

УДК 595.772.6

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ РОДА *PHILIPOMYIA* (DIPTERA, TABANIDAE) И ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС

Р. В. Андреева

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: rimma.andreeva@gmail.com

Получено 9 апреля 2012

Принято 28 мая 2012

Фенотипическая изменчивость видов рода *Philipomyia* (Diptera, Tabanidae) и их таксономический статус. Андреева Р. В. — Исследован диапазон изменчивости морфологических признаков видов рода *Philipomyia* Olsufjev, 1964, которые, будучи представителями предгорно-горного ландшафтного комплекса, характеризуются высокой экологической пластичностью. Разнообразие комбинативных сочетаний морфологических элементов и структур затрудняет правильность идентификации, а также ставит под сомнение таксономический статус вида. Исследование экологии, морфологии и условий развития личинок каждого из видов рода позволило достоверно подтвердить их таксономический статус и выявить вероятные причины, способствовавшие формированию вариативности в филогенезе.

Ключевые слова: слепни, род *Philipomyia*, изменчивость, личинки, экология, морфология, таксономический статус.

Phenotypic Variability and Taxonomical Status of the Species of the Genus *Philipomyia* (Diptera, Tabanidae). Andreeva R. V. — Range of variability of morphological characters is studied for the species of the genus *Philipomyia* Olsufjev, 1964, which have wide ecological plasticity as representatives of the mountain landscape complex. Diversity of combinations of several variable morphological elements and structures complicates correct identification as well as puts in question taxonomical status of the species. Studies of larval ecology, morphology and conditions of the development for each species of the genus allowed reliable confirmation of their taxonomical status and to reveal likely causes, which promote morphological variation of these species in phylogenesis.

Key words: horseflies, genus *Philipomyia*, variability, larvae, ecology, morphology, taxonomical status.

Введение

Род *Philipomyia* Olsufjev, 1964 объединил три вида слепней (Олсуфьев, 1964), внешне не отличающихся от представителей рода *Tabanus* Linnaeus, 1758, к которому они и были отнесены ранее. Указанные виды также были перенесены в трибу *Diachlorini* Enderlein, 1922, став третьим родом этой трибы в Палеарктике, тогда как фауна Неарктики насчитывает около 47 её родов. Хотя все три вида известны достаточно давно, проведённые таксономические изменения на уровне трибы и рода не вызвали сомнений, учитывая определяющую роль основных признаков, использованных в филогенетическом анализе — необычно удлинённая узкая форма сперматек у самок и голая базикоста (продолговатый придаток у основания крыла). Иное положение сложилось с видовой диагностикой трудно различимых *P. graeca* Fabricius, 1794 и *P. aprica* Meigen, 1820. Последний из них был признан не всеми специалистами (Leclercq, 1966), а в качестве подвида из южной Турции (Булгар-Даг, Тавр) очень кратко описан *P. graeca zizinae* Leclercq, 1967. Трудность идентификации как этих, так и других близкородственных видов слепней заключается в том, что их диагностика часто построена на характеристиках цвета и величины элементов рисунка брюшка, подверженных значительной вариативности. Тем не менее видовой статус обоих этих видов окончательно подтвержден выведением имаго *P. graeca* из

личинки, отличающихся от таковых *P. aprica* по признакам, равноценным тем, что отличают и личинки *P. rohdendorfi* Olsufjev, 1937.

Индивидуальная изменчивость распространенных видов слепней имеет сравнительно широкий диапазон и проявляется в вариабельности размеров тела, различных морфологических структур — в том числе терминалий, цвета и формы рисунка на брюшке (Шевченко, 1961; Олсуфьев, 1977; Матвеев, 2007). Основную часть этих показателей обычно используют в таблицах для определения видов.

Исследование слепней на популяционном уровне не проводили; относительно фенотипической изменчивости пока сделан первый шаг (Негробов и др., 2001). Количественная неадекватность собранного материала и особенности распределения мест развития личиночных форм в природе в настоящее время не позволяют установить связь между местом обитания и частотой различных форм. Относительно имаго, в статье рассмотрена сравнительная характеристика диапазона изменчивости основных признаков для видов рода, различающихся в природе экологически и численно. В литературе большинство исследований фенетической изменчивости проведено на взрослых формах. Эволюционная биология развития рассматривает воздействие на организм совокупности факторов влияния от начала его зарождения равноценно для всех стадий онтогенеза. Располагая многолетним опытом изучения экологии личиночных форм и учитывая, что эта стадия, будучи самой продолжительной в жизненном цикле слепней, наиболее подвержена влиянию внешних факторов, автор счёл целесообразным охарактеризовать паратипическую компоненту и её роль в фенотипической изменчивости видов рода, поскольку фенотип — частный случай реализации генотипа в конкретных условиях.

Материал и методы

Материалом для исследования фенотипической изменчивости видов рода *Philipomyia* послужили собранные автором личинки и имаго из следующих мест: Азербайджан: окр. с. Конахкенд, высота 1540 м — 83 экз. *P. aprica*, 17.07.2009; Тальш, окр. с. Паркент — 15 экз. *P. aprica* и 7 экз. *P. graeca*, 25–27.06.1999; Армения, зап. Хосров — 12 экз. *P. graeca*, 10–12.07.1980; Грузия, перевал Цхра-Цхаро высота 2070 м — 5 экз. *P. rohdendorfi*, 17–21.07.1980; Турция, окр. г. Эскишехир высота 1450 м — 24 экз. *P. aprica* и 6 экз. *P. graeca*, 18–23.07.2008; окр. г. Трабзон, высота 1940 м — 12 экз. *P. rohdendorfi*, 16–17.07.2009; окр. г. Артвин, с. Корагёль высота 1160 м — 6 экз. *P. graeca* и с. Шаушат, высота 2000 м — 12 экз. *P. rohdendorfi*, с. Гиресун, высота 2070 м — 14 экз. *P. rohdendorfi*, 19–24.07.2009. Наводящим фактором при поиске личинок обычно служили локальные сборы взрослых насекомых сачком стандартного диаметра кошением по растительности, около выпасавшихся животных и на себе. Личинок дорасивали в лаборатории по собственной методике до выхода крыленных насекомых, затем их идентифицировали (Андреева, 1984). Проведена работа с коллекциями слепней в Национальном естественно-историческом музее в Вене (Австрия) и Зоологическом музее в Праге (Чехия, Кунратице).

Распространение и экология

Ареалы *P. aprica* и *P. graeca* могут быть охарактеризованы как обширное, разнообразное в ландшафтно-экологическом отношении пространство. Наиболее широкий ареал у *P. aprica* — от Испании до северо-востока Ирана, на севере Европы — до Бельгии, на юге — до берегов Средиземного моря. Почти столь же широк ареал *P. graeca*, но его северная граница в центральной Европе ограничена югом Словакии; на юго-востоке он известен до Турции. Ареал — одно из свойств вида, но на всей обширной территории, которую он охватывает, вид распределяется в локалитетах, соответствующих преферентности этого вида к конкретной ландшафтной зоне. Оба указанных вида относятся к обитателям горно-лесной зоны и отмечены, начиная от предгорий до высоты 2000 м (Chvala et al., 1972), однако их личинки не обнаружены выше 1500 м. По численности в пределах мест обитания охарактеризованы в различных публикациях либо как «обычные», либо как «многочисленные». *P. rohdendorfi* до недавних пор считали эндемиком Кавказа, где он отмечен от северных склонов Главного Кавказского хребта до юга Дагестана и северо-запада Азербайджана. Но в последнее десятилетие появились сообщения о нахождении этого вида на севере Турции в различных пунктах хребта Карадениз-Даглары (окр. городов Трабзон и Артвин) и расположенного южнее внутреннего хребта Ялнызгам (с. Шаушат) (Hayat, Schacht, 2000). Оба хребта на северо-востоке Турции примыкают к Аджаро-Имеретинскому хребту, расположенному на юго-западе Грузии, так что нахождение *P. rohdendorfi* в близлежащих к Кавказу горных хребтах Турции вполне естественно. Локальность ареала этого вида по сравнению

с таковыми *P. aprica* и *P. graeca* объясняется тем, что развитие его личинок приурочено исключительно к субальпийской и альпийской зонам.

Основные результаты исследований

Распространение различных видов слепней приурочено к местности, где их личинки обеспечены комплексом условий, необходимых для развития. После метаморфоза насекомые разлетаются от мест развития личинок на расстояние 2–8 км, и их состав в пределах биотопов носит смешанный характер (Балашов и др., 1985). Личинки всех видов рода относятся к морфоэкологическому типу эдафобионтов из подкласса цеспитобионтов (Андреева, 1990).

В горных условиях, в отличие от равнинных, жизнь организмов подвержена многим дополнительным факторам, таким как повышенная инсоляция, резкие перепады суточных температур и влажности, сокращение периода активности и ряда других. Не поддающееся учёту природное разнообразие (часто даже в пределах одного хребта), как результат различий в экспозиции, либо расположения элементов ландшафтно-экологического комплекса, становится причиной распределения личинок одного вида в несопоставимых биотопах. Ведущим критерием для выбора мест развития личинок является влажность. Расположение местообитаний ассоциаций личинок из 2–6 особей определяется в каждом конкретном случае надёжностью достаточного увлажнения почвы в течение всего срока развития. Так, в мягких гумидных условиях низкогорий Талыша (с. Паркент) и относительно засушливых условиях покрытых лесом армянских нагорий (заповедник Хосров), личинки *P. aprica* неоднократно были обнаружены в дерновине на лесных полянах при полном отсутствии водоёмов. Многочисленные попытки найти личинок этого же вида в горных лесах Турции (ряд пунктов хребта Карадениз-Даглары и в окр. г. Эскишехир) оказались безрезультатными. В конечном итоге личинки были выявлены в этих пунктах, но не далее 30–50 см от воды, в прибрежной части лесных ручьёв.

Большое влияние на физиологические процессы в организме насекомых оказывают вариации микроклимата в различных местообитаниях, связанные с непостоянством суточных температур. Жизнедеятельность насекомых, как пойкилотермных организмов очень зависит от температуры окружающей среды, определяющей в филогенезе внутривидовую изменчивость температурных норм развития. В наших наблюдениях за активностью питания, сохраняющейся у личинок многих видов до 8–10 °С, отмечена более высокая лабильность горных кавказских и среднеазиатских видов, в том числе *P. aprica*, выработавшаяся в условиях суточных колебаний температуры. Активность питания у личинок горных видов сохранялась при температуре на 2–3 °С ниже. Это соответствует результатам исследований об увеличении скорости физиологических процессов у насекомых и простейших под влиянием переменных температур (Заар и др., 1989). Состав пищи, температурный режим питания наряду с длительностью вегетационного периода и генетическими свойствами особей определяют продолжительность развития личинок слепней, которая для рода *Philipomyia* составляет 22–23 месяца. От условий питания и роста личинок зависит изменчивость размеров тела взрослых насекомых. Установлено, что длина тела у самок 47 видов фауны Казахстана варьирует в пределах 13–50 % по отношению к средней величине этого признака (Шевченко, 1961). Анализ размеров видов рода *Philipomyia* выявил различия этих показателей в 12–37 %. Длина крыла изменяется от 9 до 22 %. Однако основные трудности идентификации видов составляет вариабельность окраски и размеров различных структур. Из семи признаков таблицы для определения видов рода для пяти здесь

же приведены возможные варианты изменчивости, по сути стирающие границу в их значении.

Наиболее вариабельна окраска брюшка, цветовую гамму которого составляют как собственная пигментация тергитов и стернитов, так и опушение из различных по величине и цвету волосков и щетинок. Комбинативные сочетания этих элементов, их окраска и величина пятен и полос, которые они образуют, создают большое разнообразие фенотипов, особенно у широко распространенных видов *P. aprica* и *P. graeca*. Типовой паттерн рисунка дорсальной поверхности брюшка *P. aprica* (рис. 1, *a*) согласно описанию (Олсуфьев, 1977) практически не отличается от такового, приведенного для *P. graeca* — это чёрное брюшко с крупными желтовато-коричневыми пятнами по бокам I–III тергитов, (рис. 2, *a*). Густые желтовато-серые волоски образуют отчётливое окаймление заднего края тергитов. Посредине брюшка на фоне чёрной полосы, разделяющей жёлто-коричневые пятна, явно виден продольный ряд светлых треугольных пятен, образованных густыми серебристо-серыми волосками. С вентральной стороны желтовато-коричневое от основания брюшко завершается V–VII стернитами чёрного цвета. Брюшко *P. graeca* вентрально преимущественно тёмное с сероватым окаймлением по нижнему краю стернитов; I–II стерниты по бокам жёлто-коричневые с крупным чёрным пятном посредине (рис. 3, *b*).

Морфологический анализ слепней, собранных в различных пунктах Закавказья и севера Турции, показал, что у обоих видов в большей или меньшей мере вариабельности подвержены все перечисленные структуры и интенсивность окраски. Размеры латеральных пятен на I–III тергитах изменяются так, что ширина разделяющей их чёрной полосы варьирует от 1/3 ширины брюшка до совсем узкой прерывистой (рис. 1, *b*, *в*; рис. 2, *b*, *в*); различна степень выраженности серебристо-серого окаймления нижнего края тергитов и срединного ряда треугольных пятен — до полного их отсутствия. На вентральной стороне брюшка *P. aprica* у 17 % экземпляров на II стерните отмечено тёмное пятно, по описанию свойственное *P. graeca* (рис. 3, *a*). Жёлто-коричневые пятна по бокам I–II стернитов у видов *P. graeca* могут практически отсутствовать (рис. 3, *в*). Отмеченные отклонения признаков от типового описания комбинируются у экземпляров обоих видов в самых различных сочетаниях, что существенно затрудняет определение. Вариабельность

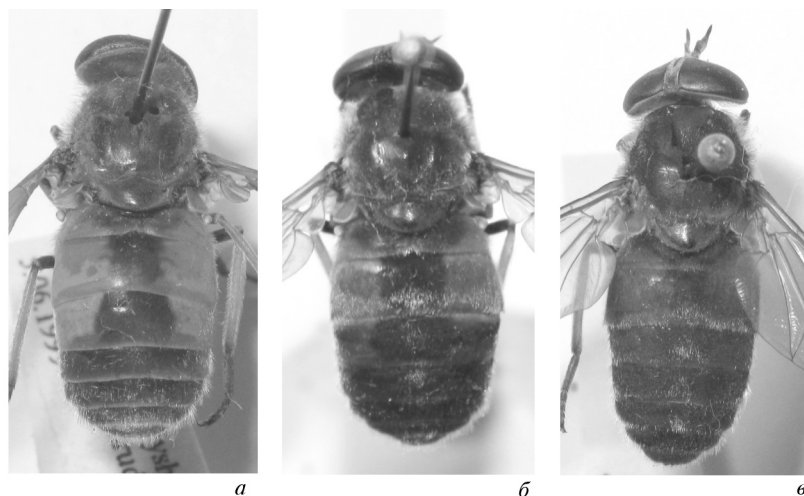


Рис. 1. Варианты рисунка дорсальной поверхности брюшка *P. aprica*: *a* — вариант, близкий к описанию типа; *b*, *в* — вариабельность размеров латеральных пятен и опушения нижнего края тергитов.

Fig. 1. Variations of the dorsum pattern of *P. aprica*; *a* — variant most similar to the description of the type; *b*, *c* — variation of the lateral spots size and pubescence of the lower margin of tergites.

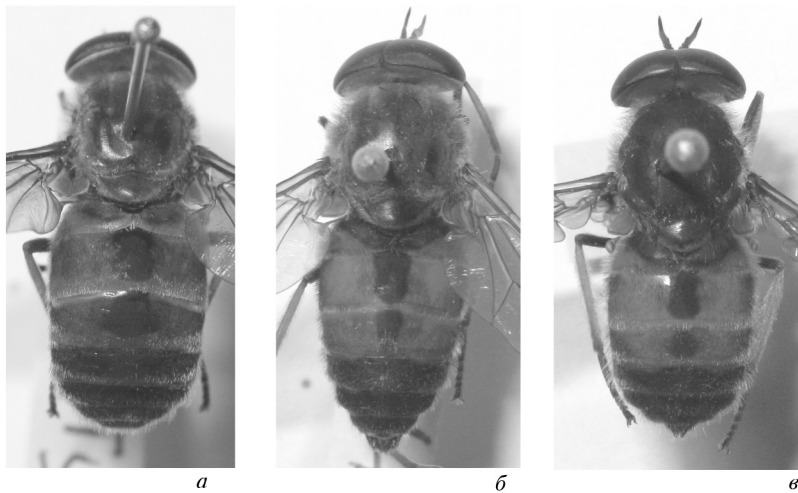


Рис. 2. Варианты рисунка дорсальной поверхности брюшка *P. graeca*: *a* — вариант наиболее близкий к описанию типа; *б, в* — варибельность размеров латеральных пятен и опушения нижнего края тергитов.

Fig. 2. Variations of the dorsum pattern of *P. graeca*: *a* — variant most similar to the type description; *b, c* — variation of the lateral spots size and pubescence of the tergites lower margin.

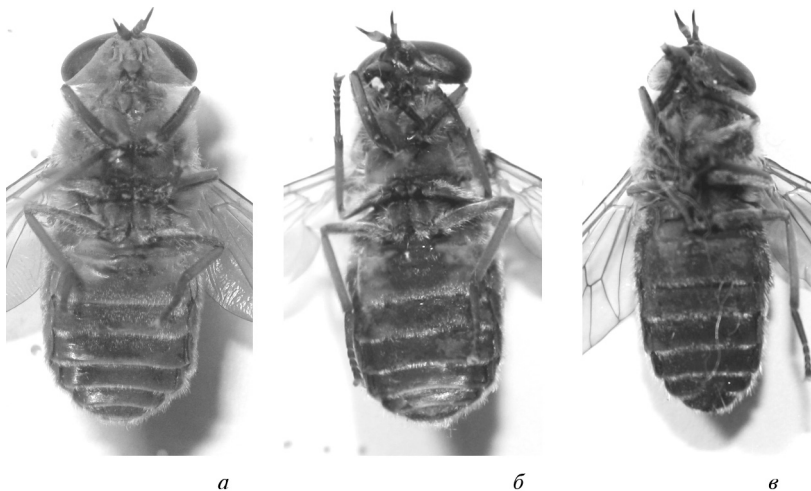


Рис. 3. Варианты рисунка вентральной поверхности брюшка: *a* — *P. aprica*; *б, в* — *P. graeca*.

Fig. 3. Version of the abdomen pattern: *a* — *P. aprica*; *б, в* — *P. graeca*.

свойственна также очертаниям и размерам органов чувств и деталям строения головы, которые важны в качестве весомых признаков для идентификации вида. У самок в небольших пределах изменчива ширина лобной полоски, очертания лобных мозолей; на пальцах варьирует соотношение волосков различного цвета; непостоянна форма и окраска 3-го членика усиков. Изменчивость его формы весьма проблематична при идентификации видов *P. aprica* и *P. graeca*, поскольку этот признак наиболее весомый и находится на первом месте каждой тезы таблицы для определения видов (рис. 4, *a, б*). Соответствующая описанию для *P. graeca* форма с «остроугольным выступом в виде зубца» в верхней части членика (рис. 4, *б*) была отмечена лишь у 23,6 % экземпляров из 38, просмотренных в коллекции Анатолийского университета (Турция, г. Эскишехир) и 80 экз. из коллекции Зоологического музея (Чехия, Кунратиче). У остальных экземпляров *P. graeca* отсут-

ствовало чёткое различие в форме выступа на верхней части III членика усиков от такового у особей *P. aprica* (рис. 4, а), варьибельна также интенсивность окраски самого III членика. Изменчива и величина промежутка между границей лобного треугольника и основанием лобной мозоли — по описанию он в 1,5 раза превосходит ширину основания мозоли — признак второй тезы. Реально промежуток между этими структурами у большинства экземпляров *P. graeca* меньше половины ширины основания мозоли, у 18 % экземпляров этот промежуток либо незначителен, либо отсутствует подобно тому, что свойственно *P. aprica*.

P. rohdendorfi внешне отличается от обоих рассмотренных видов в основном интенсивностью окраски, как большинство насекомых, обитающих в высокогорьях и подверженных меланизму. Цвет латеральных пятен на дорсальной поверхности брюшка варьирует от красно-бурого до золотисто-коричневого; каждое из них занимает не более 1/3 ширины брюшка, в верхней половине тергитов их могут перекрывать чёрные выступы срединной полосы (рис. 5, а). У большинства экземпляров хорошо выражено серебристо-серое окаймление нижнего края тергитов и продольный ряд треугольных пятен (рис. 5, б). Вентральная поверхность чёрная с небольшими коричневатыми пятнами по бокам I–II стернитов и отчетливым светлым окаймлением по их нижнему краю. Основание лобной мозоли почти соприкасается с границей лобного треугольника; третий членик усиков целиком чёрный, редко в коричневатых волосках у основания (рис. 4, в). Из 86 исследованных экземпляров, незначительные отклонения соразмерности рисунка на брюшке отмечены у 7,74 %, а характеристики III членика усиков и расположения основания лобной мозоли практически остаются почти неизменными.

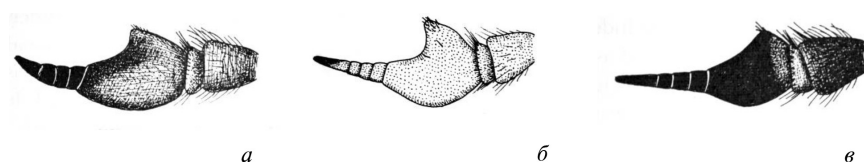


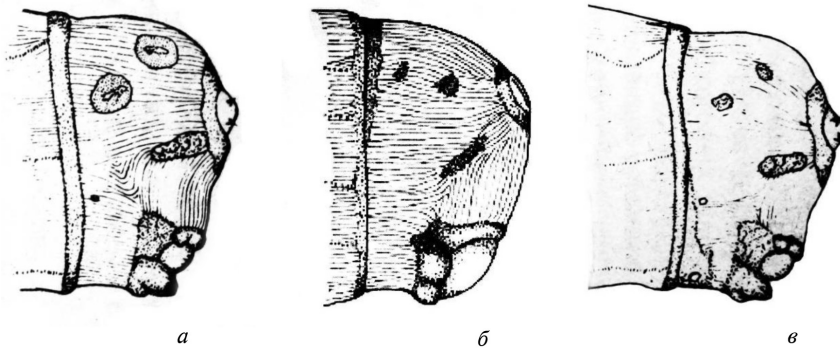
Рис. 4. Форма усика: а — *P. aprica*; б — *P. graeca*; в — *P. rohdendorfi* (по: Олсуфьев, 1977).

Fig. 4. Form of the antennae: а — *P. aprica*; б — *P. graeca*; в — *P. rohdendorfi* (after Olsufjev, 1977).



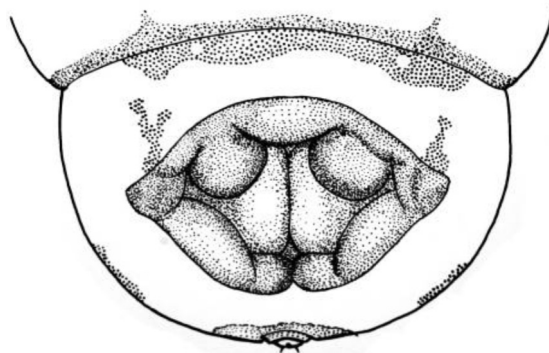
Рис. 5. Вариабельность рисунка дорсальной поверхности брюшка *P. rohdendorfi*: а — меланизм окраски; б — вариант наиболее близкий к описанию типа.

Fig. 5. Variations of the dorsum pattern of *P. rohdendorfi*: а — melanism of coloration; б — version most similar to the type description.

Рис. 6. Каудальный сегмент латерально: а — *P. aprica*; б — *P. graeca*; в — *P. rohdendorfi*.Fig. 6. Caudal segment, lateral view: а — *P. aprica*; б — *P. graeca*; в — *P. rohdendorfi*.

Личиночные формы представлены в исследованиях меньшим количеством, чем имагинальные, поскольку для их сборов необходим опыт и, что не менее важно, значительные физические усилия. Поскольку фактический материал состоит из 26 экз. *P. aprica*, 3 экз. *P. graeca* и 8 экз. *P. rohdendorfi*, следовательно, можно судить о вариабельности структур лишь личинок *P. aprica*.

Тело живых личинок у всех трёх видов цилиндрической формы, в передней части расширенное и заострённое у вершины; задний конец — тупо округлённый, покровы кремовато-белые. Отличительная черта экологии эдафобионтных личинок — пятнистое распределение ассоциаций из 2–6 ос. на значительных территориях, пригодных для развития. Видовые и родовые признаки у личинок рода *Philipomyia* находятся преимущественно на каудальном сегменте. Следует отметить, что их количество меньше, а надёжность выше, чем у взрослых форм, поскольку структура покровов, адаптированных к жизни в водной и почвенной средах, более однотипна. Видовая принадлежность устанавливается по состоянию хетоидного поля у основания сегмента. У *P. aprica* это поле отсутствует (рис. 6, а), у *P. graeca* оно расположено на дорсальной стороне сегмента (рис. 6, б) и у *P. rohdendorfi* — на вентральной (рис. 6, в). Другой признак — соотношение величины трёх латеральных хетоидных пятен по отношению к величине сегмента и их расположение на определённом расстоянии либо от основания, либо от вершины сегмента. Вариабельность величины пятен по отношению к величине сегмента незначительна даже у личинок разных возрастных категорий. Конкретность и однозначность признаков, определяющих видовую принадлежность личинок, подтверждают самостоятельность *P. graeca* и *P. aprica* (Андреева, 1990; Andreeva et al., 2009). О при-

Рис. 7. Каудальный сегмент *P. rohdendorfi*, вентрально.Fig. 7. Caudal segment *P. rohdendorfi*, ventral view.

надлежности роду, отличному от *Tabanus*, свидетельствует характер разделения постанального валика на две части у вершины сегмента и наличие двух округлых выростов у краёв преанального валика (рис. 7). Значение этого признака для надвидовой диагностики личинок отмечено ранее (Андреева, 1990).

Обсуждение

Изменчивость организмов формируется и поддерживается на уровне группировок вида, слагающих популяции. Изучение структуры вида показывает, что он состоит из не поддающегося учёту количества форм, часто слабо различимых по морфологическим и физиологическим признакам — фенотипов. Характеристика вида, данная Н. И. Вавиловым (1967), наиболее полно отражает феномен фенотипической изменчивости: «Вид — обособленная, сложная, подвижная морфофизиологическая система... Эволюционный процесс, будучи непрерывным, в смысле постоянного движения, изменения, возникновения и уничтожения имеет узлы в бесконечной цепи, которые составляют виды, как системы наследственных форм».

Таким образом, изменчивость видов рода *Philipomyia* отражает естественный исторический процесс их развития, характеристикой успешности которого может служить степень варибельности. Анализ материала, приведенный в предыдущем разделе, показал, что у видов с обширным ареалом — *P. aprica* и *P. graeca* — широта диапазона изменчивости морфологических структур значительно превосходит таковую *P. rohdendorfi*, приспособленного к обитанию в зоне с более специфическими условиями. Ч. Дарвин и А. Уоллес (Darwin, Wallace, 1958) отмечали, что широко распространенные виды с высокой численностью характеризуются большей изменчивостью особей. Увеличение численности особей, их прогрессивное расселение, дивергенция вида на соподчиненные единицы, по мере того, как они попадают в новые условия существования, А. Н. Северцов (1934) относил к признакам прогрессивной эволюции. В этой же работе, рассматривая соотношение индивидуального и исторического развития, автор подчеркивал, что «эволюционный процесс совершается не путём накопления изменений признаков взрослых организмов, но путём изменения хода процесса онтогенеза, т. е. путём суммирования изменений, появляющихся у зародышей или личинок изменяющихся форм» (Северцов, 1934). Продолжительность развития личиночных форм палеарктических видов слепней составляет не менее 90 % их жизненного цикла. На эту же стадию ложится соответствующая доля адаптивной нагрузки как при воздействии изменений факторов окружающей среды, так и в процессе миграции в прилежащие биотопы — адаптивной радиации. Свойственная слепням несоразмерность сроков существования обеих активных стадий в онтогенезе, обуславливает для каждой из них разную степень адаптивной нагрузки и отбора. Личиночное развитие — это период прогрессивного увеличения биомассы организма, когда основные функции нейроэндокринной системы направлены на обеспечение циклических процессов роста и линьки. В этот период между первой и предпоследней линькой сохраняется относительное постоянство анатомии и морфологии личинок. Очевидно, ввиду большого пресса отбора на ювенильной стадии, а также специфики физиологических процессов и наружной морфологии, признаки личинок значительно в меньшей степени подвержены варибельности (Андреева, 1990). Факт детерминации генетическим аппаратом процессов развития организма общеизвестен, но едва намеченным остается знание о функционировании комплекса процессов обратной связи, осуществляющих влияние условий среды на функции последнего. Тем не менее это взаимодействие лежит в основе развития и опреде-

ляет реализацию онтогенеза (нормой реакции) в тех условиях, воздействию которых организм подвержен в течение жизни (Fusco, 2001).

Популяции видов рода, подобно другим представителям семейства, можно классифицировать как открытые «системы с малой степенью целостности», состоящие из однотипных единиц, объединённых одинаковым отношением к среде (Малиновский, 1970). Сравнительно низкая организация таких систем, их дисперсное состояние, способствующее комбинаторике, а также процессы отбора в них обеспечивают гибкое приспособление к ненаправленным изменениям среды. Обширность ареала, высокая индивидуальная активность и численность вида в субпопуляционных группах обеспечивает богатство генетических комбинаций и, соответственно, физиологическую разнокачественность популяций. Чем шире на каждом этапе существования популяции размах изменчивости её особей, тем лучше приспособлен вид к условиям внешней среды и тем успешнее он может удерживаться в новых для него условиях жизни. Свидетельством этого являются различия в характере распределения местообитаний личинок *P. aprica*, приспособившихся к жизни и во влажных условиях Закавказья и расположенных значительно южнее аридных хребтах Турции. Существенную роль в формировании адаптивного потенциала личинок сыграла преферентность видов рода к обитанию в горных условиях. Пестрота ландшафтов, непостоянство режима температуры и влажности в сочетании с пятнистым распределением ассоциаций личинок из 2–6 ос. на значительных пространствах создают разнообразие сочетаний жизненно важных для них факторов. Соответственно природа наблюдаемой варибельности рассмотренных морфологических признаков может быть проявлением модификационной изменчивости, возникающей под влиянием факторов среды, либо (а также) отражать наследственную изменчивость, широкий размах которой в популяциях обусловлен отсутствием направленного действия отбора.

Выводы

1. Превосходство размаха варибельности морфологических структур, отмеченное у видов с обширным ареалом *P. aprica* и *P. graeca*, по сравнению с такой *P. rohdendorfi*, обитающего в зоне со специфическими условиями, позволяет считать, что доля модификационной компоненты в фенотипической изменчивости видов рода определяется разнообразием условий развития личинок в пределах обширного ареала.

2. Морфологические структуры личиночных форм видов рода более конкретны, однозначны и менее подвержены изменчивости, чем у имаго.

3. Характерные для личинок всех трёх видов признаки подтверждают принадлежность их роду, отличному от *Tabanus*, а чёткие отличия между ними являются доказательством видовой самостоятельности.

Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам Департамента биологии Анатолийского университета (Турция, г. Эскишехир) А. Я. Килику и Ф. Алтынсой за неоднократные приглашения для участия в экспедициях по различным районам Турции, что позволило ознакомиться с условиями обитания слепней в этом регионе, чрезвычайно интересном с точки зрения формирования фауны и экологии семейства Tabanidae. Искренне признательна Э. П. Нарчук (ЗИН РАН) и А. З. Злотину (Харьковский педагогический университет) за полезные замечания и советы при подготовке работы.

Андреева Р. В. Экология личинок слепней и их паразитозы. — Киев : Наук. думка, 1984. — 181 с.

Андреева Р. В. Определитель личинок слепней. — Киев : Наук. думка, 1990. — 171 с.

Балашов Ю. С., Весёлкин А. Г., Константинов С. А., Ульянов К. Н. Разлет и численность слепней рода *Nyboimitra* End. (Tabanidae) вокруг стад крупного рогатого скота // Энтомол. обозрение. — 1985. — 64, вып. 1. — С. 74–78.

Вавилов Н. И. Избранное : В 2 т. — Л. : Наука, 1967. — Т. 1. Линнеевский вид как система. — С. 62–87.

- Заар Э. И., Кенигсберг Э. В., Лозино-Лозинский Л. К., Рыбак В. П. Переменные температуры как фактор повышения уровня энергетических процессов пойкилотермных организмов // Журн. общ. биол. — 1989. — **50**, № 4. — С. 529–540.
- Малиновский А. А. Общие вопросы строения системы и их значение для биологии // Проблемы методологии системного исследования. — М. : Мысль, 1970. — С. 146–183.
- Матвеев Р. А. Об изменчивости окраски слепня *Chrysops* (*Heterochrysops*) *vanderwulpi* Kroeber (Diptera, Tabanidae) // Энтомол. обозрение. — 2007. — **86**, вып. 3. — С. 710–711.
- Негробов О. П., Шишлова Ю. В., Маслова О. О. Фенотипическая характеристика слепней *Chrysops relictus* (Diptera, Tabanidae) Воронежской области // Вестник ВГУ. Сер. Хим., Биол. — 2001. — № 2. — С. 124–127.
- Олсуфьев Н. Г. К изучению фауны слепней (Tabanidae) западной части Большого Кавказа, с описанием нового рода // Бюлл. Моск. общ. испытат. природы. Отд. Биол. — 1964. — **69**, N 3. — С. 73–76.
- Олсуфьев Н. Г. Слепни. Семейство (Tabanidae). — Л. : Наука, 1977. — 436 с. — (Фауна СССР ; Т. 7. Насекомые двукрылые, вып. 2).
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. — М. ; Л. : Биомедгиз, 1934. — 150 с.
- Шевченко В. В. Слепни Казахстана. — Алма-Ата : Б. и., 1961. — 386 с.
- Chvala M., Lyneborg L., Moucha J. The horse flies of Europe (Diptera, Tabanidae) Copenhagen. — 1972. — 499 p.
- Darwin Ch., Wallace A. Evolution by natural selection. — Cambridge : Univ. Press, 1958. — 288 p.
- Fusco G. How many processes are responsible for phenotypic evolution? // Evolution & development. — 2001. — **3**, N 4. — P. 279–286.
- Hayat R., Schacht W. Distributional data of Horse-flies from Turkey, with New Records (Diptera, Tabanidae) // Entomofauna. — 2000. — Bd. 21, 23. — S. 265–284.
- Leclercq M. Revision systematique et biogeographique des Tabanides Paleartiques. Vol. II. Tabaninae // Mem. Inst. r. Sci. Nat. Belg. — 1966. — **80**. — 237 p.