано, не пізніше 2011	Allegrucci et al., 2012
	2023–2024	Teets & Kawarasaki, 2024
Мис Перес	1909	Keilin, 1913
Мис Такакі	1981–1982	Usher & Edwards, 1984
Мис Туксен	1909	Keilin, 1913
	1963	Wirth & Gressitt, 1967
Околиці станції «Палмер»	1977–1978	Baust et al., 1978; Baust & Edwards, 1979
	1977–1979	Edwards et al., 1979; Edwards & Baust, 1981
	1978–1980	Baust, 1980
	1979–1981	Baust & Lee, 1987
	1980	Lee & Baust, 1981
	1981	Lee & Baust, 1982a
	2006	Michaud et al., 2008
	2007	Finch et al., 2020
	2010	Teets et al., 2012b

	2011	Teets et al., 2013; Kelley et al., 2014
	2012	Harada et al., 2014
	2017	Teets et al., 2020
	2017–2018	Yoshida et al., 2021
	2018	Kawarasaki et al., 2019; Teets et al., 2019
	2020	Devlin et al., 2022
	не вказано	Baust, 1982; Sugg et al., 1983; Ajayi et al., 2021; Yoshida & Goto, 2023; Yoshida et al., 2025
О. Аделаїда: Розера-Пойнт	1981–1982	Usher, 1986
О. Амслер	1963	Wirth & Gressitt, 1967
	1966	Gressitt, 1967b, Strong, 1967; Peckham, 1971
	1974–1975	Atchley & Hilburn, 1979; Atchley & Davis, 1979
	1980	Baust & Lee, 1983
	2005–2007	Lee & Denlinger, 2015
	2006	Benoit et al., 2007a

	2006–2007	Lopez-Martinez et al., 2008
	2010	Goto et al., 2011; Teets et al., 2011
	2018	Potts et al., 2020
О. Анверс	1966	Gressitt, 1967a, 1967b
	не вказано, не пізніше 2004	Allegrucci et al., 2006
	2006–2007	Li et al., 2009
	не вказано, не пізніше 2011	Allegrucci et al., 2012
	2020	iNaturalist, n.d.
О. Ардлі	1982	Usher & Edwards, 1986
О. Астролябія	1981–1982	Usher & Edwards, 1984
	не вказано, не пізніше 2004	Allegrucci et al., 2006
О. Бут	1904	Roubaud, 1907
	1908–1909	Keilin, 1913
О. Великий Ялур	2006–2008	Caruso et al., 2013
О. Вінке	1908–1909	Keilin, 1913
	1963	Wirth & Gressitt, 1967
О. Галіндез	1963	Wirth & Gressitt, 1967
	1980	Block, 1982, 1983
	1981	Block, 1982
	2006–2008	Caruso et al., 2013
О. Гаррі	1898	Rübsaamen, 1906

О. Герміт	1974–1975	Atchley & Hilburn, 1979; Atchley & Davis, 1979
	2023	Devlin et al., 2025
О. Гіббс	1966	Gressitt, 1967b; Wirth & Gressitt, 1967
О. Гоудіє	не вказано, не пізніше 2011	Allegrucci et al., 2012
О. Гоудіє	1908	Keilin, 1913
	1974–1975	Atchley & Hilburn, 1979; Atchley & Davis, 1979
О. Грін	1981	Usher & Edwards, 1986
О. Ганд	не вказано, не пізніше 2011	Allegrucci et al., 2012
О. Ганд	2008	Edgington et al., 2023
О. Данко	не вказано, не пізніше 2011	Allegrucci et al., 2012
О. Дарбу	1981	Usher & Edwards, 1986
	1981–1982	Usher & Edwards, 1984
О. Дельта	1950	Torres, 1953
О. Десепшен	1966	Gressitt, 1967b; Wirth & Gressitt, 1967
О. Дрім	2010	Edgington et al., 2023
	2023–2024	Teets & Kawarasaki, 2024
	не вказано	Pavinato et al., 2019
О. Думер	1983	Meyer-Rochow & Reid, 1994
О. Елефант	1966	Gressitt, 1967b; Wirth & Gressitt, 1967

	2020	iNaturalist, n.d.
О. Ета	1950	Torres, 1953
О. Ірізар	2006–2008	Caruso et al., 2013
О. Касаб'янка	1908–1909	Keilin, 1913
О. Корморант	1966	Gressitt, 1967b
	1974–1975	Atchley & Hilburn, 1979; Atchley & Davis, 1979
	2006	Benoit et al., 2007a, 2007b
	2006–2007	Lopez-Martinez et al., 2008; Teets et al., 2008; Benoit et al., 2009; Elnitsky et al., 2009; Li et al., 2009; Yi et al., 2011
	2010	Goto et al., 2011; Teets et al., 2011; Edgington et al., 2023
	2011	Teets et al., 2012a; Kawarasaki et al., 2013, 2014a, 2014b
	2016	Holmes et al., 2019
	2016–2017	Spacht et al., 2021
	2018	Potts et al., 2020
О. Крістін	1974–1975	Atchley & Hilburn, 1979; Atchley & Davis, 1979
	2005–2007	Lee & Denlinger, 2015
	2011	Teets et al., 2012a; Kawarasaki et al., 2013, 2014b
	2017	Finch et al., 2020
	2018	Potts et al., 2020

О. Кувервіль	2016	iNaturalist, n.d.
	2017	
	2019	
	2023	
О. Лаготеллері	2022	Secretariat of the Antarctic Treaty, 2022
О. Леопард	1981	Usher & Edwards, 1984
О. Лівінгстон: п-ів Баєрс	1981	Usher & Edwards, 1986; Richard et al., 1994
	1991	Richard et al., 1994
	2001–2010	Rico & Quesada, 2013
	не вказано, не пізніше 2011	Allegrucci et al., 2012
О. Літчфілд	1966	Gressitt, 1967b
	1974–1975	Atchley & Hilburn, 1979; Atchley & Davis, 1979
О. Нансена: скеля поблизу	1966	Wirth & Gressitt, 1967
О. Олександра І	не вказано	Kozeretska et al., 2022
О. Омега	1950	Torres, 1953
О. Пінгвін	1966	Gressitt, 1967b
О. Пітерман	1909	Keilin, 1913
	2006–2008	Caruso et al., 2013
	2007–2010	Trokhymets et al., 2014

	не вказано, не пізніше 2011	Allegrucci et al., 2012
О. Плено	1963	Wirth & Gressitt, 1967
	1965	
	2024	iNaturalist, n.d.
О. Сноу	1991	Richard et al., 1994
	2025	iNaturalist, n.d.
О. Сперт	2008	Edgington et al., 2023
О. Сперт	не вказано, не пізніше 2011	Allegrucci et al., 2012
О. Тауер	1966	Gressitt, 1967b
О. Торгерсен	1963	Wirth & Gressitt, 1967
	1965	
	1966	
	1980	Lee & Baust, 1982b; Baust & Lee, 1983
	1981	Lee & Baust, 1982b
	2005	Lee et al., 2006; Rinehart et al., 2006; Hayward et al., 2007; Elnitsky et al., 2008
	2005–2007	Lee & Denlinger, 2015
	2006	Benoit et al., 2007a, 2007b
	2006–2007	Lopez-Martinez et al., 2008; Teets et al., 2008; Li et al., 2009
	2017	Gantz et al., 2020
	2018	Potts et al., 2020

О. Ту-Гаммок	2024	iNaturalist, n.d.
О. Україна	2008	Edgington et al., 2023
	не вказано, не пізніше 2011	Allegrucci et al., 2012
О. Уругвай	1964	Tilbrook, 1967
О. Хамбл	1966	Gressitt, 1967b
	1980	Baust & Lee, 1983
	2006–2007	Elnitsky et al., 2009; Yi et al., 2011
	2010	Goto et al., 2011; Teets et al., 2011; Edgington et al., 2023
	2011	Teets et al., 2012a; Kawarasaki et al., 2013, 2014b
	2016–2017	Spacht et al., 2021
	не вказано	Pavinato et al., 2019
О. Ховгард	1904	Roubaud, 1907
	1963	Wirth & Gressitt, 1967
	1965	
О. Хук	1969	Schuster, 1969
О. Шорткат	1974–1975	Atchley & Hilburn, 1979; Atchley & Davis, 1979
О. Штрандтман	1974–1975	Atchley & Hilburn, 1979; Atchley & Davis, 1979
Острови біля станції «Примавера»	1996	GBIF.org, 2025
О-ви Реф'юдж	1981	Usher & Edwards, 1984

О-ви Терра-Фірма	припущення	Usher & Edwards, 1984
О-ви Форе	1981	Usher & Edwards, 1986
П-ів Санавірон	2019	iNaturalist, n.d.
Расмусен-Пойнт	2023–2024	Teets & Kawarasaki, 2024
С'єрва-Пойнт	не вказано, не пізніше 2011	Allegrucci et al., 2012
О-ви Гастона	1966	Gressitt, 1967b
Ск. Орфорд	1982	Usher & Edwards, 1984
Спайгот-Пойнт	2020	iNaturalist, n.d.
	2025	
Хр. Ред-Рок	1981	Usher & Edwards, 1984

Додаток Л

Координати місць острова Пітерман (архіпелаг Вільгельма), де були відібрані личинки IV віку *Belgica antarctica* для аналізу наявності статевого диморфізму з морфометричними параметрами головної капсули, виконаного в роботі Kovalenko et al. (2022)

№	Код зразка	Широта	Довгота	Висота, м н. р. м.
1	2B	-65,177167°	-64,145183°	0
2	4B	-65,173800°	-64,134667°	1
3	7B	-65,172567°	-64,134700°	4
4	0B	-65,176017°	-64,140000°	1
5	251A	-65,177100°	-64,143633°	0
6	0A	-65,178383°	-64,144483°	0
7	0Z	-65,172333°	-64,137833°	13

Додаток М

**Спадкові хромосомні інверсії політенних хромосом слинних залоз
личинок *Belgica antarctica*, виявлені протягом усього часу дослідження виду**

Аберація, назва (за наявності)	Хромосома, ділянки	Вперше виявлено	Кількість серед перевіраних за весь час	
			локалітетів з інверсією	особин з інверсією
гетерозиготна інверсія	I, 10–23	Початок 1960-х (Martin, 1962)	4/26	17/1436
гетерозиготна інверсія, А	II, 22–28	Літо 1974–1975 (Atchley & Davis, 1979)	25/26	691/1436
гетерозиготна інверсія, В	II, 3–10	Літо 1974–1975 (Atchley & Davis, 1979)	25/26	497/1436
гетерозиготна інверсія	II, 9–11	Лютий 2022 (Michailova et al., 2023)	1/26	1/1436
гетерозиготна інверсія, С	III, 21–24	Початок 1960-х (Martin, 1962)	21/26	165/1436
гетерозиготна інверсія, D1	III, 2–10	Лютий 2022 (Michailova et al., 2023)	6/26	56/1436
зчеплена зі статтю гетерозиготна інверсія, D	III, 11–12	Літній сезон 1974–1975 (Atchley & Davis, 1979)	24/26	53/244*

Примітка. * – у статті Atchley and Davis (1979) кількість особин зі зчепленою зі статтю інверсією D не наводиться; лише вказано, що вона присутня в гетерозиготному стані в усіх самців і відсутні значущі відмінності між дослідженими локалітетами, тому надано загальну кількість протестованих та кількість індивідів з інверсією без зазначеної роботи.

Додаток Н

Дані щодо особливостей різних популяцій *Belgica antarctica* за частотами незчеплених зі статтю спадкових гетерозиготних інверсій політенних хромосом слинних залоз личинок IV віку та їхніх комбінацій, а також їх порівняння за різними параметрами згідно з Kovalenko (2024). Жирним шрифтом виділено значення *p*, які вказують на наявність статистично достовірної різниці при їх порівнянні за певними параметрами

Код зразків	Особини з принаймні однією незчепленою зі статтю гетерозиготною спадковою інверсією	Особини з принаймні однією гетерозиготною спадковою інверсією на хромосомі II	Особини з принаймні однією незчепленою зі статтю гетерозиготною спадковою інверсією на хромосомі III	Інверсія у ділянках 10–23 хромосоми I	Інверсія A на хромосомі II	Інверсія B на хромосомі II	Інверсія у ділянках 9–11 хромосоми II	Інверсія C на хромосомі III	Інверсія D1 на хромосомі III
B1105	0,760	0,72	0,40	0 ¹	0,68 ¹	0,32 ¹	0 ¹	0,12 ¹	0,28 ¹
B1109	0,650	0,55	0,30	0,15 ¹	0,20 ¹	0,4 ¹	0 ¹	0 ¹	0,30 ¹
B1039	0,920	0,84	0,36	0,12 ¹	0,72 ¹	0,52 ¹	0 ¹	0,04 ¹	0,32 ¹
B1316	0,6552	0,5517	0,4138	0 ¹	0,4828 ¹	0,1724 ¹	0 ¹	0 ¹	0,4138 ¹
Gal1	0,4286	0,3143	0,20	0 ²	0,20 ²	0,1143 ²	0 ²	0 ²	0,20 ²
Gal2	0,7742	0,6452	0,5484	0 ²	0,4516 ²	0,2581 ²	0,0323 ²	0,0323 ²	0,5161 ²
WI2020	0,875	0,75	0,25	0 ³	0,625 ³	0,5 ³	0 ³	0,25 ³	0 ³
GVB1962	0,1605	0	0,037	0,1235 ⁴	0 ⁴	0 ⁴	0 ⁴	0,037 ⁴	0 ⁴
AA1	0,534	0,482	0,069	0 ⁵	0,379 ⁵	0,224 ⁵	0 ⁵	0,069 ⁵	0 ⁵
AC1	0,742	0,727	0,073	0 ⁵	0,439 ⁵	0,394 ⁵	0 ⁵	0,073 ⁵	0 ⁵
AE1	0,730	0,65	0,254	0 ⁵	0,444 ⁵	0,492 ⁵	0 ⁵	0,254 ⁵	0 ⁵
AF1	0,773	0,749	0,136	0 ⁵	0,523 ⁵	0,409 ⁵	0 ⁵	0,136 ⁵	0 ⁵
AG1	0,735	0,734	0,061	0 ⁵	0,571 ⁵	0,367 ⁵	0 ⁵	0,061 ⁵	0 ⁵

AG2	0,727	0,727	0,078	0 ⁵	0,571 ⁵	0,377 ⁵	0 ⁵	0,078 ⁵	0 ⁵
AJ1	0,731	0,731	0	0 ⁵	0,613 ⁵	0,247 ⁵	0 ⁵	0 ⁵	0 ⁵
AJ3	0,634	0,622	0,061	0 ⁵	0,524 ⁵	0,317 ⁵	0 ⁵	0,061 ⁵	0 ⁵
AJ4	0,813	0,781	0,047	0 ⁵	0,513 ⁵	0,438 ⁵	0 ⁵	0,047 ⁵	0 ⁵
AM1	0,745	0,709	0,20	0 ⁵	0,618 ⁵	0,20 ⁵	0 ⁵	0,20 ⁵	0 ⁵
AM5	0,847	0,667	0,431	0 ⁵	0,542 ⁵	0,306 ⁵	0 ⁵	0,431 ⁵	0 ⁵
AM6	0,647	0,646	0	0 ⁵	0,529 ⁵	0,235 ⁵	0 ⁵	0 ⁵	0 ⁵
AO1	0,757	0,685	0,314	0 ⁵	0,514 ⁵	0,443 ⁵	0 ⁵	0,314 ⁵	0 ⁵
AO4	0,667	0,636	0,121	0 ⁵	0,53 ⁵	0,288 ⁵	0 ⁵	0,121 ⁵	0 ⁵
AO5	0,855	0,743	0,258	0 ⁵	0,452 ⁵	0,5 ⁵	0 ⁵	0,258 ⁵	0 ⁵
AO6	0,762	0,753	0,02	0,0099	0,505 ⁵	0,535 ⁵	0 ⁵	0,02 ⁵	0 ⁵
AP1	0,884	0,744	0,372	0 ⁵	0,419 ⁵	0,512 ⁵	0 ⁵	0,372 ⁵	0 ⁵
EA1	0,878	0,837	0,041	0 ⁵	0,551 ⁵	0,592 ⁵	0 ⁵	0,041 ⁵	0 ⁵
Значення p (критерій Фішера з моделюванням Монте-Карло, B = 10 000)	$9,999 \times 10^{-5}$	$9,999 \times 10^{-5}$	$9,999 \times 10^{-5}$	$9,999 \times 10^{-5}$	$9,999 \times 10^{-5}$	$9,999 \times 10^{-5}$	0,1003	$9,999 \times 10^{-5}$	$9,999 \times 10^{-5}$
Значення p (H - критерій Крускала- Уолліса, згруповано за рівнем орнітогенного впливу)	0,9535	0,8071	0,5013	0,643	0,5004	0,6671	0,3679	0,4586	0,3041
Значення p (H - критерій Крускала- Уолліса, згруповано за параметром типу субстрату)	0,1081	0,1804	0,3033	0,507	0,1789	0,1463	0,879	0,05634	0,0287

Значення p (U -критерій Манна-Уїтні, згруповано за тим, чи зібрано особин з гніздового матеріалу)	0,381	0,381	0,8571	0,4687	0,4344	0,8571	0,7518	0,1595	0,5714
Значення p (U -критерій Манна-Уїтні, згруповано за періодом збору зразків: XX та XXI століття)	0,8214	0,4523	0,00503	0,25	0,8623	0,6646	0,1186	0,0721	$9,735 \times 10^{-5}$

Примітки:

¹ – дані Kovalenko (2024);

² – дані Michailova et al. (2023);

³ – дані Michailova et al. (2021a);

⁴ – дані Martin (1962);

⁵ – дані Atchley and Davis (1979).