

УДК 595.772

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛИЧИНОК ТАБАНОМОРФА (DIPTERA) ПАЛЕАРКТИКИ

Р. В. Андреева

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: rimta@i.com.ua*

Получено 27 января 2005

Морфологическое и таксономическое разнообразие личинок Tabanomorpha (Diptera) Палеарктики. Андреева Р. В. — Впервые с помощью современных методов исследованы структура покровов и особенности морфологии личинок в инфраотряде Tabanomorpha с учетом условий их развития. Это позволило оценить степень продвинутости семейств и проследить историю формирования различных структур и органов, способствовавших общему прогрессу каждого из таксонов в филогенезе. Показано, что при существенных отличиях образа жизни взрослой и личиночной форм явная несоразмерность продолжительности их жизни в онтогенезе, свойственная большинству низших короткоусых двукрылых, обуславливает соответственно разные возможности адаптации и отбора в филогенезе.

Ключевые слова: Diptera, Tabanomorpha, личинки, структуры, строение, придатки, покровы, движение, форма тела.

Morphological and Taxonomic Diversity of Larvae in the Infraorder Tabanomorpha of the Palaearctic Region. Andreeva R. V. — The structure of integuments and morphological features of larvae in the infraorder Tabanomorpha studied with the use of modern methods, are considered in connections with conditions of their development. This allows to evaluate how advanced is each of the families and to trace the history of formation of certain structures and organs, which contributed to the progress of each taxon in the phylogenesis. The manifest disproportion of larval and adult lifespans in the ontogenesis, which characterizes most of the lower Brachycera, is shown to determine correspondingly different adaptation and selection abilities in the phylogenesis.

Key words: Diptera, Tabanomorpha, larvae, structures, morphology, appendages, integuments, movement, body shape.

Посвящается памяти непревзойденного наставника в области систематики, неутомимого искателя и прекрасной души человека — Владимира Гдалича Долина

В большинстве семейств двукрылых, и в частности у низших короткоусых, личиночные формы остаются недостаточно изученными. Особенностью биологии представителей инфраотряда Tabanomorpha является значительное превосходство продолжительности развития личинок в онтогенезе, в десять и более раз превышающей срок жизни взрослых насекомых. Это обстоятельство не может не оказывать влияние на возможности адаптации и отбора в филогенезе представителей инфраотряда и предполагает более важную роль личинок в эволюции этих насекомых, нежели обычно трактуемая — накопителей жизненно важных ресурсов для взрослых форм. В аспекте систематики важно то, что морфоадаптации, образующиеся за длительный период эволюции, несут на себе отпечаток воздействия тех или иных физических факторов, характерных для местообитания личинок различных морфоэкологических типов. Следовательно, идентификация особенностей состояния морфологических структур личинок, проведенная параллельно с учетом условий их жизни, позволит при экстраполяции с достаточной степенью определенности охарактеризовать условия развития, жизненную форму, а в случае специализированных таксонов — особенности распространения.

Общая характеристика представителей инфраотряда Tabanomorpha

Семейства, выделенные в инфраотряд Tabanomorpha (sensu Woodley, 1989), очень неодинаковы по количественному и качественному составу, географическому распространению и экологии взрослых и личиночных форм, что частично отражено в таблице 1.

Таблица 1. Состав и некоторые характеристики семейств инфраотряда *Tabanomorpha*
 Table 1. Composition and certain characteristics of families of the infraorder *Tabanomorpha*

Семейство	Численность в мировой фауне		Продолжительность онтогенеза, год	Количество жизненных форм личинок
	родов	видов		
Rhagionidae	18	550	1	2
Pelecorhynchidae	3	45	1?	1?
Athericidae	6	80	1—2	1
Vermileonidae	3	30	1?	1
Tabanidae	125	4500	0,5—4	7

Самыми ранними по происхождению табаноморфами, учитывая палеонтологические свидетельства (Ковалев, 1981, 1982), а также примитивность ряда структур обеих стадий онтогенеза, являются представители семейства *Rhagionidae*. Их предки уже в юре были достаточно разнообразны по составу, хотя следует заметить, что предковые формы других семейств также отмечены в юре.

Rhagionidae. Почти половину видового состава семейства составляют все-светно распространенные виды рода *Chrysopilus* Macquart; род *Rhagio* Fabricius представлен 100 видами, не обнаруженными в Южной Америке, Южной Африке и Австралии. Для Палеарктики известны еще 6 родов, общая численность которых не превышает 50 видов; остальные роды насчитывают от одного до десятка локально распространенных и слабо изученных видов. Личинки большинства видов обитают во влажной почве горных лугов, опушек леса и берегов водоемов; личинки некоторых видов рода *Chrysopilus* найдены в донном слое горных потоков (Neveu, 1972).

Pelecorhynchidae. В семействе объединены в статусе родов 3 таксона, истинное систематическое положение которых остается неясным. 36 видов рода *Pelecorhynchus* Macquart известны из Австралии и Чили; в роде *Bequaertomyia* Brennan всего 2 вида; 3 вида *Glutops* Burgess — описаны из Японии и Приморского края, еще 7 видов этого рода известны из Неарктики. Личинки развиваются во влажной рыхлой почве разреженных лесов.

Athericidae. В фауне Палеарктики около 15 видов, распространенных преимущественно в горных районах, что связано со специализацией известных из трех родов личинок к реофильному образу жизни. Личинки некоторых видов *Atherix* Meigen и *Atrichops* Verrall развиваются и в равнинных реках, достигая умеренных широт.

Vermileonidae. Семейство состоит из трех родов; в Средиземноморье обитают представители *Vermileo* Macquart 2 вида (остальные 6 — в Новом Свете) и все 19 видов *Lampromyia* Macquart, 3 вида *Vermitigris* Wheeler известны из Ориентальной области. Образ жизни известных личинок достаточно необычен для двукрылых и сходен с таковым личинок муравьиных львов.

Tabanidae. Наибольшее семейство инфраотряда, насчитывающее в Палеарктике 560 видов из трех подсемейств и 20 родов. Места развития личинок значительно отличаются по спектру физических факторов, соответственно своим условиям от донного слоя горных рек до настоящих пустынь.

Личинки во всех таксонах инфраотряда, насколько известно, — хищники. Большинство из них обычно сочетает хищничество и сапрофагию.

Морфология личинок

Форма тела и адаптивных структур личинок определяется характером среды обитания и особенностями передвижения. Подобно большинству организмов, исторически связанных с развитием в почве, у представителей инфраотряда (рис. 1) тело удлинненное, обычно округлое в поперечном сечении, но у личинок *Vermileonidae* и некоторых видов *Tabanidae* дорсовентрально уплощено. Головной

конец всегда более или менее заостренный, а задний — по своей форме может быть от заостренного до тупо округлого, включая все промежуточные формы, либо разделен на доли или лопасти, либо снабжен дополнительными выростами (рис. 4).

Rhagionidae. Поверхность кутикулы гладкая, глянцевая, полупрозрачная на всех сегментах тела. Двигательные валики и бугорки сравнительно слабо развиты у личинок *Rhagio* (рис. 1, 1) и *Symphoromyia* Frauenfeld, несколько более выражены у личинок *Chrysopilus*. На двигательных валиках личинок указанных родов имеется несколько рядов структур, по виду похожих на чешуйки (рис. 2, 1, 2)

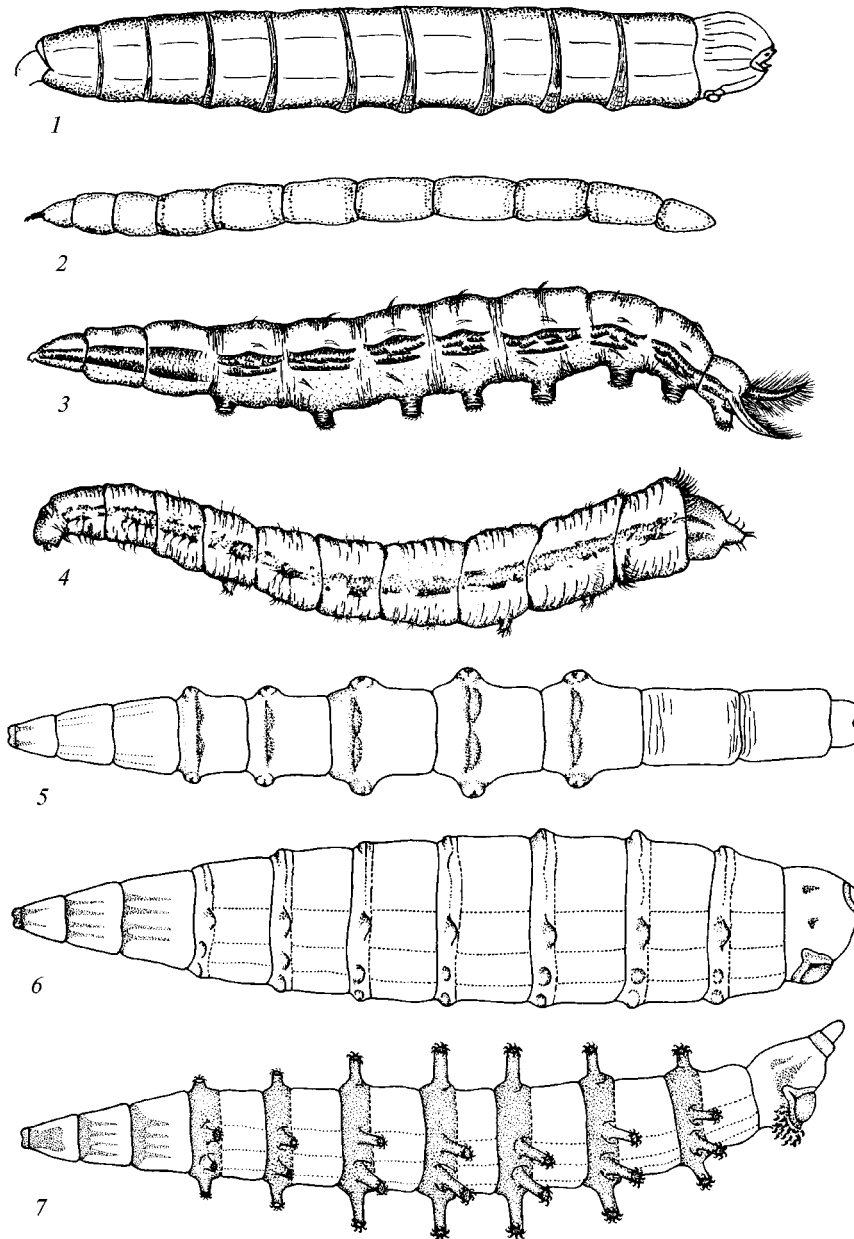


Рис. 1. Форма тела личинок представителей инфраотряда Tabanomorpha: 1 — *Rhagio* sp.; 2 — *Glutops* sp.; 3 — *Atherix* sp.; 4 — *Vermileo* sp.; 5 — *Pangonius puritosus*; 6 — *Tabanus tergestinus*; 7 — *Tabanus cordiger*.

Fig. 1. Body shape of larvae of representatives of the infraorder Tabanomorpha: 1 — *Rhagio* sp.; 2 — *Glutops* sp.; 3 — *Atherix* sp.; 4 — *Vermileo* sp.; 5 — *Pangonius puritosus*; 6 — *Tabanus tergestinus*; 7 — *Tabanus cordiger*.

при исследовании на сканирующем электронном микроскопе (SEM). На гистологических срезах покровов эти структуры представляют собой выпячивание эндо- и экзокутикулярных слоев кутикулы со склеротизированным гребневидным зубчатым уплотнением на вершине складки (цв. вклейка II: рис. 3, 1, 2).

Pelecorhynchidae. У известных личинок *Glutops* поверхность покровов гладкая, глянцевая, как по всей длине сегментов, так и в области межсегментных сочленений; двигательные структуры отсутствуют (рис. 1, 2).

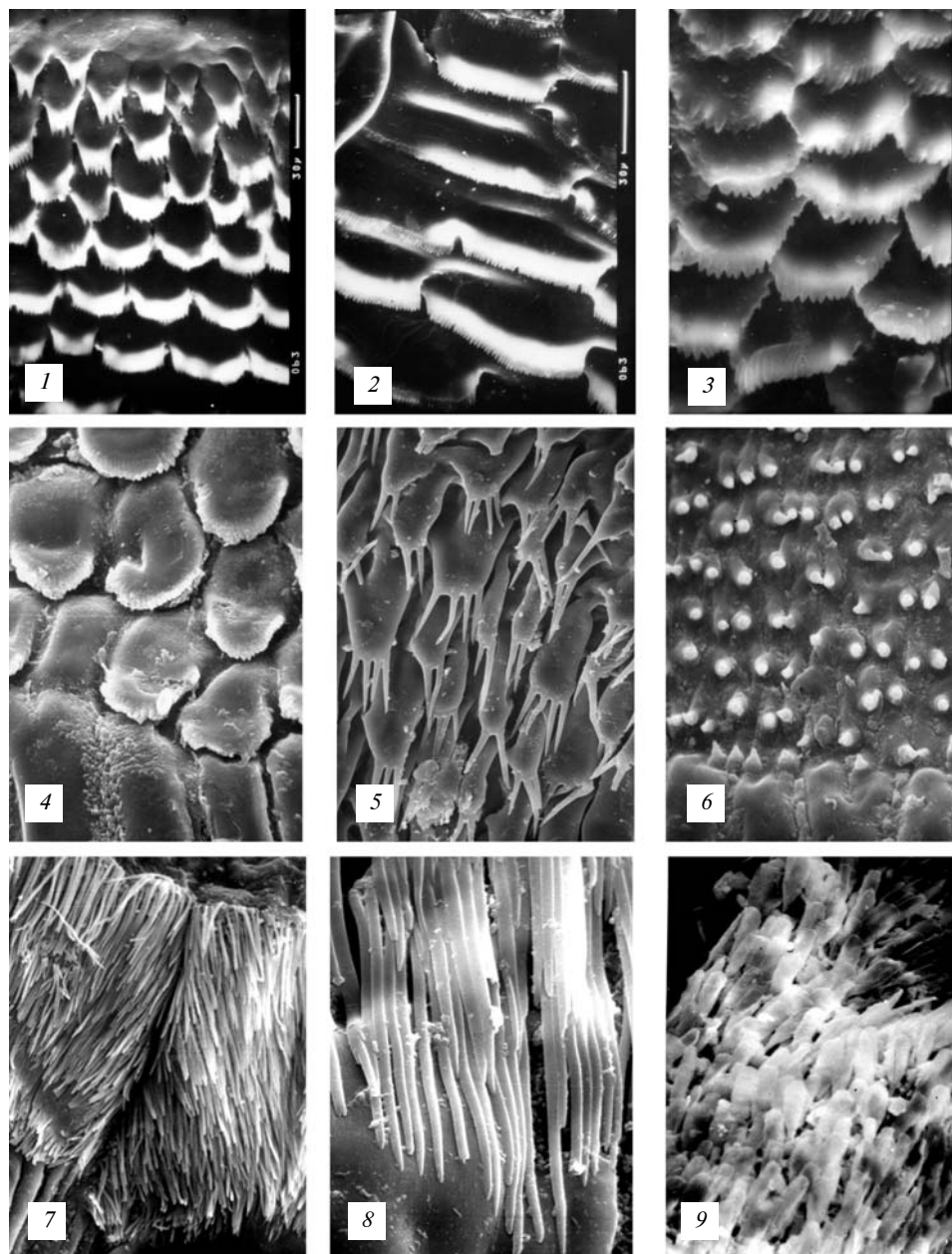


Рис. 2. Структуры двигательных валиков и межсегментных поясов (SEM): 1 – *Rhagio* sp.; 2 – *Rhagio* sp.; 3 – *Pangonius puritosus*; 4 – *Esenbeckia delta*; 5 – *Goniops chrysocoma*; 6 – *Dasyrhamphis umbrinus*; 7 – *Nagatomyia melanica*; 8 – *Merycomyia whitneyi*; 9 – *Atherix* sp.

Fig. 2. Structures of moving welts and intersegmentary belts (SEM): 1 – *Rhagio* sp.; 2 – *Rhagio* sp.; 3 – *Pangonius puritosus*; 4 – *Esenbeckia delta*; 5 – *Goniops chrysocoma*; 6 – *Dasyrhamphis umbrinus*; 7 – *Nagatomyia melanica*; 8 – *Merycomyia whitneyi*; 9 – *Atherix* sp.

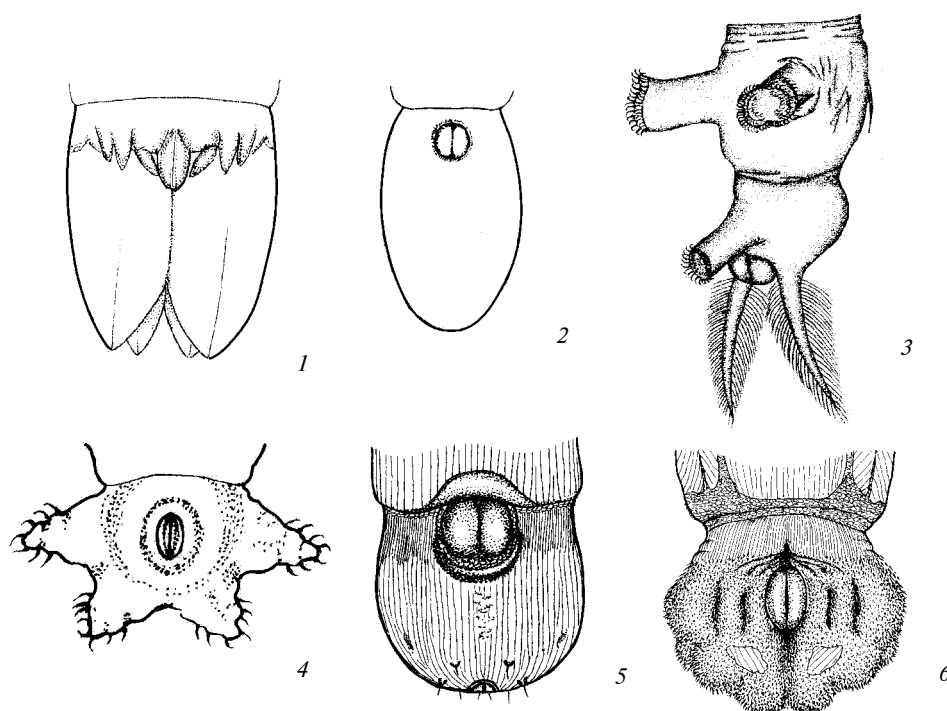


Рис. 4. Последние сегменты тела личинок: 1 – *Rhagio* sp.; 2 – *Glutops* sp.; 3 – *Atherix* sp.; 4 – *Vermileo* sp.; 5 – *Pangonius puritosus*; 6 – *Stonemyia* sp.

Fig. 4. Terminal segments of larval bodies: 1 – *Rhagio* sp.; 2 – *Glutops* sp.; 3 – *Atherix* sp.; 4 – *Vermileo* sp.; 5 – *Pangonius puritosus*; 6 – *Stonemyia* sp.

Athericidae. Поверхность всех сегментов тела личинок (известных для трех родов) покрыта мелкими удлинёнными чешуеподобными хетоидами (рис. 2, 9). На брюшных сегментах вентрально расположены парные двигательные придатки, вершины которых вооружены рядами крючьев; на каудальном сегменте такая структура одна и расположена перед анальными буграми (рис. 1, 3). Помимо этого, на I–VII брюшных сегментах дорсально и латерально имеются удлинённые парные придатки конической формы, на VIII сегменте таких придатков только одна пара, но наиболее длинных; у некоторых видов они снабжены густым веером тонких длинных волосков (рис. 4, 3). У представителей рода *Atrichops* длина подобных выростов на трех задних сегментах вдвое и более превышает длину сегмента.

Vermileonidae. Покровы известных личинок несут отпечаток свойственного для них необычного образа жизни. По всей длине их тело покрыто мелкими хетоидами, очевидно, предотвращающими налипание частиц субстрата. Неглубокая поперечная складчатость покровов образует подобие дополнительной сегментации их тела, на латеральных и вентральных поверхностях которого находятся жесткие длинные щетинки; на I–VII брюшных сегментах основанием для них служат бородавчатые выступы. Дорсально вершина VII сегмента вооружена рядом длинных изогнутых щетин, необходимых, очевидно, для формирования ловчей воронки. С той же функциональной нагрузкой связана форма заднего сегмента, уплощенного и разделенного на 4 лопасти (рис. 4, 4).

Tabanidae. Независимо от кардинальных различий физических факторов среды обитания личинок различных морфоэкологических типов, характер структуры покровов в общих чертах сохраняется. У большинства личинок глянцевые полупрозрачные участки кутикулы на срединных частях сегментов перемежаются в области межсегментных сочленений поясками матовых покровов, усеянных

мелкими структурами (хетоидами). Цвет ширина и рисунок этих участков видоспецифичны, форма структур во многих случаях сохраняет эту же тенденцию, однако наблюдаются определенные закономерности. У личинок, живущих в достаточно плотном субстрате эти структуры очень плотные шиповатые (рис. 2, 6), у водных форм они удлиненные, напоминающие волосы (рис. 2, 7, 8). За исключением межсегментных поясов, покровы имеют продольную складчатость — «гофрировку». У начала первых VII брюшных сегментов на всех поверхностях тела расположены двигательные придатки — 3 или 4 пары; их форма, величина и вооружение апикальной части специфичны в зависимости от условий обитания (рис. 1, 5—7), а количество — от таксономической принадлежности (Андреева, 1990).

На каудальном сегменте опорную и фиксирующую функции могут выполнять анальные бугры и охватывающая их со стороны основания сегмента преанальная складка, преобразованная у ряда видов в выросты, подобные двигательным придаткам, либо другой формы или выпяченные валики (рис. 4, 3). У обитателей влажного субстрата и водных форм анальные бугры обычно крупнее и располагаются в центральной части на вентральной поверхности; у части видов их положение может быть сдвинуто к основанию сегмента (рис. 4, 5). Отличия между строением тканей бугров и остальных покровов вызвало предположение об их газообменной функции (Stammer, 1924); во всяком случае, у личинок Tabanidae из различных таксонов, обитающих в аридных условиях или водоемах с очень высоким содержанием минеральных солей, анальные бугры либо закрываются дополнительными складками (*Dasyrhamphis umbrinus* Meigen, *Nanorhynchus crassinervis* Villeneuve, *Tabanus zimini* Olsufjev), либо телескопически втягиваются под покровы предыдущего сегмента (*Pangonius pyritosus* Loew, *Esenbeckia delta* Hine). Смещение анальных бугров к базальной границе каудального сегмента отмечено также для личинок Elateridae — обитателей субстратов, подверженных периодическим пересыханиям (Долін, 1982). Прианальные складки, окружающие бугры сверху и снизу, развиты почти у всех видов Tabanidae, за исключением рода *Stonemyia* Brennan (рис. 4, 6), а среди Rhagionidae известны пока лишь у видов *Chrysopilus*.

Другой важный орган сегмента — дыхальца. Представители семейств Rhagionidae, Vermileonidae и рода *Glutops* имеют амфипнейстический тип дыхательной системы; их грудные дыхальца с округлым кутикулярным фильтром и слабо развитым атриумом, задние — окружены стигмальной пластинкой и имеют более развитый атриум, за исключением рода *Glutops*. Дыхательная система Athericidae и Tabanidae метапнейстического типа. Ошибочно, вероятно при описании первых личинок *Atherix*, они были отнесены к апнейстам и с тех пор эта ошибка присутствует в большинстве публикаций, хотя уже три десятка лет назад упоминалось «постерио-медиальное» расположение дыхалец на дорсальной поверхности (Webb, 1977). Пара рудиментарных дыхалец, погруженных в ткани покровов во время всего личиночного развития Tabanidae и прорастающих перед последней линькой, — достаточное ли это основание, чтобы относить их систему дыхания к амфипнейстической? Д. Кейлин указывал, что нефункционирующие дыхальца имеются у каждой личинки двукрылых, у которой меньше чем 10 пар — функционирующих (Keilin, 1944). Терминальные дыхальца табанид и атерицид очень похожи внешне и существенно отличаются от описанных выше. Конечные части обоих стволов центральных трахей сжаты в медианной плоскости и охвачены интимой и кутикулой; щелевидные кутикулярные фильтры, находящиеся на их апикальной поверхности, напоминают сложенную по диаметру окружность (рис. 5, 1). Атриум представляет собой конечный участок трахей, который может выдвигаться наружу для дыхания и при необходимости втягиваться вовнутрь. Длина атриума неодинакова у личинок различных морфоэкологических типов. Его наружные поверхности пронизаны порами (рис. 5, 2) и укреплены сильно склеротизирова-

ными прожилками. Структуры, составляющие внутреннюю стенку атриума, впервые описаны для Tipulidae (Gerbig, 1913), затем для Tabanidae (Stammer, 1924) и названы «войлочными». Они представляют собой фильтрационный аппарат, отличаются по плотности расположения в зависимости от влажности среды обитания и чрезвычайно разнообразны по форме, образуя причудливые узоры у видов разных родовых таксонов (рис. 5, 3–6), но более однообразны в пределах близкородственных групп.

Обсуждение и выводы

Сопоставление данных о структуре покровов и особенностях наружной морфологии личинок в инфраотряде, проведенное параллельно с учетом условий их развития, позволяет оценить степень продвинутой отдельности семейств и проследить историю формирования различных структур и органов, способствовавших общему прогрессу каждого таксона в филогенезе.

Движение – одна из важнейших функций организмов, обеспечивающая прогрессивное развитие и ведущая к существенным внешним и внутренним изменениям. Эффективность движения непосредственно связана с формой тела и структурой покровов. Наиболее примитивная форма движения – волнообразное изгибание тела – единственный способ передвижения личинок *Glutops*. При сравнительно тонком длинном теле, лишенном каких-либо двигательных струк-

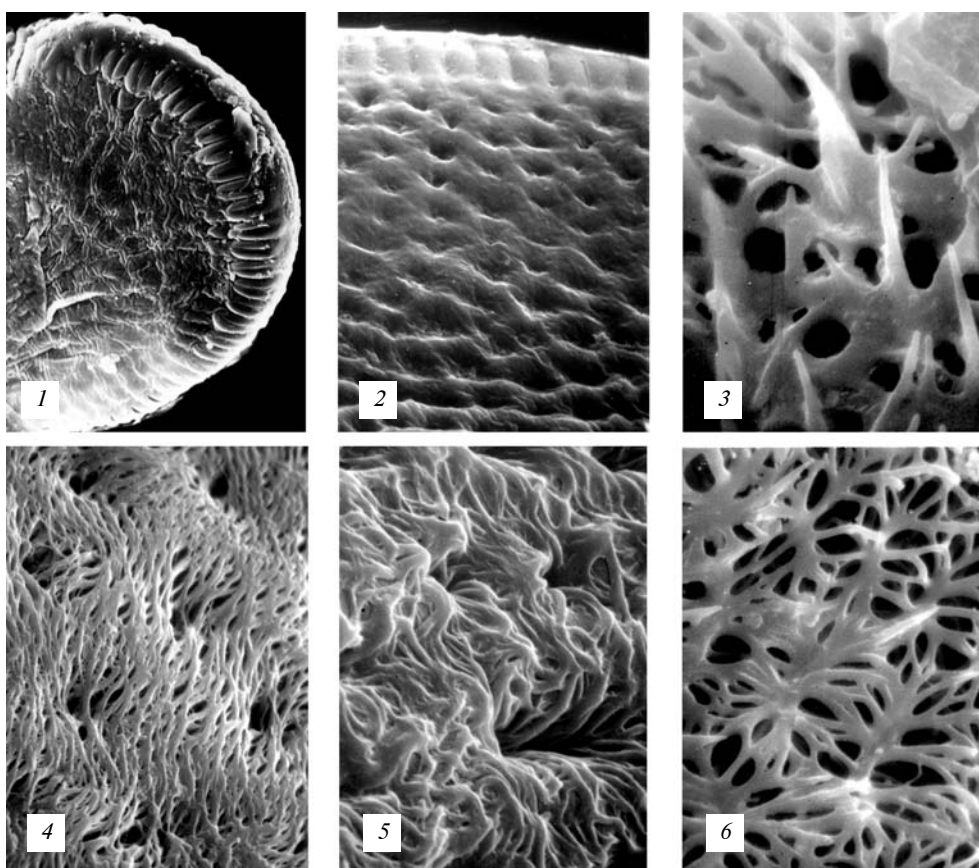


Рис. 5. Структуры дыхалец: 1–2 – стигмы и наружная стенка атриума; 3–6 – структуры внутренней стенки атриума; 1 – *Atherix* sp.; 2 – *Nanorhynchus crassinervis*; 3 – *Atherix* sp.; 4 – *Merycomyia whitneyi*; 5 – *Chrysops* sp.; 6 – *Dasyrhamphis umbrinus*.

Fig. 5. Structures of spiracles: 1–2 – stigmata and external wall of atrium; 3–6 – structures of atrium internal wall; 1 – *Atherix* sp.; 2 – *Nanorhynchus crassinervis*; 3 – *Atherix* sp.; 4 – *Merycomyia whitneyi*; 5 – *Chrysops* sp.; 6 – *Dasyrhamphis umbrinus*.

тур и поперечной мускулатуры, они не способны к иному типу движения. Личинки в других семействах могут использовать эту форму движения (*Vermileonidae* таким образом формируют ловчие воронки, остальные — преимущественно в воде), но обычно для перемещения в почве используется «гидравлический» способ. Сжатие кожно-мышечного мешка в задней части тела приводит к повышению его тургора и последующему выдвигению передних сегментов. Л. А. Зенкевич (1944) характеризует такой тип движения как наиболее эффективный, не требующий развития большой массы мышечной ткани и ведущий к прогрессивным изменениям как внутреннего строения тела, так и внешнего — тело становится более компактным, уменьшается его длина. Подобное изменение габитуса наиболее заметно у эдафобионтных личинок из группы цеспитобионтов — обитателей плотной дерновины (рис. 1, б).

Первичными вспомогательными при передвижении образованиями следует считать склеротизированные гребневидные кутикулярные структуры, выполняющие опорную функцию. Они расположены на двигательных валиках личинок *Rhagionidae*, параллельно их образованию произошло также у более древних таксонов *Tabanidae* — *Rangoniini*. У личинок *Vermileonidae*, обитающих в сыпучем субстрате вместо указанных структур опорно-двигательную функцию выполняют длинные жесткие щетины, расположенные вдоль всего тела и на выступающих придатках. Очевидно, одновременно с образованием отмеченных кутикулярных структур постепенно росла опорная роль образований, выступающих над поверхностью тела — двигательных валиков и бугорков. Последние уже имеются у *Vermileonidae*, хорошо развиты у *Athericidae* и наиболее разнообразны по форме у *Tabanidae*. Вероятно, ввиду принятия двигательными бугорками основной опорной функции при передвижении, вспомогательная роль первичных кутикулярных структур стала менее значительной и у большинства филогенетически более молодых таксонов *Tabanidae* они обычно имеют вид полностью склеротизированных шиповидных бугорков (рис. 2, б и то же на срезе см. цв. вклейку II: рис. 3, 3) или щетинок. Их функция приобретает либо сенсорную направленность, либо защитную — для лишенных воскового слоя межсегментных участков покровов — от налипания мелких частиц субстрата. Жизнь в водной среде не требует столь больших усилий для передвижения, как в почве, однако, чтобы противостоять волнению воды или быстрому течению нужны соответствующие фиксирующие структуры. Наибольшего развития они достигают у реофильных личинок *Athericidae* и *Tabanidae*; длина их двигательных бугорков превышает ширину, а вершины вооружены достаточно крупными крючьями для удержания в субстрате (рис. 1, 3, 7). Видоизменены также кутикулярные структуры на межсегментных поясах (рис. 2, 7, 8) с преобразованием функции — или на сенсорную, или для подавления образования турбулентных потоков вокруг тела.

Совершенствование форм движения в процессе освоения новых по своим свойствам субстратов приводит также к внутренним изменениям. Это можно проследить на примере редукции диагональных мышечных тяжей и замены их на поперечные в области среднебрюшных сегментов у более полно изученных личинок *Tabanidae*. На латеральных поверхностях IV—VIII сегментов личинок *P. pyritosus* и *E. delta*, отнесенных в системе семейства к достаточно древним по происхождению видам (Fairchild, 1969; Mackerras, 1955) имеются длинные склериты — места прикрепления диагональных мышечных тяжей (рис. 6, 1). Тело личинок тонкое и длинное (у взрослых особей длина до 45 мм при ширине до 5 мм) и эти тяжи необходимы для преодоления сопротивления плотной глинистой почвы, характерной для мест их обитания. Подобные склериты, вдвое меньшие по длине, найдены также у личинок *D. umbrinus* и *Silvius alpinus* Scopoli (рис. 6, 2), обитающих в менее плотных почвах. Отмечено уменьшение не только длины склерита, но и количества прикрепленных к нему мышечных тяжей. А у личинок филогенетически близкого подрода *Heterosilvius* Olsufjev, развивающихся в рыхлой влажной почве, латеральные склериты отсутствуют, как и у личинок большинства современных таксонов (рис. 6, 3).

Общие черты строения дыхалец личинок инфраотряда сходны, поскольку дыхальцевый аппарат в основе своей консервативен (Keilin, 1944). Даже зона аэрации яиц двукрылых — пластрон — состоит из структур, подобных тем, что заполняют атриум исследованных нами личинок. (Greenberg, Szyska, 1984). Но поскольку эпителиальная ткань чрезвычайно пластична, дыхательная система двукрылых обладает широкими адаптивными возможностями. Проще устроены грудные дыхальца, в некоторых случаях не функционирующие: *Tabanidae*, *Glutops* (Teskey, 1970). У личинок *Rhagionidae* и *Vermileonidae* строение обеих пар дыхалец однотипно, хотя терминальные отличаются наличием хорошо выраженных стигм, более сложным устройством дыхательного фильтра и атриума. И только у личинок *Athericidae* и *Tabanidae* вместо пары терминальных стигм в устройстве дыхалец появляется новое качество — объединенные в один орган трахеи, позволяющие дышать в полупогруженном состоянии. Если учесть, что 60% фауны *Tabanidae* Палеарктики, наиболее массовые и широко распространенные виды, являются гемигидробионтами (Andreeva, 1989) — это преобразование было очень важной ступенью и для освоения обширных заболоченных пространств, формировавшихся в плейстоцене, и видообразования внутри семейства.

На примере сравнения основных структур наружной морфологии семейств, составляющих инфраотряд, в качестве наиболее примитивного практически по всем показателям можно выделить род *Glutops*. Будучи, очевидно таксоном, более распространенным в пределах Голарктики в соответствующую его расцвету геологическую эпоху, после периода резких климатических изменений в плейстоцене, ареал представителей рода приобрел дизъюнктивный характер. Мелкие размеры и примитивный тип движения ограничивают возможности расселения представителей рода.

В семействах *Vermileonidae* и *Athericidae* сравнительно продвинутые по исследованным параметрам личинки являются антиподами по характеру условий развития, разделившись, однако, сходную судьбу в фауногенезе. Причина этого, очевидно, кроется в особенностях организма, связанных со структурой гено типа (Левонтин, 1981). Отсутствие потенциальной возможности выйти за пределы условий, характерных для их обитания, определило узкую специализацию этих семейств. Термофильность и зависимость в распространении от наличия конкретных условий, необходимых для развития личинок, ограничивают возможности представителей *Vermileonidae* исторически сложившимися к настоящему времени ареалами. У представителей семейства *Athericidae* более широкие возможности для расселения, учитывая умеренность температурного оптимума развития, а также густоту речной сети, что обеспечивает соответственно больший ареал и таксономическое разнообразие по сравнению с выше рассмотренными таксонами.

Согласно палеонтологическим свидетельствам, «основные группировки внутри семейства *Rhagionidae* обособились еще в начале поздней юры» (Ковалев, 1982). Оставив позади столь солидный этап развития и достаточное количество

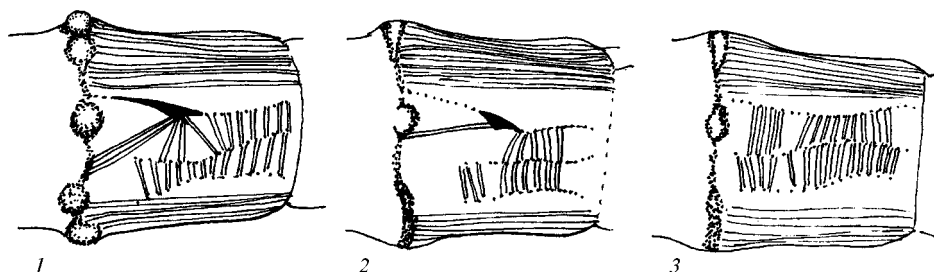


Рис. 6. Редукция латерального склерита у личинок *Tabanidae* (V сегмент): 1 — *Pangonius puritosus*; 2 — *S. (s. str.) alpinus*; 3 — *S. (H.) zaitzevi*.

Рис. 6. Reduction of the lateral segment in larvae of *Tabanidae* (V segment): 1 — *Pangonius puritosus*; 2 — *S. (s. str.) alpinus*; 3 — *S. (H.) zaitzevi*.

вымерших таксонов, семейство сохранило относительное таксономическое разнообразие взрослых форм. В настоящее время трудно дать оценку действительному разнообразию личиночных форм семейства, поскольку они известны только для четырех родов. Но и среди известных для немногих видов личинок можно отметить адаптации преимущественно к эдафобионтному образу жизни: особенности защиты задних дыхалец при смыкании долей каудального сегмента, смещение анальных бугров к базальному краю.

Представителям семейства Tabanidae свойственны наибольшие таксономическое разнообразие и широта адаптивной радиации. Образование структурных инноваций у личинок слепней благоприятствовало освоению разнотипных по физическим условиям сред. Это стало предпосылкой для формирования в процессе эволюции различных морфоэкологических типов, состав которых наиболее широк не только в пределах инфраотряда, но, очевидно, и всего отряда двукрылых. Совершенствование функциональных систем организма в сочетании с высокой физиологической лабильностью, как оказалось, может привести не только к увеличению разнообразия таксонов, но и к развитию качественно высшего состояния организмов — процветающих форм (Андреева, 1998). В фауне Tabanidae Палеарктики они составляют около 13%.

Считаю приятным долгом выразить благодарность Дж. Ф. Бургеру из Университета штата Нью-Гемпшир, США (Prof. J. F. Burger, University of New Hampshire, Durham, N. H., U. S. A.) за предоставление возможности выполнить значительный объем работы в его лаборатории и за использованный в этой статье материал.

- Андреева P. B. Определитель личинок слепней. — К. : Наук. думка, 1990. — 171 с.
- Андреева P. B. Экология и особенности развития видов слепней-«генералистов» фауны Палеарктики (Diptera, Tabanidae) // Вестн. зоологии. — 1998. — № 9. — С. 9—12.
- Долін В. Г. Жуки-ковалики. Агрипніни, Негастріїни, Диміни, Атоїни, Естодіни. — К. : Наук. думка, 1982. — 285 с. — (Фауна України; Т. 19, вип. 3).
- Зенкевич Л. А. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных // Журн. общ. биол. — 1944. — 5, № 3. — С. 129—171.
- Ковалев В. Г. Древнейшие представители короткоусых двукрылых из юры Сибири // Палеонтол. журн. — 1981. — № 3. — С. 85—101.
- Ковалев В. Г. Юрские двукрылые — рагиониды (Muscida, Rhagionidae) // Палеонтол. журн. — 1982. — № 3. — С. 82—100.
- Левонтина P. K. Адаптация // Эволюция / Ред. М. В. Мина. — М. : Мир, 1981. — С. 241—264.
- Andreeva R. V. The morphological adaptations of horse fly larvae (Diptera: Tabanidae) to developmental sites in the Palearctic Region and their relationships to the evolution and distribution of the family // Can. J. Zool. — 1989. — 67, N 9. — P. 2286—2293.
- Fairchild G. B. Climate and the phylogeny and distribution of Tabanidae // Bull. Entomol. Soc. Amer. — 1969. — 15, N 1. — P. 7—11.
- Gerbig F. Ueber Tipulidenlarven mit besonderer Berücksichtigung der Respirationsorgane // Zool. Jahrb. Syst. — 1913. — Bd. 35. — P. 127—181.
- Greenberg B., Szyska M. Immature stages and biology of fifteen species of Peruvian Calliforidae (Diptera) // Ann. Entomol. Soc. Amer. — 1984. — 77, N 5. — P. 488—517.
- Keilin D. Respiratory systems and respiratory adaptations in larvae and pupae of Diptera // Parasitology. — 1944. — 36. — P. 1—65.
- Mackerras I M. The classification and distribution of Tabanidae (Diptera). II. History, morphology, classification: subfamily Pangoniinae // Austral. J. Zool. — 1955. — 3. — P. 439—511.
- Neveu A. Introduction a l'étude de la faune es dipteres a larves aquaticus d'un ruisseau des Pyrenees — Atlantiques, le Lissuraga // Annales d'hydrobiologie. — 1972. — 3, N 2. — P. 173—196.
- Stammer H. Die Larven der Tabaniden // Z. wiss. Biol. Abt. A. — 1924. — 1. — P. 121—170.
- Teskey H. J. The immature stages and phyletic position of *Glutops rossi* (Diptera, Pelecorhynchidae) // Can. Ent. — 1970. — 102. — P. 1130—1135.
- Webb D. W. The Nearctic Athericidae (Insecta, Diptera) // Kans. Entomol. Soc. 1977. — 50, N 4. — P. 473—495.
- Woodley N. E. Phylogeny and classification of the "orthorrhaphous" Brachycera // Coords J. F. McAlpine, N. M. Wood. Manual of Nearctic Diptera. Vol. 3. — Ottawa : Research Branch, Agriculture Canada. — 1989. — P. 1371—1395. — (Monograph of the Biosystematics Research Institute, N 32).