

И. А. Рубцов

О КРИТЕРИЯХ АЛЛОПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ КРОВОСОСУЩИХ
МОШЕК ГРУППЫ *ODAGMIA ORNATA* (MG.)
(DIPTERA, SIMULIIDAE)

[A. I. RUBZOV. ON CRITERIA OF ALLOPATRIC SPECIES OF THE GROUP *ODAGMIA ORNATA* (MG.) (DIPTERA, SIMULIIDAE)].

Вопрос о критериях вида у насекомых представляет не только теоретический интерес. Практическое значение этой задачи особенно существенно в группах насекомых медико-ветеринарного значения, таких, как кровососы и переносчики, какими являются, в частности, мошки. Трудности задачи увеличиваются при различении видов насекомых мелких и внешне морфологически слабо дифференцированных, что в полной мере относится к мошкам. Практическое значение этого вопроса выдвигает два взаимно противоречивых требования. С одной стороны, надо различать точно близкие виды (притом на разных фазах) в связи с тем, что даже самые сходные и плохо различающиеся морфологически виды могут существенно, а с практической точки зрения решающим образом различаться биологически (как кровососы и переносчики). Широко известным примером могут служить виды комаров — переносчиков малярии. С другой стороны, систематик должен дать удобные и надежные по возможности морфологические, внешне доступные различительные признаки.

В предыдущих статьях (Рубцов, 1957, 1959, 1960) рассматривались морфологические критерии симпатрических видов преимущественно синтопичных по ареалу и синхроничных по времени развития. Это практически означало возможность использования одного из основных критериев — критерия репродуктивной изоляции. В настоящей работе ставится аналогичная задача по отношению к аллопатрическим видам группы *Odagmia ornata* (Mg.). Эта задача значительно сложнее.

В названных статьях было показано, что в разных группах симпатрических видов (*Eusimulium aureum* Fries, *Eus. latipes* Mg., *Simulium morisitans* Edw., *Gnus decimatum* Dor. et Rubz., *Schönbaueria pusilla* Fries) при наличии материала и соответствующей его обработке всегда возможно надежное различение видов по морфологическим признакам. Для этого требуется лишь достаточный материал: серии особей как преимагинальных фаз (личинки и куколки), так и имаго (самцы и самки). Прежде, как правило, в коллекции попадали лишь одни самки, нападающие для кровососания. Как теперь выяснилось, внешнего осмотра одних самок для различения видов недостаточно; материал должен быть подготовлен для микроскопического исследования; наряду с соответствующим образом смонтированными особями хорошей сохранности необходимы хорошие препараты в масле или в балъзаме для изучения отдельных органов и склеритов под микроскопом.

При этих условиях почти всегда, по крайней мере на одной из фаз развития обнаруживаются отчетливые морфологические хиатусы, позволяющие надежно различать виды. Более мелкие хиатусы имеются всегда и позволяют под микроскопом различать виды на всех фазах развития.

Трудности, с которыми сталкивается здесь систематик, главным образом технического характера. Нужно добыть достаточный материал, что представляет первейшую и основную, пока непреодоленную для большин-

ства случаев, трудность. Имаго и особенно ценные для диагностики самцы мошек попадают в природе редко и практически добываются лишь путем выведения. Изготовить хороший препарат из гениталий мошек или из отдельных склеритов личинки — дело, требующее определенной квалификации. Таких препаратов нужна серия. Не всегда в постоянном препарате в канадском бальзаме склерит располагается в нужном ракурсе. Требуется предварительное рассмотрение в масле, что иногда представляет технические трудности при изучении склеритов сложной трехмерной формы, измеряемых микронами. Соответственно осложняется их изображение и описание. Однако все это технические, а не принципиальные трудности. При диагностике симпатрических форм задача различения видов и отличия их от внутривидовых таксономических единиц облегчается двумя обстоятельствами. Во-первых, для симпатрических (синтопичных и синхроничных) видов представляется возможность использовать критерий репродуктивной изоляции, который в современном определении вида представляется основным. Раз при совместном существовании отсутствуют промежуточные формы и определенный морфологический хиатус выявляется по всему известному ареалу — систематик заключает, что здесь виды, а не подвиды или иные внутривидовые формы. Во-вторых, как правило, у всех симпатрических (особенно у синтопичных и синхроничных) форм морфологические различия в строении гениталий — признаков наиболее существенных для диагностики видов — выражены более резко, чем у аллопатрических видов. Возможно, что это связано с ролью гениталий при становлении генетической изоляции симпатрических видов в природе. Ускорение темпов дифференциации в совокупительных аппаратах совместно живущих форм естественно представить себе как полезное приспособление при становлении видов, из-за вредности гибридизации удаленных форм. Иначе и сложнее представляется вопрос о критериях видов у аллопатрических форм, каким является, например, комплекс *Odagmia ornata* (Mg.).

Оба существенных преимущества симпатрических видов здесь в большинстве случаев отсутствуют.

Во-первых, для аллопатрических форм практически отпадает возможность использования критерия репродуктивной изоляции.

Во-вторых, морфологические критерии видов, особенно в строении гениталий, у близких аллопатрических видов выражены менее отчетливо. Хиатусы не столь резки. И то, и другое позволяет выдвигать возражения. Можно, например, утверждать, что наблюдаемые хиатусы характеризуют не виды, а подвиды или другие внутривидовые формы. При естественной географической клинальности признаков и меньшей выраженности морфологических хиатусов у аллопатрических форм допустимо предположение, что в какой-то части ареала существующие различия, особенно в меристических признаках, могут сглаживаться или исчезать. В отношении видов и форм группы *Odagmia ornata* (Mg.) к этому нужно добавить, что наиболее существенный в диагностике мошек склерит гениталий — гоностерн — требует учета трехмерной формы птичьей головы, а не двухмерной, как у большинства рассмотренных ранее симпатрических видов с плоским склеритом. В двухмерных склеритах учет равнозначных различий технически осуществим легче, нежели в трехмерных.

Возможность заключения о видовом ранге аллопатрических форм, очевидно, должна основываться на выдержанности морфологических отличий по ареалу и сохранении их в месте налегания ареалов (что означает факт репродуктивной изоляции). Характер и мера хиатусов имеет пока второстепенное значение, если учитывать крайнюю элементарность и несовершенство современного морфологического анализа признаков, особенно у мошек, систематическое изучение которых едва начато.

Задача настоящей статьи — привести примеры аллопатрических видов с подобной выдержанностью отличий отдельных форм по ареалу и сохранения различий их при налегании ареалов.

Группа украшенной мошки [*Odagmia ornata* (Mg.)] выбрана по ряду соображений. Это широко распространенный комплекс форм, по которому материал богаче, чем по какой-либо другой группе аллопатрических форм. Многие из форм этого комплекса являются кровососами, а некоторые, как экспериментально доказано (Гнедина, 1948, 1949, 1950, и др.), — и переносчики онхоцеркозов. По моему убеждению, основанному на 30-летнем изучении группы, комплекс *Odagmia ornata* (Mg.) представлен большим количеством видов и внутривидовых форм, изучение и различение которых в настоящее время необходимо с различных точек зрения, в том числе и главным образом с практической, медико-ветеринарной.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ГРУППЫ *ODAGMIA ORNATA* (Mg.)

Украшенная мошка была описана около 150 лет назад (Meigen, 1818) и с тех пор по самкам неоднократно отмечалась (Schiner, 1864; Lundström, 1911, и др.) в Европе как один из наиболее обычных и распространеннейших кровососущих видов. Однако лишь после Лундстрёма (Lundström, 1911), который вывел самцов и изобразил детали строения их гениталий, и Эдвардса (Edwards, 1915, 1921), который добыл и описал преимагинальные фазы развития, начинается истинное отличие этого вида от других близких. Уже в самом начале Эдвардс (Edwards, 1921) обратил внимание на необычную изменчивость этого вида в Англии и описал особый варьетет *Simulium ornatum nitidifrons* Edw., который отличался черным блестящим лбом. Почти одновременно Фридрихс (Friederichs, 1922) в Германии описывает другой варьетет этого вида *S. ornatum pratorum* Fried., который, по мнению автора, заметно отличался лишь более темной окраской задней голени. Вслед за названными статьями Эдвардса и Фридрихса вскоре появляется классическая работа Пури (Puri, 1925) по европейским мошкам, содержащая обстоятельное описание преимагинальных фаз, в которой, в частности, была подтверждена таксономическая реальность var. *nitidifrons* Edw. Работы Эдвардса и Пури не только познакомили с преимагинальными фазами мошек, но и дали в руки систематиков новый обширный арсенал диагностических признаков и эффективно стимулировали исследование семейства мошек во всем мире. Тот же самый Пури после изучения европейской фауны в серии статей дает фундаментальное описание мошек Индии, используя преимагинальные фазы (личинки и куколки). С естественным удивлением автор наряду с обширной серией новых видов обнаруживает в Индии и европейские виды, в том числе интересующий нас вид *Odagmia ornata* (Mg.) (Puri, 1932). Тот факт, что в сборах были лишь самки, не позволяет этому опытному систематику дать более точное определение или указать на существенные отличия индийской формы от европейских форм.

К тому времени данные об ареале *S. ornatum* (Mg.) быстро расширяются. Вид обнаружен сперва во всех частях Западной Европы от ее северных окраин до Средиземноморья, а затем на востоке — от Новой Земли (Якобсон, 1898) до Турции и Афганистана. При первой же попытке изучения фауны СССР (Рубцов, 1940) украшенная мошка обнаруживается повсеместно, почти во всех сборах из европейской части СССР, Кавказа, Средней Азии, Западной и Восточной Сибири, с Дальнего Востока, включая Сахалин, и на севере до Камчатки. Шираки (Shiraki, 1935, и др.) указывает украшенную мошку для Японии, а Твинн (Twinn, 1936) — для Канады; позднее она была обнаружена в Гренландии. Таким образом, с самого начала выяснилось, что украшенная мошка имеет необычайно широкий ареал: вся Палеарктическая область (причем, вид обнаруживается повсеместно), локально — Неарктическая и Ориентальная области.

Параллельно идут попытки таксономического расчленения этого столь необычайно широко распространенного вида: Помимо упомянутых выше

варьететов, описанных Эдвардсом и Фридерихсом, Баранов (Baranov, 1926) и Эндерлейн (Enderlein, 1930) описывают ряд новых видов этой группы из Европы (*nigriperna* End., *wilhelmiana* End., *simoffi* End., *konuloffi* End., *specularifrons* End., *ruficorne* (Bar. preocc. = *baracornis* Smart, nom. nov.), Шираки (Shiraki, 1935) — из Японии (*ivatensis* Shir.) и др.

К сожалению, новоописания Эндерлейна и Баранова, весьма возможно имевших дело с новыми видами, не сопровождались рисунками, а описания не касались таких признаков, по которым возможно было практическое различение реально существующих форм. Во многих статьях этого времени виды Эндерлейна и Баранова игнорируются и для обозначения различных форм этого комплекса, обнаруживаемых в самых удаленных районах обширного ареала, употребляется название Мейгена — *Odagmia ornata* Mg.

Уже в первой ревизии фауны СССР (Рубцов, 1940) автор описал из Восточной Сибири варьетет *frigida* Rubz., который отличается ветвистыми ректальными придатками у личинок. Самки, кроме того, имеют иную окраску ног по сравнению с формой, которая принималась за типичную. Форма населяла биотопы, весьма отличные от тех, в которых развивалась типичная форма. Вместе в одном водосме различные формы сначала не были обнаружены. Это обстоятельство, а также невыраженность морфологических отличий, не позволяло судить с определенностью о таксономическом ранге этих форм, почему они и были обозначены неопределенным термином варьетета. Аналогичным образом из Закавказья была описана *S. (Odagmia) ornata* var. *caucasica* Rubz.

Наряду с этим и в то же время автор (1940), основываясь на более отчетливых цветовых и морфологических отличиях, главным образом в строении гениталий, рискнул описать, по материалам из Монголии, Китая, Средней Азии и Закавказья, ряд новых видов: *ferganica* Rubz., *flaveola* Rubz., *deserticola* Rubz., *kiritshenkoi* Rubz., а 16 лет спустя (Рубцов, 1956) к ним прибавились *mesasiatica* Rubz. и еще несколько новых варьететов все той же украшенной мошки (*ornata* Mg.) и рассматривавшегося ранее как варьетет *caucasica* Rubz. К этому времени материалы и их знание значительно возросли, в связи с чем var. *caucasica* Rubz. был возведен в ранг вида.

Новые варьететы, как и прежде, выделялись лишь в случаях, когда форма резко отличалась по какому-либо признаку имаго, личинки или куколки, при методах исследования, доступных к 1950 г. За типичную форму (*ornata* Mg.) была до известной степени уловно принята кровососущая, ранне весенняя (или летающая и в начале лета) форма средней полосы европейской части СССР. При этом исходили из того, что Мейгену, как и всем коллекторам после него, попадали в руки преимущественно самки, нападавшие для кровососания. О том, что кровососущих форм может быть несколько, автору было известно ранее, но что их несколько и в средней полосе европейской части СССР выяснилось лишь после 1953 г., когда была фактически закончена рукопись 2-го издания «Фауны» мошек СССР, опубликованной в 1956 г.

Уже к 1953 г., т. е. 15 лет спустя после первой ревизии фауны мошек, материалы и сведения автора по группе украшенной мошки по сравнению с предыдущими годами значительно возросли. Стало известно, что большинство форм (обозначавшихся Эдвардсом, Фридерихсом и мной как варьететы) имеет свои особые характерные местообитания, насколько можно было судить по все еще фрагментарным данным, — особый ареал, свойственный лишь данной форме цикл развития, с определенным сроком вылета имаго, как правило, с одним поколением в течение года. Лишь немногие формы давали два, а на юге возможно и более двух поколений. При этом личинки первого поколения типичной формы развивались зимой, окукливаясь в начале весны, личинки второго — в конце весны или ранним летом. Некоторые формы нападали для кровососания, другие (их большинство) не были

зарегистрированы в качестве кровососов. Обычные в литературе указания о развитии нескольких (до 3—4) поколений в году для любой формы *Odagmia ornata* (Mg.) не подтверждались непосредственными полевыми наблюдениями в течение сезона. Если в данной местности существует одна форма (что наблюдалось нами в 1939 г. на Украине), то в течение года наблюдается один сжатый во времени период окукления и один вылет, т. е. в течение года развивается одно поколение. В районах Ленинградской области (по наблюдениям с мая по август в 1955—1960 гг.) наблюдается якобы 1—2—3—4 периода окукления и одновременный вылет украшенной мошки. В каждом типе водоемов намечался свой цикл из одного, реже из двух периодов окукления. При ближайшем исследовании оказалось, что здесь встречается несколько форм украшенной мошки и каждая из них имеет свой годовой цикл, как правило, с развитием лишь одного поколения в году. Обычные в литературе указания о многих (3—4) поколениях в течение года были следствием того, что суждения основывались лишь на поверхностном знакомстве с самками, которые либо не различались у близких форм, либо вовсе не попадали в руки исследователя. Оказалось, что фенологические даты вылета отдельной формы зависят не столько от температуры воды, сколько определяются спецификой данной формы. В одном и том же водоеме, в его более холодных верховьях, одна форма окукляется и вылетает раньше, чем другая форма, развивающаяся ниже по течению, где температура воды выше.

Все эти факты уже давно привели автора к убеждению, что под названием украшенной мошки по ее обширному ареалу в различных биотопах развиваются нередко особые виды. К такому же выводу одновременно приходит ряд западно-европейских авторов. Доби и Доби-Дюбуа, (Doby et Doby-Dubois, 1955) дают фотографии дыхательного органа *S. nitidifrons* Edw. и типичной формы, Петерсен (Petersen, 1958) публикует статью с фотографиями дыхательного органа шести форм, обнаруженных в Дании.

Слабые морфологические различия, широкое распространение, многообразие форм и недостаточность материалов и главным образом отсутствие (до 1953 г.) фактов их совместного развития в одном водоеме, а отсюда возможность трактовки этих форм как внутривидовых или как проявление клинальной изменчивости, побуждали воздерживаться от описания их в качестве особых видов.

За время с 1953 по 1960 г. при стационарных наблюдениях в Восточной Сибири (1953—1954 гг.) и Ленинградской обл. (1955—1960 гг.) нами получены новые факты по биологии, циклам развития и совместному существованию различных форм украшенной мошки. За это же время сделана попытка более детального морфологического анализа новых признаков и изучение их изменчивости. Указание на новые диагностические признаки, прежде всего морфологические, составляет одну из основных задач этой статьи. Дальнейшее систематическое изучение этого богатого и практически важного комплекса не может успешно продвигаться при ограничении исследователя прежними, далеко несовершенными методами исследования.

ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, ИХ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ РАНГ ФОРМ *ODAGMIA ORNATA* (Mg.)

Рассмотрение диагностических отличий и таксономической трактовки форм *O. ornata* (Mg.) рациональнее начать с наиболее изученных форм: *O. ornata ornata* (Mg.) и *O. ornata frigida* Rubz., ныне рассматриваемая как вид *O. frigida* Rubz. Скучность и фрагментарность материала и поныне являются основным препятствием для различения и таксономической оценки всех форм этого богатого комплекса.

За типичную *O. ornata ornata* (Mg.) естественно принять форму, описанную Мейгеном (Meigen, 1818). Этот изумительно наблюдательный диатеролог в отношении интересующего нас вида пишет (Meigen, 1818), что им пер-

воначально под названием *Atractocera regelationis* Mg. смешивались два вида; наряду с выделяемым *Simulia ornata* Mg. сюда же ошибочно относился *S. latipes* Mg. Нам представилась возможность ознакомиться с материалами Мейгена. В коллекциях Зоологического музея в Берлине нами обнаружена особь самца с этикеткой «*regelationis* Mg.»,* написанной почерком Мейгена. Звездочкой автор обозначал особи, исследованные им и послужившие ему для описания. Таким образом, это соответствует пометке типовых экземпляров. Нами был изготовлен препарат гениталий из этой особи. По гениталиям особь должна быть отнесена к *Eusimulium costatum* Fried., описанному из Германии в 1920 г., внешне сходного с *Eu. latipes* (Mg.). Нам представилась также возможность ознакомиться с интересующими нас насекомыми в Естественноисторическом музее Парижа, где, как известно, хранится основная часть коллекции Мейгена и, в частности, его сборы мошек. Здесь были обнаружены лишь самки, относящиеся к группе *ornata*. Однако установить, к какой форме *O. ornata* относятся экземпляры Мейгена по внешнему виду насекомых 150-летней давности оказалось невозможным. Можно лишь сказать, что внешний вид этих самок находится в соответствии с описаниями, вошедшими в литературу; они отличаются, в частности, тем, что задняя голень желтоватая чуть более чем на половину от основания. Как стало известно позднее, такими признаками отличается целый ряд форм этого комплекса. Поэтому здесь, как и во многих других подобных случаях с широко распространенными сборными недостаточно описанными видами, типичная форма остается в точности неизвестной. Как уже отмечено, за типичную форму мы приняли (Рубцов, 1956) кровососущую форму с зимним и весенне-летним поколениями. Все было ясно до тех пор, пока нам была известна лишь одна зимующая в фазе личинки форма этого вида и мы полагали, что все обнаруживаемые зимой личинки из группы *O. ornata* (Mg.) относятся к одной этой форме. Однако стационарными наблюдениями весны и лета 1959—1960 гг. нам с достоверностью удалось установить новые давно подозревавшиеся факты. Существует несколько зимующих форм *O. ornata* (Mg.), существенно различающихся морфологически и биологически. В районе наших наблюдений в Лужском районе их было две. Первая форма развивается в прохладных, устойчивых по температурному режиму родниковых или вытекающих из питающихся родниками озер, речках. Таковы: ручей около Городка за г. Луга, р. Пудость у ст. Пудость, р. Волпанка у г. Гатчина и некоторые протоки, соединяющие пруды г. Гатчина, р. Каменка в Озерках в черте г. Ленинграда и, вероятно, многие другие. Первое зимнее поколение вылетает в условиях Ленинградской обл. в конце мая, второе — в июле. Первое поколение в водоемах немногочисленно, но самки в большом числе нападают для кровососания. Второе поколение в водоемах многочисленнее, но самки нападают реже. Время отрождения личинок с точностью не установлено. В мае они близки к окуклиению. По морфологическим признакам первое и второе поколения тождественны. За этой формой в соответствии с принятым в «Фауне СССР» решением (Рубцов, 1956 : 642—645, рис. 305) мы сохраняем название *O. ornata ornata* (Mg.). Однако у нас нет уверенности в том, что она тождественна *O. ornata*, описанной Мейгеном. В отличие от типа самки Мейгена у самки нашей формы постоянно имеется темное пятно у основания голени (рис. 1), что сближает ее с *O. o. pratorum* Fried. В коллекциях Зоологического института АН СССР имеется хорошая серия (во всех фазах развития) *O. ornata* (Mg.) из Западной Германии, которая по окраске ног более сходна с типичной формой. Однако гениталии западногерманской формы почти тождественны с таковыми ленинградской формы. Поэтому мы, во избежание лишней синонимии, сохраняем видовое название Мейгена и для ленинградской формы. Если совершенствующийся диагностический анализ позволит в будущем отличить по самкам вид Мейгена от других близких, переименования можно будет сделать рациональнее потом, нежели создавать опасность

увеличения синонимии в настоящее время. Здесь пока отметим, что форма, которая наряду с ленинградской формой (Рубцов, 1956 : 644, рис. 304) относилась к *O. ornata ornata* (Mg.) в «Фауне СССР» из р. Оки (Рубцов, 1956 : 645, рис. 305), является, по-видимому, особым видом.

Вторая ранневесенняя форма развивается в неустойчивых по температурному режиму водоемах (весной — холодных, летом — теплых и за-

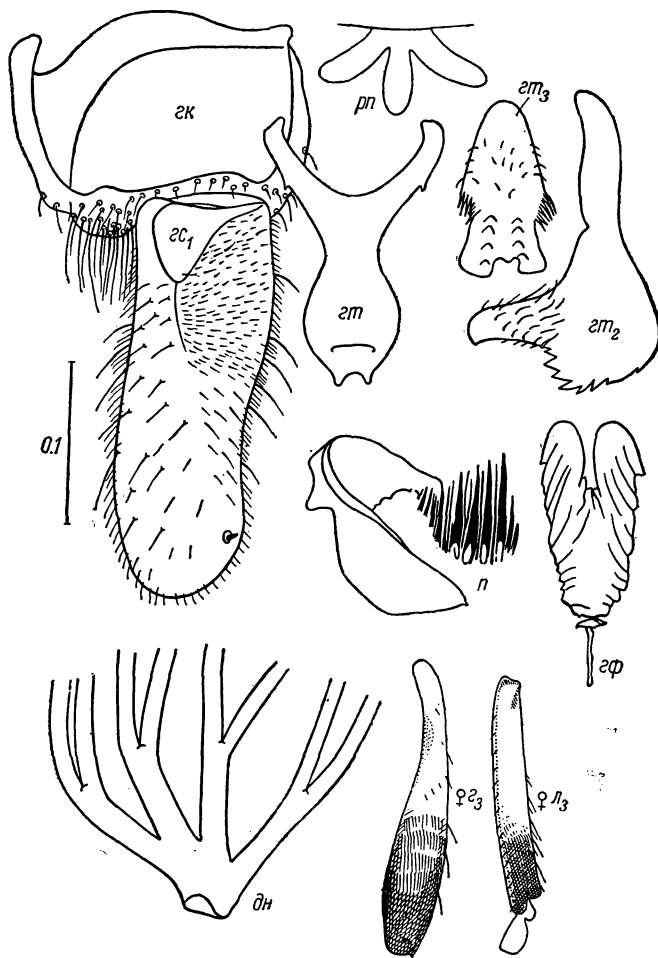


Рис. 1. *Odagmia ornata ornata* (Mg.). Детали строения.

Обозначения к рис. 1—6: а — антенна; б — бляшки; вв — вентральный вырез на головной капсуле личинки; г — голень; гк — гонококсит; гс — гоностили; гт — гопостерн; гф — гонофурка; дн — дыхательный орган; ж — кокон; л — лапка; лб — лоб личинки; м — мозоль на спинке куколки; н — нога; одн — отверстия основания дыхательных нитей; п — парамеры; рп — ректальные придатки; с.м — субментум; тр — трихомы. Порядковыми номерами на склеритах половых придатков обозначены: 1 — вентральный, 2 — боковой и 3 — задний ракурс склерита; члеников ног: 1 — передние, 2 — средние и 3 — задние ноги; для мозолей на спинке — порядковые номера их на спинке от переднего края назад; б₁, б₂, б₃ — типы бляшек у разных видов.

грязненных). Таковы, например, р. Обла, р. Луга и, по всем имеющимся данным, р. Дибупы, Сестра и, вероятно, многие другие им подобные. У этой формы обнаружено лишь одно зимне-весеннее поколение. Специальные наблюдения в течение трех летних сезонов

(1956 и 1959—1960 гг.) с целью найти летнее поколение в рр. Обле и Луге не увенчались успехом. Второе летнее, обычно более многочисленное поколение не обнаруживается. Нельзя объяснить это просмотром второго поколения. Летнее поколение, развивающееся в более благоприятных условиях, как правило, бывает более многочисленным. И это при том, что здесь

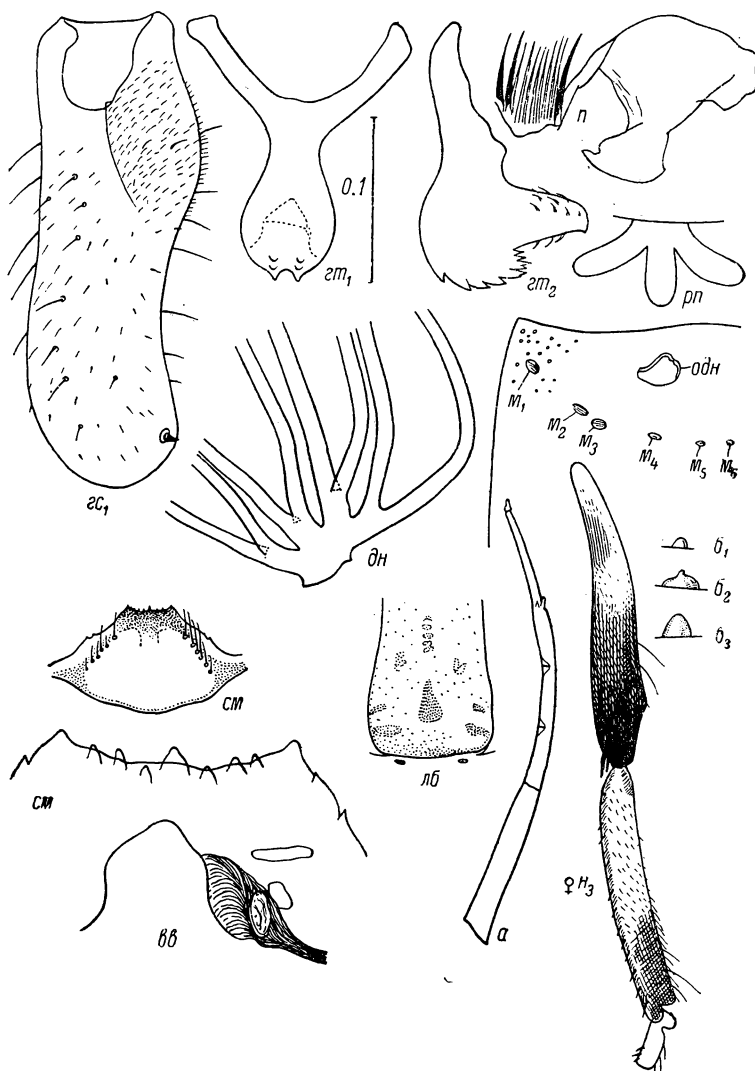


Рис. 2. *Odagmia ornata hibernalis*, var. n. Детали строения.
Обозначения те же, что на рис. 1.

первое весеннее поколение очень многочисленно: на каждом растении, взятом в соответствующем месте, обнаруживаются десятки и сотни особей этой формы. Такое исчезновение до следующей весны, когда эта форма появляется снова в изобилии, нельзя объяснить недосмотром. Очевидно, летнее поколение, как правило, отсутствует, или оно столь редко, что его не удавалось заметить в течение трех лет, при многочисленном (вопреки обычному соотношению) первом весеннем поколении. Личинки III—IV возраста собраны в р. Обле уже в январе. Окукливание и вылет наблюдались в I—II декадах мая. Вылет происходит несколько раньше, чем у 1-го поколения *O. ornata* (Mg.). Кровосос. Морфологически заметно отличается во

всех фазах от формы, принимаемой за типичную. Ниже мы его описываем под названием *O. ornata hibernalis*, var. n. (рис. 2).

Однако едва ли комплекс зимующих форм ограничивается этими двумя. Зрелые личинки и куколки комплекса *O. ornata* (Mg.) нами обнаруживались ранней весной также в мелких, загрязненных ручейках, например в ручье Чернецком Лужского р-на (рис. 3), в безымянных ручейках у пос. Комарово Ленинградской обл. Остается, однако, невыясненным, тождественна ли эта форма другим ранневесенним. Неизвестно, развивается ли здесь второе, летнее поколение. Чтобы это установить, нужны стационарные наблюдения в течение всего сезона.

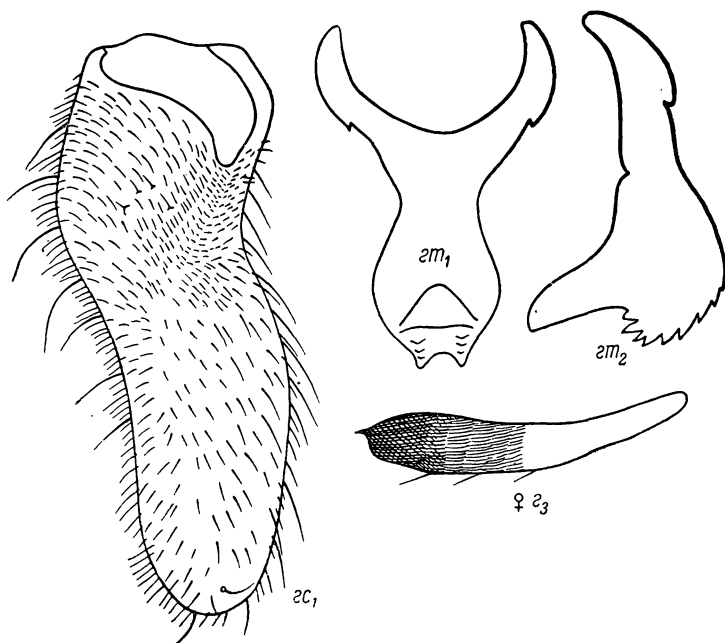


Рис. 3. *Odagmia ornata* ? *ornata* Mg. Детали строения. Обозначения те же, что на рис. 1.

Третья форма (вид) — *O. frigida* Rubz. (рис. 4) имеет лишь одно летнее поколение как в Восточной Сибири, откуда она описана, так и в Ленинградской области, вылетающее в июле—августе.

В настоящей статье мы ограничимся сравнением лишь этих трех форм, наблюдавшихся нами в близких районах (Лужском и Гатчинском Ленинградской обл.), по которым имеются хорошие серии для всех фаз развития, плюс стационарные биологические наблюдения, что позволило ознакомиться с ними полнее; других форм коснемся лишь в связи с выводами о первых трех; расположение признаков произведено в порядке их диагностической значимости (см. таблицу на стр. 911—912).

Почти все перечисленные признаки обычно не использовались в практике различения этих видов. Помимо перечисленных различий, между этими тремя формами можно было бы указать на ряд других, новых признаков, также пока не используемых. Среди них, в порядке наибольшей доступности: форма, размеры и распределение бляшек на спинке куколки; окраска, длина, густота и распределение черных и светлых волосков на различных участках тела взрослых насекомых; размеры и склеротизация вентрального выреза головной капсулы у личинки; форма и размеры члеников ног, особенно соотношения длины и ширины 1-го членика лапки

форма, пигментация и хетотаксия генитальных пластинок; форма и размеры рефлектирующих пятен на спинке, ногах и брюшке, особенно у самок. Сравнение трех рассматриваемых здесь форм обнаруживает по всем этим признакам (в дополнение к ранее использовавшимся в диагнозах, например в «Фауне СССР») определенные различия, которые удастся проследить у популяций, взятых из удаленных участков ареала. Их описание лишь непомерно удлинит изложение, не меняя принципиального вывода, который может быть сделан и на основании уже приведенного выше сравнения. Между тремя формами существуют разноразличные и многочисленные отличия в строении, биологии и распространении. Эти различия

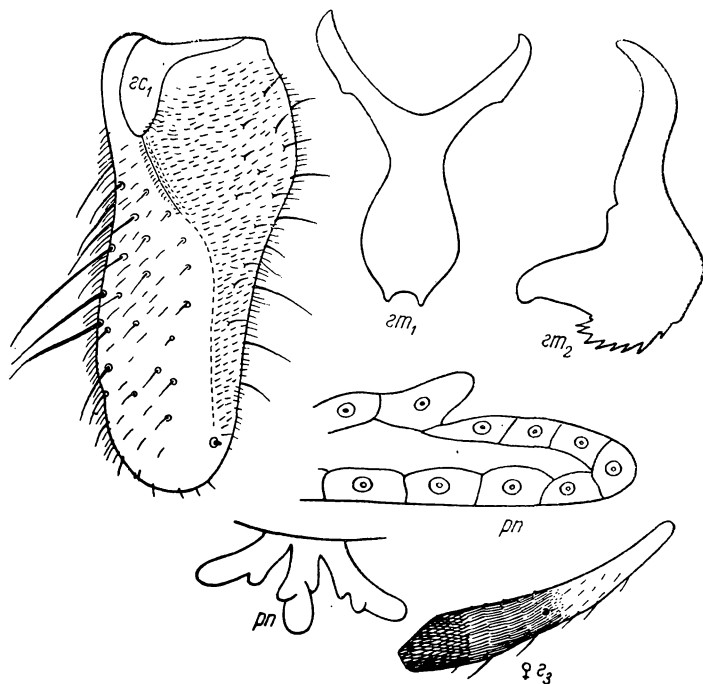


Рис. 4. *Odagmia frigida* Rubz. Детали строения.
Обозначения те же, что на рис. 1.

того же порядка, по которым описываются и диагностируются хорошие виды среди других отрядов насекомых и, в частности, двукрылых. Общей особенностью морфологических признаков, отличающих эти виды, является то, что многие из них очень мелки и требуют микроскопического анализа. Это связано с общими мелкими размерами тела этих насекомых и однообразным общим планом строения. Такие особенности морфологических признаков свойственны многим другим насекомым, в частности хирономидам, галлицам, мокрецам, некоторым комарам и т. д. Наиболее существенным в оценке этих признаков для суждения о таксономическом ранге форм, естественно, является вопрос об их изменчивости, а также репродуктивная изоляция форм.

Все виды обычной изменчивости (внутривидовая, индивидуальная, сезонная и др.) свойственны, конечно, и мошкам. Они известны систематикам в меру их знакомства с материалом. В литературе по мошкам имеются специальные работы, посвященные изменчивости (Davies, 1949). Существует обзор, в котором сделана попытка охарактеризовать общие особенности индивидуальной и сезонной изменчивости отдельных признаков по всем фазам и различия этой изменчивости в разных группах семейства (Рубцов, 1956 : 144—152). Здесь нет необходимости повторять эти

Признаки	<i>O. ornata ornata</i> (Mg.)	<i>O. o. hibernalis</i> , var. n.	<i>O. frigida</i> Rubz.
Самец (половые придатки)			
Гоностили:			
Длина (в мм)	2.3—2.7	2.8—3.0	2.3—2.7
Ширина у основания	0.8—1.0	1.0—1.2	0.8—1.0
Ширина в вершинной трети	0.7—0.8	0.8—0.9	0.6—0.7
Количество шилов на пятке гоностерна . .	4—5	8—10	6—7
Носок гоностерна . .	Приострен	Закруглен	Закруглен
Отношение длины гоностилей:			
К ширине их у основания	2.8 : 1	3 : 1	2.6 : 1
К ширине перед вершиной	3.2 : 1	3.6 : 1	4.6 : 1
Самка			
Лоб	Наряду со светлыми имеет черные волоски		Только светлые волоски
Основание крыла:			
Костальная жилка до 1-й поперечной имеет:	Хохолок из светлых и черных волосков	Хохолок из светлых волосков	Светлые волоски спереди; сзади — черные
По заднему краю спинки наряду с светло-золотистыми волосками	Черные волоски в 2—3 ряда		Черные волоски в 1 ряд или вообще отсутствуют
Задняя голень светло-желтая	На 1/2 от основания вокруг	Менее, чем на 1/2 от основания, только с наружной стороны	Чуть менее, чем на 1/2 от основания вокруг
Личинка			
В большом веере щетинок	46—50	36—41	45—48
Ректальные придатки	Простые	Простые	Разветвленные
В заднем прикрепительном органе:			
Рядов крючков	70—74	64—72	66—76
Крючков в одном ряду	13±1	11±1	12±1
Куколка			
Стебельки дыхательных нитей	Более длинные	Короткие	Более длинные
У 1—2-й пары длина превосходит диаметр . .	В 2—3 раза	Равна диаметру или менее его	В 2—3 раза длиннее диаметра
У 3-й пары	В 3—4 раза	Равна диаметру	В 2—3 раза,
У 4-й пары	В 4—6 раз	В 2—3 раза	В 3—4 раза
Наклон плоскости ветвления у основания по отношению к сагиттальной плоскости (в °):			
У 1-й пары	0—5	0—10	5—10
У 2-й пары	20—30	60—80	20—30
У 3-й пары	5—10	20—40	30—50
У 4-й пары	10—20	10—20	10—20
Количество мозолей . .	4	5—6	5—6
Толщина (в μ) 4-й дыхательной нити	41	63	42
Толщина 8-й дыхательной нити (в μ) . . .	27	38	27
Длина 4-й дыхательной нити (в мм) . .	1.8	2.5	2.5
Длина 8-й дыхательной нити (в мм) . .	1.1	1.9	1.9

Продолжение

Признаки	<i>O. ornata ornata</i> (Mg.)	<i>O. o. hibernalis</i> , var. n.	<i>O. frigida</i> Rubz.
Биология			
Местообитания:			
Преимущества стадии развития населения	Небольшие чистые холодные речки с устойчивым режимом температуры и мутности	Небольшие и средних размеров реки с неустойчивым режимом температуры и мутности	Мелкие лесные холодные ручьи и небольшие реки с неустойчивым режимом температуры и мутности
Цикл развития и количество поколений	Два поколения: вылет первого — ранней весной, второго — летом	Одно поколение: вылет — ранней весной	Одно поколение: вылет — в конце лета
Активность нападения для кровососания	Первое весеннее поколение — кровососы, второе — факультативные кровососы	Кровососы	Нападают для кровососания очень редко
Репродуктивная изоляция:			
Встречаются в одном водоеме без переходных форм	<i>C O. frigida</i> Rubz.	<i>C O. frigida</i> Rubz.	<i>C O. ornata ornata</i> (Mg.) и <i>O. o. hibernalis</i> , var. n.
Распространение	Европа, Западная Сибирь	Европа, Западная Сибирь	Европа, Западная и Восточная Сибирь

обобщения. Можно утверждать, что они совершенно недостаточны по отношению к объему и существу проблемы изменчивости, по отношению к требованиям, которые сейчас предъявляются к специальным исследованиям по изменчивости. Сравнимые и достаточные серии особей из разных по ареалу популяций, соответствующая методика оценки и измерения признаков, вариационно-статистическая обработка их, оценка достоверности всех этих первичных и элементарных предпосылок современного исследования изменчивости у симулиидологов пока нет ни для одного вида, а тем более для разных групп, в различных условиях. Вместе с тем систематик, просматривая и изучая сотни, тысячи и десятки тысяч своих объектов, постоянно и естественно накапливает сведения по изменчивости признаков изучаемой им группы. Сведения по изменчивости описываемых видов у систематика всегда обширнее, нежели сами его диагнозы и описания. Его знания изменчивости незримо присутствуют при различении и описании видов, и они составляют основу того опыта, без которого работа систематика была бы невозможной. И если систематики обычно мало пишут или вовсе не пишут специально об изменчивости изучаемых ими видов, то в основном потому, что отдадут себе отчет в необычайно разнообразии и неисчерпаемости проявлений изменчивости и недостаточности того аппарата и фактов, которыми они располагают для компетентного суждения об этой крайне сложной стороне дела. Заняться же самому специально вопросами изменчивости хотя бы одного вида означало бы отказ от его первичной и основной элементарной работы по классификации и таксономическому упорядочению материала, хотя и фрагментарного, но тем не менее требующего всей его жизни. В этой ситуации для таксономических суждений в любом случае опыт, интуиция и осторожность систематика имеют решающее значение. Они и по существу дела имеют гораздо большее значение, нежели десятки неизбежно несовершенных пока трактатов об изменчивости.

Приведем некоторые наблюдения и выводы по этим вопросам.

Вновь указываемые здесь признаки, как и все морфологические признаки, естественно подвержены изменчивости. Особенно хорошо выраженной и легко учитываемой изменчивостью отличаются меристические признаки: размеры тела, количество разного рода щетинок в веерах, количество рядов крючков и число крючков в каждом ряду у заднего прикрепительного органа, число зубцов на максиллах и мандибулах. Однако эта изменчивость у истинных видов комплекса значительно менее той, которая указывается в литературе для *O. ornata* (Mg.) s. l., т. е. для всего комплекса форм. Например, для количества щетинок в веерах, как показывает наш опыт, у популяции из одной области она составляет $\pm 1-2$, от средней около 40—50. При этом надо учитывать, что личинки самцов и самок у многих форм имеют ясно выраженные отличия. Точность диагноза требует различения самцов и самок также в фазах личинки и куколки, как это делается для взрослых насекомых. Кривые изменчивости числа разных щетинок в веерах, количества крючков в ряду и количества рядов в заднем прикрепительном органе, количество щетинок по краям субментума и т. п. признаки, используемые ныне в систематике видов этой группы, имеют одну моду и близкие средние для разных популяций одного вида. У разных видов эти кривые налегают и различаются лишь по средним. Такой же характер имеет и изменчивость цветковых признаков (серебристый рисунок спинки, окраска ног, особенно задних голеней и 1-го членика лапки, окраска волосков); оценка их до последнего времени была словесной, в лучшем случае дополнялась рисунком светлых и темных участков. Более существенные различия — окраска волосков и их густота — имели дефекты неизбежной субъективности в их оценке. У куколок группы *O. ornata* (Mg.) существенна наряду с дыхательными органами микроструктура покровов куколки (рис. 2, $\delta_1-\delta_3$). И число, и относительные размеры, и взаимное расположение бляшек на спинке куколки подвержены значительной индивидуальной изменчивости. Потребовалось бы много места для описания специфики этих структур у отдельных видов, без уверенности в том, что описания различий будут доходчивы, правильно поняты и легко использованы в практике определения. Выходом является фотография. В диагностике видов мошек, особенно рассматриваемой группы, необходимо фотографирование плетения кокона, структуры спинки, целого дыхательного органа, гоностилей, хетотаксии ног и др. Никакие самые пространные и добросовестные описания здесь не могут

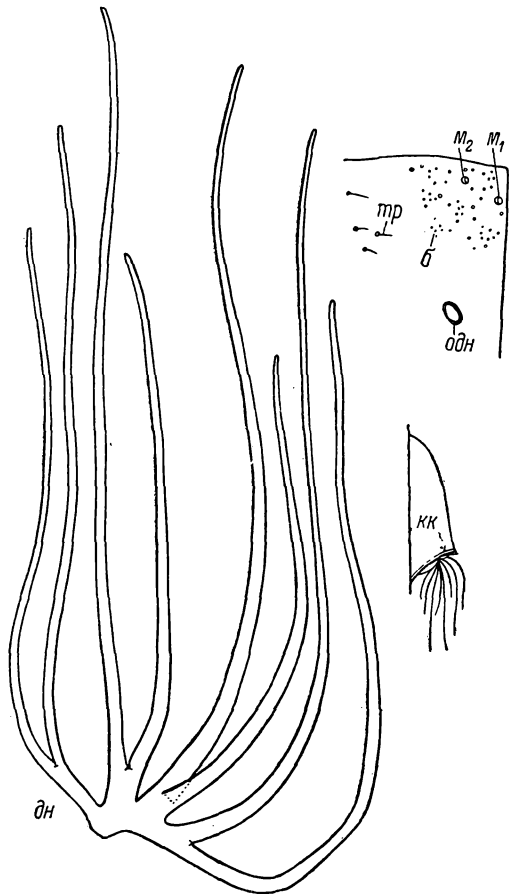


Рис. 5. *Odagmia baracornis pontica* Rubz. Детали строения.

Обозначения те же, что на рис. 1.

должен изображаться и измеряться в трех основных ракурсах: снизу, сбоку и сзади. При этих условиях индивидуальная изменчивость названных склеритов у одного вида имеет характер, приведенный на рис. 7 и 8. Сравнивая эти рисунки между собой и с изображением тех же деталей гипопигия у других видов, можно видеть, что индивидуальные отклонения незначительны и меньше тех, которые наблюдаются у разных видов.

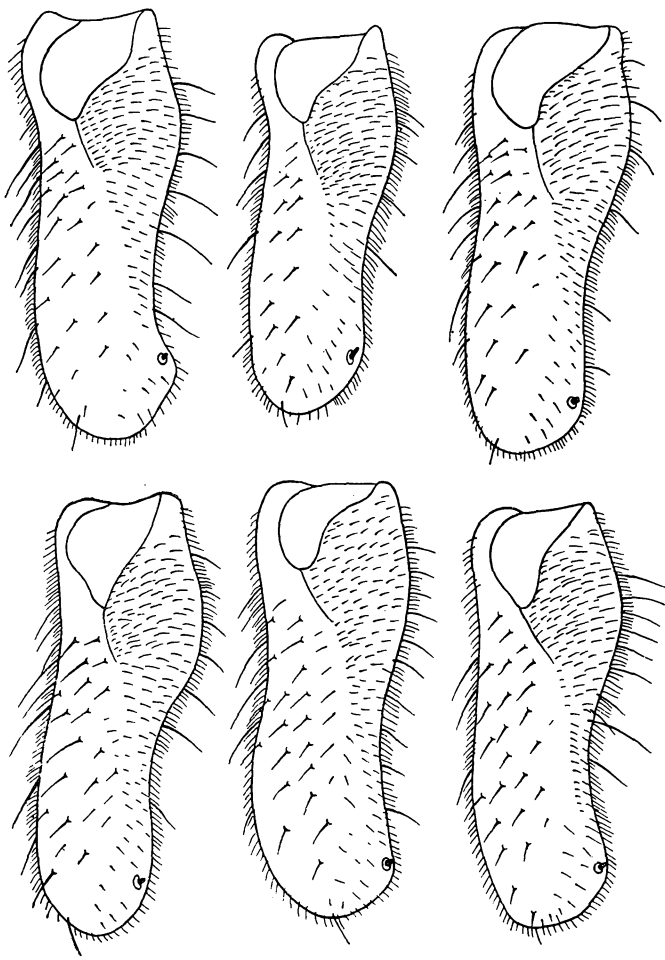


Рис. 7. *Odagmia ornata ornata* (Mg.). Изменчивость гоностилей.

Среди использовавшихся на практике признаков особенно часто встречаются резкие отклонения в относительной длине стебельков дыхательного органа у куколок и обычно односторонние уродства в строении субментума у личинок.

Многие уродства личинок вызываются паразитизмом нематод, которые весьма обычны у многих видов. Гинандроморфы и интерсексы (Рубцов, 1958) довольно обычны среди мошек и давали иногда повод для ошибочного описания особых видов, родов и даже подсемейств.

Для преодоления трудностей, вызываемых индивидуальной изменчивостью признаков, во всех случаях систематику, работающему с мошками, необходимо соблюдать в качестве основного правила — иметь для исследования каждой новой популяции вида серию особей по всем фазам развития. Это может быть достигнуто специальной организацией сбора, выведением имаго и специальной обработкой материала (изготовление микро-

скопических препаратов). Изучение и сравнение особей приходится вести под микроскопом. Только при этом условии могут быть обнаружены межвидовые хиатусы.

Перечисленные технические трудности в практике описания и определения комплекса форм *O. ornata* (Mg.) пока еще не преодолены, но именно они, эти технические трудности, а не что иное, являются до сих пор препятствием для различения и описания многочисленных видов этой группы.

Несколько слов о сезонной изменчивости.

Уже ранние систематики мошек (Edwards, 1921; Friederichs, 1922) обратили внимание на сезонную изменчивость ряда видов. Она была известна и ранее (Mac Bride, 1870). Названные авторы наблюдали, что особи

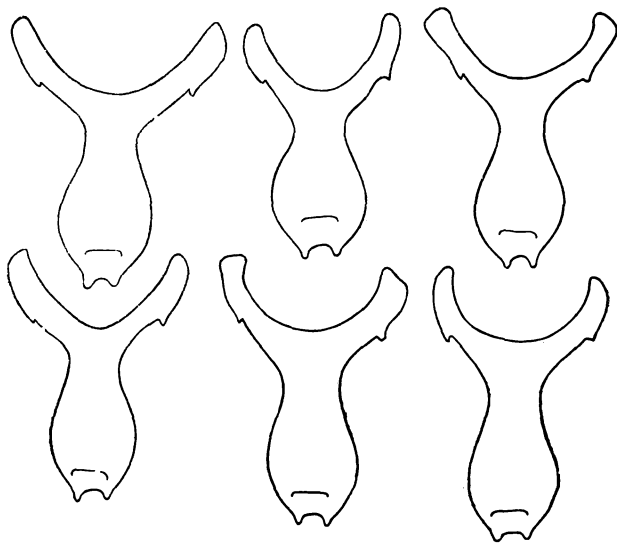


Рис. 8. *Odagmia ornata ornata* (Mg.). Изменчивость гоностерна.

весеннего поколения, в частности у *O. ornata* (Mg.), крупнее, чем у летнего поколения. Эдвардс к этому добавляет, что весеннее поколение окрашено ярче. Этот факт для многих видов отмечался и позднее (Рубцов, 1940, 1956 и др.). Особенно подробно на сезонной изменчивости останавливается Гренье (Grenier, 1948). Однако, как и предыдущие авторы, он обращает внимание лишь на размеры тела, не пытаясь анализировать морфологические признаки так называемых сезонных форм. При этом сезонные формы и сезонная изменчивость, несомненно существующие и выражающиеся в основном в более крупных размерах весенней популяции по сравнению с летней, не отделялись от внутривидовых форм и видовой изменчивости. Последующие исследования показали, что эта последняя изменчивость выражается не столько в размерах тела, сколько в мелких морфологических различиях всех фаз развития, в соотносительных размерах члеников и особенно склеритов гениталий. Что касается внутривидовых таксонов и изменчивости их отличительных признаков, то о них пока еще рано судить. Для этого нет еще материала. Мы пока не научились различать виды мошек (в общепринятом ныне понимании) и обычно обозначаем одним видовым названием комплексы видов, как это имеет место в рассматриваемом примере с *O. ornata* (Mg.). Термин var., как и ранее, мы употребляем в тех случаях, когда предполагаем особые виды, но по недостатку материала или недостаточной изученности не можем охарактеризовать эти виды так, чтобы их возможно было надежно различать. Общим правилом во всех случаях является практика избирать при описании вида при-

знаки, по которым бы различия заведомо превосходили возможную индивидуальную, сезонную или иную известную изменчивость их. Возможность соблюдения этого правила определяется уже спецификой материала, опытом и способностями систематика.

Решающим доводом в пользу того взгляда, что *O. frigida* Rubz. и др. являются видами, а не внутривидовыми формами, является их независимое существование на обширной площади налегания ареалов и, более того, иногда синтопическое развитие, выплод из одних и тех же водоемов без признаков существования промежуточных форм. Факты такого рода наблюдались нами впервые лишь в самые последние годы, и некоторые из них следует здесь упомянуть.

Впервые совместное развитие *O. ornata ornata* (Mg.) и *O. frigida* Rubz. нами наблюдалось в 1953 г. в р. Бурдаковке, притоке р. Ангары (Восточ-

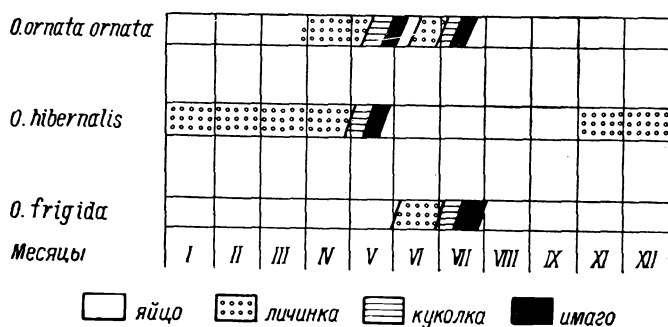


Рис. 9. Фенология трех форм украшенной мошки.

ная Сибирь). Это послужило основанием для решения о выделении *O. frigida* Rubz. в особый вид. В 1955—1960 гг. совместное развитие *O. frigida* Rubz. с *O. ornata ornata* (Mg.) либо с *O. o. hibernalis*, var. n., наблюдалось во многих водоемах Ленинградской обл. Это преимущественно притоки р. Луги, где велись стационарные наблюдения в названные годы: рр. Обла, Наплотинка, Ящера, Рыбинка, Чернецкий, Черная (приток р. Ордеж). Различные формы *O. ornata*, выплакивавшиеся в течение одного года из одного водоема, наблюдались и в других реках: Луге, Охте, Песочной и Дибунах, Сестре, Ижоре и др.

Судя по тому, что две формы (*frigida* и *hibernalis*, либо *hibernalis* и *ornata*, либо *ornata* и *frigida*) обнаружены почти во всех водоемах, пригодных для обитания *O. ornata ornata* (Mg.) и обследовавшихся в течение всего сезона, представляется вероятным, что их совместное развитие является распространенным явлением. Однако большинство водоемов, в которых нами обнаружена форма *O. ornata* (Mg.), наблюдались спорадично и обследованы один-два раза, либо поздней весной, либо летом, либо осенью. Какие формы развиваются в остальное время года — остается неизвестным. Развитие же разных форм протекает разновременно (рис. 9). Водоемы и точки стационарных наблюдений естественно ограничены числом. Отсюда относительная немногочисленность водоемов, для которых уже сейчас может быть констатировано независимое совместное развитие отдельных форм комплекса.

Все три формы на основе вышеизложенного мы считаем особыми видами. Обозначение *hibernalis* как варьетета представляется нам временным. Оно вызывается недостаточной изученностью этой формы, отсутствием экспериментальных данных о репродуктивной изоляции, невыясненностью ареала, возможной изменчивости и т. д. Опыт более близкого знакомства с широко распространенными и лучше изученными формами убеждает

систематиков в том, что и за слабыми морфологическими различиями кроются особые виды.

Наряду с формами более или менее явно дифференцированными морфологически имеются формы *O. ornata ornata* (Mg.), отчетливо отличающиеся лишь по циклам развития и местообитаниям, но которые внешне, при прежних методах анализа, почти тождественны с типичной формой [*O. ornata ornata* (Mg.)] или с другими видами этого комплекса.

Для примера можно привести наблюдавшуюся нами в течение ряда лет летнюю форму из мелкого родничка, внешне морфологически неотличимую от типичной формы. Водоем, в котором обнаружена эта форма первоначально, имеет общее протяжение около 15 м, а участок, на котором встречаются мошки, — всего около 3—5 м. Ширина водоема около 10—30, глубина около 10—15 см. Ложе песчаное. Из-за густой травы ручеек не везде заметен. Расположенный в черте г. Луги источник возникает на крутом берегу р. Луги из болотца, расположенного за песчаной грядой. В это же болотце спускается из трубы в течение всего года поток питьевой воды, который пополняет водоснабжение болотца и обеспечивает регулярное круглогодичное питание источника, относительно постоянную температуру (15—17°) и сток. Благодаря крутому уклону берега в заросшем травой источнике возникает быстрое течение. В совокупности создаются благоприятные для мошек условия развития. Из года в год здесь развивается богатая популяция, по-видимому, одной и той же формы, близкой к *O. ornata ornata* (Mg.). Впервые она была обнаружена и наблюдалась летом 1956 г. Затем ее развитие прослеживалось в 1959 и 1960 гг. Все это позволило собрать хорошие серии вида во всех фазах развития, проследить цикл и обследовать ближайшие водоемы на возможность развития этой формы в других водоемах.

Отрождение личинок происходит около середины июня, окукление и вылет — в конце июля—начале августа. Нападения для кровососания не наблюдалось. Откладка яиц в августе — совместная, как у других форм этого комплекса. Имаго этой формы, как уже отмечено, морфологически идентичны с типичной. Самцы внешне неотличимы. Половые придатки самцов и самки внешне очень сходны с типичной формой. Основание крыла с хохолком светлых волосков, однако по верхнему краю костальной жилки имеется ряд темных волосков. Личинка имеет простые, неразветвленные придатки. В большом веере 52 ± 2 щетинок. В заднем прикрепительном органе 70—80 рядов крючков по 14 ± 2 крючков в каждом ряду. Дыхательный орган куколки по характеру ветвления от основания более сходен с таковым *O. o. pratorum* Fried. В отличие от него стелек нижней пары относительно длиннее: его длина обычно превосходит диаметр в 6—8 раз.

Таким образом, по признакам имаго эта форма почти неотличима от типичной формы, а по признакам личинок и куколок более сходна с *O. o. pratorum* (Fried.). Специфические морфологические отличия обнаруживаются лишь в наиболее изменчивых меристических признаках. Отчетливые отличия формы лишь в своеобразии цикла развития и местообитаниях.

Представляется существенным вопрос о возможности развития этой формы в других водоемах. Все эти годы стационарных наблюдений мы регулярно обследовали относительно многочисленные окрестные текущие водоемы. В радиусе около 1 км их было несколько: мелкий каменистый ручеек у железнодорожного полотна (шириной около 0.5 м), небольшой ручеек (шириной около 1 м) с песчаным ложем на противоположном берегу, р. Обла (ширина 2—3 м с песчаным, местами каменистым ложем), руч. Свиначный (ширина около 1 м с разнообразнейшими биотопами), р. Вревка (ширина около 5 м) с илистым дном и богатой травянистой растительностью. Того же типа, но крупнее р. Луга, наконец, в 2 км — песчаная р. Наплотинка (1—2 м шириной). Таким образом, здесь в радиусе полной доступности имеется широкий спектр водоемов. Важно подчерк-

нута, что все они без исключения заселены хорошо отличимыми между собою формами комплекса *O. ornata* (Mg.) (типичной, *O. frigida* Rubz., *O. o. hibernalis*, var. n., и другими, иногда совместно парой форм в различных сочетаниях). Однако рассматриваемая форма ни разу не обнаружена ни в одном из перечисленных водоемов, кроме описанного источника на берегу р. Луги в г. Луге. Форма эта обнаружена в другом столь же крошечном безымянном притоке той же р. Луги у сел. Перечицы, в 15—18 км от г. Луги. Конечно, форма эта вероятна и в других более мелких родничках по берегу р. Луги. Такие роднички просто не представилось возможности обследовать. Несмотря на казалось бы широкие возможности заселения близлежащих водоемов различного типа и в общем пригодных для развития близких видов этого комплекса, все эти водоемы не заселяются. Очевидно, они не пригодны по каким-то нам неизвестным причинам. Таким образом, несмотря на отсутствие хороших внешне видимых отличий, эта форма ведет себя как репродуктивно изолированный вид. Вероятно, таковым она и является.

Следуя традиции, мы не присваиваем этой форме названия из-за отсутствия удобных внешних морфологических отличий. Однако такая традиция может быть подвергнута серьезной критике.

Очевидно, что ограничение таксономического анализа морфологическими признаками лишь мертвого взрослого насекомого продиктовано в основном соображениями удобства, а не истинным положением дела. Априорно нет никаких оснований утверждать, что между видами во всех случаях должны быть внешне доступные морфологические отличия. Близкие симпатрические виды, или, как их называют, зиблинги (виды-двойники) — реальность, хотя они отчетливо различаются якобы лишь биологически, что не мешает им существовать и развиваться филогенетически изолированно и независимо. Различия между видами, обуславливающие репродуктивную изоляцию, включают морфологические признаки, но не ограничиваются и не исчерпываются ими. Хорошие симпатрические виды не всегда могут различаться прежними методами по морфологическим признакам одних мертвых насекомых в одной фазе имаго. Примером могут служить хорошо изученные виды группы малярийного комара комплекса *Anopheles maculipennis* Mg. Группа *Odagmia ornata* (Mg.) представляет аналогичный случай.

ЛИТЕРАТУРА

- Гнедина М. П. 1948. К изучению этиологии онкоцеркоза крупного рогатого скота. Сб. работ по гельминтологии, М.: 91—97.
- Гнедина М. П. 1949. Онкоцеркозы крупного рогатого скота и борьба с ними. Ветеринария, 9: 31—32.
- Гнедина М. П. 1950. К биологии нематоды *Onchocerca gutturosa* Neumann, 1910, паразитирующей у крупного рогатого скота. ДАН СССР, 70, 1: 169—171.
- Рубцов И. А. 1940. Мошки (сем. Simuliidae). Фауна СССР, Двукрылые, 6, 6: 1—533. М.—Л.
- Рубцов И. А. 1956. Мошки (сем. Simuliidae). Фауна СССР, Насекомые двукрылые, 6, 6, изд. 2-е: 1—860, М.—Л.
- Рубцов И. А. 1957. О критериях вида у мошек (семейство Simuliidae, Diptera). Зоолог. журн., 36, 6: 801—819.
- Рубцов И. А. 1958. О гинандроморфах и интерсексах у мошек (семейство Simuliidae, Diptera). Зоолог. журн., 37, 3: 458—461.
- Рубцов И. А. 1959. Симпатрические виды мошек. Чтения памяти Н. А. Холодковского за 1956—57 гг.: 39—61.
- Рубцов И. А. 1960. Симпатрические виды мошек группы *Eusimulium latipes* (Mg.), их изменчивость и циклы развития. Зоолог. журн., 40, 2: 222—233.
- Якобсон Г. 1898. Насекомые Новой Земли. Записки АН, 7: 1—58.
- Baranoff N. 1926. Über die serbischen Simuliiden. Neue Beitr. System. Insektenkunde, 3, 19/20: 183—194.
- Davies D. M. 1949. Variation in taxonomic characters of Simuliidae (Diptera). Canad. Ent., 81: 18—21.
- Dobry J. M. et S. Deblöck. 1957. Presence de tubercules tégumentaires épineux chez la nymphe d'une forme aulrichrenne de *S. ornatum* f. *spinosum* n. f. Ann. Paras. Hum. Comp., 32, 3: 328—330.

- D o b y J. M. et M. D o b y - D u b o i s. 1955. Complément à la faune des simuliidés des Pyrénées-Orientales. Observations sur le cocon de *Simulium ornatum* Meigen 1818 et de sa variété *nitidifrons* Edwards 1920. Actual. Scient. et Industr., 6, 1 : 123—128.
- E d w a r d s F. W. 1915. On the British species of *Simulium*. I. Adults. Bull. Ent. Res., 6 : 32—41.
- E d w a r d s F. W. 1921. On the British species of *Simulium*. II. The early stages, with corrections and additions to part 1. Bull. Ent. Res., 11 : 211—246.
- E n d e r l e i n G. 1930. Der heutige Stand der Klassifikation der Simuliiden. Arch. Klassif. Phylogen. Entomol., 1, 2 : 77—97.
- F r i e d e r i c h s K. 1922. Untersuchungen über Simuliiden. Teil II. Zeitschr. angew. Ent. 8, 1 : 31—92.
- G r e n i e r P. (1948) 1949. Contribution à l'étude biologique des Simuliides de France. Physiol. Comp. Oekol., 1 : 165—330.
- L u n d s t r ö m C. 1911. Beiträge zur Kenntnis der Dipteren Finnlands. VII. Melusiniidae (Simuliidae). Acta Soc. Flora Fauna fennica, 34 : 1—23.
- M a c B r i d e, Sara J. 1870. The so-called webworm of a young trout. Amer. Entom., 2 : 365—367.
- M e i g e n J. G. 1818. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten, 1 : 289—298.
- P e t e r s e n A. 1958. Noter om kvæ gmyggene (*Simulium*). Ent. Medd., 28, 4—6 : 201—210.
- P u r i I. M. 1925. On the life history and structure of the early stages of Simuliidae (Diptera, Nematocera). Parasitol., 17, 3—4 : 295—369.
- P u r i I. M. 1932. Studies on Indian Simuliidae, IV. Descriptions of two new species from north-east India, *Simulium howletti* sp. n. and *Simulium hirtipannus* sp. n., with a note on *S. ornatum* Meigen. Ind. Journ. Med. Res., 20—2 : 504—514.
- S c h i n e r J. R. 1864. Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera), 2 : 363—369.
- S h i r a k i T. 1935. Simuliidae of the Japanese Empire. Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Imp. Univ., 16, 1 : 1—90.
- T w i n n C. R. 1936. The black flies of eastern Canada (Simuliidae, Diptera). P. I, II. Canad. Journ. Res. (D), 14 : 97—150.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

Distinction of related species of black flies on external features of imago is impossible in many cases. As a rule it is quite necessary studying details of genitalia structure in the both sexes and characters of preimaginal phases. Special difficulties in definition are caused by related allopatric species in connection with usually less distinguished differences in the structure of genitalia and with impossibility to use a criterion of reproductive isolation. A group of related species known under the name *Odagmia ornata* (Mg.) may serve an example. At the general panpalearctic distribution some forms of the species penetrating Nearctic and Oriental regions reveal high stenotopy. The three forms in question [*O. o. ornata* (Mg.), *O. o. hibernalis*, var. n., and *O. frigida* Rubz.] overlap areas, differ in annual cycles of development, behaviour and a series of steady morphological indices in all phases of development. In some is registered their joint development without any transitional indices as it occurs under reproductive isolation. In the Palearctic region is met a considerable number of forms known under the name *O. ornata* (Mg.) poorly studied but apparently representing (like these regarded in the paper) different species. Data on occurrence of *O. ornata* (Mg.) from Oriental and Nearctic regions, from Japan and Central Asia are not authentic. Complex of forms of *O. ornata* (Mg.) among which vectors of onchocercosis are known needs further special systematical study on the ground of new, specially collected and up to date treated material.