

0,36—0,50 мм оно составляет 812—1685, а у *D. pulex* s. str. размером более 3,1 мм — 3530—4570 особей на одного рачка.

На раковине рачков всех размерно-возрастных стадий всегда остаются участки, никогда не заселяемые инфузориями даже у самых старых, нелиняющих самок, это зона, ограниченная траекторией движения антенн при плавании, сами антенны и дистальная часть хвостовой иглы (ср. Маркевич, Ривьер, 1978).

В популяциях обросших клadoцер выявлен лишь ряд незначительных отличий в поведении рачков, хотя в средней полосе обросшие эпибионтами рачки резко отличаются по поведению и экологии, а часто и гибнут от отбрасывателей (Маркевич, Ривьер, 1975, 1978). У *Ch. sphaericus* в тундровых водоемах с возрастанием интенсивности обрастания карапакса уменьшается скорость плавания и старые, наиболее обросшие рачки уже не плавают даже на короткие расстояния, а передвигаются только ползанием по субстрату. Масса отбрасывателей на панцирях хидорусов достигает значительных размеров — до 17—22 % веса самих рачков. У обросших инфузориями дафний нет изменений в характере движения и поведения в воде. Это связано с тем, что густой покров образуется лишь у крупных (более 2,5 мм) наиболее подвижных рачков, обладающих большой скоростью перемещения в воде и хорошо развитой мускулатурой, по сравнению с дафниями меньших размерно-возрастных стадий и более мелкими клadoцерами других видов, а суммарный вес инфузорий-отбрасывателей не превышает 1,9—5 % веса тела рачков. На неровной поверхности панцирей обросших дафний и хидорусов, на участках наибольшей концентрации эпибионтов отмечен налет из детрита и водорослей.

Андроникова И. Н. Продукция зоопланктона // Биологическая продуктивность озера Красного.— Л.: Наука, 1976.— С. 138—159.

Вехов Н. В. Биология ветвистоусых ракообразных тундровых водоемов (Эфемерные водоемы) // Докл. I конф. молодых ученых.— М., 1978.— С. 125—134.— Деп. в ВИНТИ 12.03.78. № 1599-78.

Маркевич Г. И., Ривьер И. К. Влияние эпибионтных беспозвоночных на копепод и клadoцер // Поведение водных беспозвоночных: Материалы II Всесоюз. симпоз. в Борке, октябрь 1975 г.— Борок, 1975.— С. 49—52.

Маркевич Г. И., Ривьер И. К. Влияние *Brachionus gibbens* на двигательную активность некоторых *Cladocera* // Биология внутренних вод: Информ. бюл.— 1978.— № 39.— С. 45—48.

Щербаков А. П. Озеро Глубокое.— М.: Наука, 1967.— 379 с.

ВНИИ охраны природы и заповедного дела
Госагропрома СССР

Получено 10.09.84

УДК 595.772 : 591.553

Р. В. Андреева

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ЭДАФОБИОНТНЫХ ЛИЧИНОК СЛЕПНЕЙ И ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Первая попытка классификации жизненных форм личинок слепней, основанная на избирательности ими местообитаний с различными условиями, предпринята К. В. Скуфьиным (1963). На основании изучения морфологических структур личинок 76 видов слепней, собранных в средах, отличающихся по плотности и влажности субстрата, нами была предпринята попытка обоснования указанной системы с использованием морфоадаптивных признаков (Андреева, 1982).

Наименее изученными оказались личинки слепней, обитающие в мезофильных и ксерофильных условиях и не связанные в своем развитии с водной средой. Л. Гургенидзе (1972) сообщает о местах обитания и индексе обилия личинок *Tabanus bifarius* и *T. tergestinus* в Ширакской степи Грузии. Для Приморского края в качестве истинных эдафобионтов указаны личинки слепней *T. pleskei* и *Haematopota temerlani*

(Соболева, 1977). В зарубежных публикациях специальная классификация жизненных форм личинок отсутствует, хотя для некоторых видов отмечена морфоэкологическая адаптация (Teskey, 1969; Goodvin, Murdoch, 1974; Burger, 1977; Middlekouff, Lane, 1980).

В основу настоящего сообщения положены результаты изучения материала, собранного в различных районах Малого Кавказа и в республиках Средней Азии, а также личинок табанид, полученных для обработки из лаборатории почвенной зоологии Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцева АН СССР.

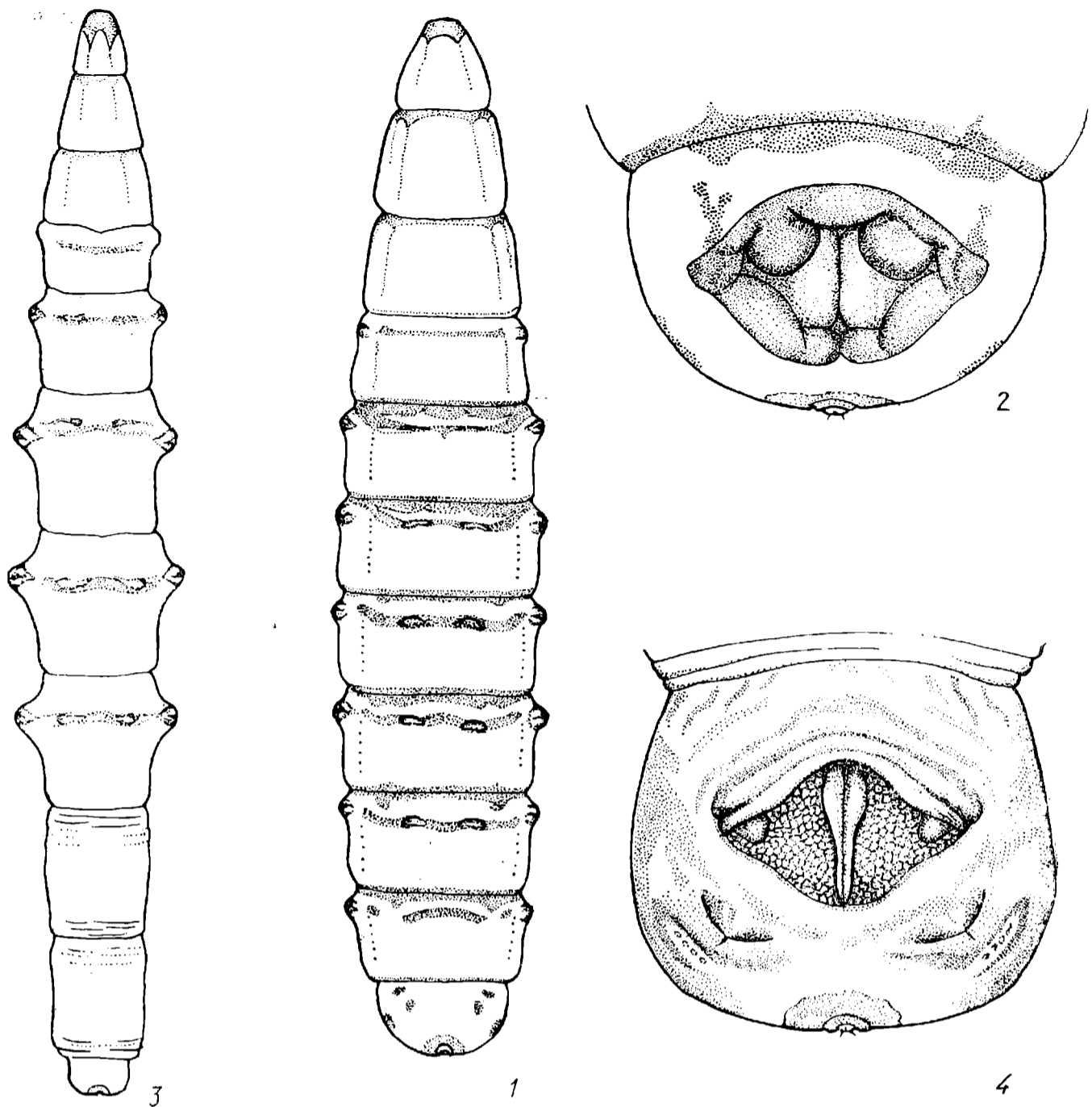
Для личинок слепней эдафобионтного типа характерна следующая общая направленность морфоадаптаций: максимальная редукция двигательных придатков и их вооружения, а также длины дыхательных трубок (сифона); сокращение до минимума общей площади хетоидных полей, изменение в большинстве случаев структуры покровов с образованием у отдельных форм специальных, предохраняющих от потери влаги образований; сравнительно плотная исчерченность (так называемая гофрировка) кутикулы на всех сегментах; усиление склеротизации головных структур, наличие дополнительных сенсилл. Цвет покровов обычно белый за исключением некоторых видов *Hybomitra*, хетоидные поля светлые, малозаметные. Питание двойное: зоофагия и сапрофагия.

По степени развития морфоадаптивных структур и соответственно особенностям экологий эдафобионтных личинок можно разделить на два основных класса: класс переходных форм и класс истинных эдафобионтов. Первый из них включает особей, которые обычно на начальном этапе развиваются вблизи постоянных или временных водоемов. Затем окрепшие личинки III—IV возраста мигрируют на расстояние до нескольких десятков метров от воды. По форме тела и состоянию адаптивных признаков большинство представителей этого класса находятся в промежуточном положении между гемигидробионтами и эдафобионтами. В состав класса можно включить личинок многих видов *Haematopota*, группы *T. bromius* (*T. bromius flavofemoratus*, *T. indrae*, *T. maculicornis*, *T. appendiculatus*), *T. sudeticus* и *T. prometeus*, некоторых видов *Hybomitra* и *Atylotus*.

Развитие личинок второго класса — истинных эдафобионтов с самого начала протекает в мезофильных биотопах. По специализации к обитанию в определенном типе биоценоза и по характеру передвижения в субстрате здесь можно выделить два подкласса: личинок, обитающих в условиях относительно благоприятного режима влажности почвы, и личинок, приспособившихся к обитанию в пустынно-степных засушливых условиях. Морфоадаптивные признаки, характерные для эдафобионтов, выражены у представителей обоих подклассов в значительно большей степени, чем у переходных форм.

Личинок, относящихся к первому подклассу, ввиду того, что они развиваются в плотной дерновине лугов или под пологом редкой древесной растительности, предлагаем обозначать как цеспетобионтов. Их плотное цилиндрическое тело, часто несколько расширено кзади (рисунок, 1) и оканчивается широкоокруглым каудальным сегментом (рисунок, 2), двигательные придатки сильно редуцированы, однако развиты на всех сегментах брюшка (кроме каудального). Соотношение ширины тела к его длине как 1 : 8. В подкласс входят все виды *Philipomyia*, *Dasyrhamphis*, некоторые представители *Atylotus*, *Hybomitra* (*H. honnorum*, *H. semipollinosa*, *H. turkestanica*, *H. sogdiana*), а также *T. tergestinus*, *Mouchaemyia caucasi* и большинство видов группы *T. bifarius*.

Своеобразны по морфоадаптивным признакам и экологии личинки эдафобионтов пустынно-степной локализации, которые мы относим к подклассу псаммобионтов. Тонкое удлиненное тело с выдающимися округлыми двигательными придатками по бокам (рисунок, 3) свидетельствует о жизни в рыхлом сыпучем субстрате, а способность сегментов



Общий вид и последние сегменты личинок *Philipomyia rohdendorfi* Ols. (1—2) и *Nanorhynchus crassinervis* Vil. (3—4):

1, 3 — общий вид личинки сверху; 2, 4 — последний сегмент брюшка снизу.

почти до половины телескопически втягиваться (два задних сегмента втягиваются почти полностью) и наличие специальных плотных складок, прикрывающих анальные бугры (рисунок, 4), являют в данном случае высокую степень приспособления к жизни в среде с большим дефицитом влаги. Группа включает личинок *Tabanus* (*T. accipiter*, *T. sabuletorum*, *T. subsabuletorum*) и единственного в СССР архаичного монотипического рода *Nanorhynchus* (*N. crassinervis*). Полное отсутствие двигательных бугорков на VI—VII брюшных сегментах у *N. crassinervis* следует расценивать не как адаптивный, а как филогенетический признак (у других видов подкласса псаммобионтов двигательные бугорки на предпоследних сегментах брюшка имеются, хотя иногда развиты слабее, чем на средних сегментах). В сочетании с некоторыми признаками взрослых слепней это дает основание к исключению рода *Nanorhynchus* из трибы *Diachlorini* и сближению его с подсемейством *Pangoniinae*, поскольку известные личинки неарктической фауны из родов, входящих в указанное подсемейство, характеризуются такими же признаками (Goodvin, Murdoch, 1974; Burger, 1977). Решение вопроса о систематическом положении рода *Nanorhynchus* требует дополнительных исследований.

Особенность распространения эдафобионтных личинок слепней состоит в том, что ближе к северным границам (Вологодская, Ленинградская области) преобладают виды переходного характера, такие

как *T. maculicornis*, *Haematopota* и *Atylotus*. Истинные эдафобионты здесь составляют незначительную часть в комплексе летающих слепней. Так, для южной части Карелии и Коми АССР отмечены (Лутта, Быкова, 1982) единичные находки слепня *T. glaucopis*, личинки которого, по нашим данным, являются типичными эдафобионтами. Южнее в Центральных черноземных областях и Поволжье состав эдафобионтов расширяется за счет личинок истинных эдафобионтов — это некоторые виды группы *T. bifarius* и рода *Hybomitra*. В зависимости от типа почв и особенностей экологии их можно найти в подстилке на лесных опушках или под кронами деревьев, на лугах и сельскохозяйственных угодьях. Плотность распределения ввиду значительной рассеянности очень невелика: от 0,1 до 3 особей на м². Относительная влажность почвы — 22—27%. Наиболее разнообразен видовой состав эдафобионтов в южных районах Европейской части Союза. Здесь на равнинах, предгорьях и горных участках встречаются все виды из класса переходных форм *Tabanus*, большинство видов подкласса цеспетобионтов и некоторые виды псаммобионтов. Плотность распределения отдельных массовых видов составляет от 3,5 до 8 особей на м², особенно обильно заселены мезофильные биотопы Малого Кавказа. Преобладание аридной зоны на равнинной территории Средней Азии оказало решающее влияние на приуроченность в этом своеобразном по климатическим условиям регионе мест развития типичных эдафобионтов. Начиная с высоты 700—1000 м и до 3200 м включительно, мы обнаруживали личинок цеспетобионтов в дерновине на лугах, на лесных полянах, под кронами отдельных деревьев, в рыхлой почве под камнями в выбросах грызунов. Места обитания эдафобионтов пустынно-степной локализации, не будучи непосредственно связанными с берегами водоемов, все же располагаются в участках, где конденсация влаги обеспечивает в слое почвы на глубине 10—15 см относительную влажность не менее 18—20%. Чаще всего это ограниченные по площади пониженные участки в речных долинах или у постоянных водоемов, реже среди растительности. Плотность распределения от 1 до 4 особей на м², но встречаются очаги с численностью до 9—10 особей на м².

Изучение жизненных форм личинок слепней, в частности эдафобионтного типа, нарушает существовавшее длительное время убеждение о том, что развитие преимагинальных стадий этих кровососов связано с береговой полосой водоемов и водотоков, и ставит новые проблемы в области прикладных задач по снижению численности слепней в местах их массового выплода.

- Андреева Р. В. Об эколого-морфологической типизации личинок слепней (Diptera, Tabanidae) // Энтомол. обозрение.— 1982.— 61, вып. 1.— С. 43—49.
- Гургенидзе Л. Н. О местах выплода слепней в Ширакской степи // Материалы IV Всесоюз. совещ. по пробл. почв. зоол.— М.: Наука, 1972.— С. 44.
- Лутта А. С., Быкова Х. И. Слепни (сем. Tabanidae) Европейского севера СССР.— Л.: Наука, 1982.— 184 с.
- Скуфьин К. В. Жизненные формы и ландшафтно-экологические типы слепней (Tabanidae, Diptera) // Зоол. журнал.— 1963.— 42, № 4.— С. 574—580.
- Соболева Р. Г. Биология слепней Приморского края.— М.: Наука, 1977.— 197 с.
- Burger J. F. The biosystematics of immature Arizona Tabanidae (Diptera) // Trans. Amer. Entomol. Soc.— 1977.— 103.— P. 145—275.
- Goodvin J. T., Murdoch W. P. A study of some immature Neotropical Tabanidae (Diptera) // Ann. Entomol. Soc. Amer.— 1974.— 67, N 1.— P. 85—133.
- Middlekoff W. W., Lane R. S. Adult and immature Tabanidae (Diptera) of California // Bull. Calif. Insect. Surv.— 1980.— 22.— 99 p.
- Teskey H. J. Larvae and pupae of some Eastern North American Tabanidae (Diptera) // Mem. Entomol. Soc. Canada.— 1969.— 63, N 1.— P. 1—147.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 08.01.85