ЛИТЕРАТУРА

1. *Толстопятов М., Муртазаева Р.* Сб. научн. тр. СХИ. Волгоград, 73, 1980.
2. *Тринченко Л.* Птицеводство, 4, 1978.
3. *Фисинин В. И.* Птицеводство, 2, 1979.
4. *Brady T. et al.* Brit. Poultry Science, *21*, 6, 1980.
5. *Kapkowcka E.* Roczn. Nouk roln Ser., *100*, 2, 1980.
6. *Leclerg B., Blum J.* Ann. Zootechn., *29*, 1, 1980.
7. *Moris R., Smain V.* Poultry Farmer., *47*, 5, 1980.
8. *Petersen C.* Poultry digest., *39*, 463, 1980.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVI, № 6, 1983

УДК 595.772:591.553

БИОЭКОЛОГИЯ ЛИЧИНОК И КУКОЛОК СЛЕПНЕЙ АРМЕНИИ

А. Е. ТЕРТЕРЯН

Впервые дается экология и биология личинок и куколок слепней Армении. Рассматривается также распределение их преимагинальных фаз по высотным поясам.

Ключевые слова: слепни, экология.

Многолетние личные наблюдения за развитием преимагинальных фаз слепней в различных районах Армении, а также сравнительное изучение литературных данных свидетельствуют о крайне широком диапазоне мест обитания отдельных видов слепней. Однако, несмотря на столь широкую эвритопность этих кровососов, в семействе Tabanidae отмечается ряд эколого-морфологических группировок [1], хотя между ними иногда имеются переходы (в частности, между реофилами и субреофилами, гидробионтами и гемигидробионтами).

Первую попытку классификации личинок слепней по местообитанию сделал Скуфьин [7]. Позднее он [8] объединил водных лимнофилов и водных реофилов в тип гидробионтов, а почвенных гигрофилов и почвенных мезофилов в тип эдафобионтов. Таким образом, в его схеме были выделены следующие группы: группа гидробионтов, группа полуводных и группа эдафобионтов.

Сопоставляя многочисленные данные отечественных и зарубежных исследователей относительно экологического профиля слепней, мы предлагаем (преимущественно для территории Палеарктики) следующие группировки их, исходя из схем, предложенных рядом авторов [1, 4, 8].

По нашей экологической классификации, в семействе Tabanidae должны быть признаны две основные группировки—водные (гидробионты) и почвенные (эдафобионты). Среди типичных гидробионтов наиболее малочисленной экологической группировкой являются представители родов Chrysops (часть), Heptatoma, Hybomitra (реже), которые мы относим к типичным гидробионтам (водным личинкам). Большая часть жизни этих личинок протекает в водной среде, и лишь личин-

ки старших возрастов, близкие к окуклению, мигрируют в почву разной степени увлажнения. Самую большую по видовому составу группу составляют полуводные личинки—гемигидробионты. Сюда могут быть причислены многие виды из родов Tabanus, Hybomitra, Atylotus, Haematopota.

На обширном ареале многие виды из гемигидробионтов из-за широкой пластичности в выборе местообитаний могут в одном случае выступать как водные, в другом—как полуводные, в третьем—почти как почвенные. Например, такой вид, как Tabanus bromius bromius (с подвидом) в Армении является типично полуводным, связанным в своем развитии как с текучими, так и стоячими водоемами, на Украине номинальный подвид обнаружен в почве влажных лугов, на значительном отдалении от воды [1], а в Туркмении он найден у берегов каналов и рек [12]. По данным отечественных исследователей (в том числе и наших), гемигидробионтные личинки разных возрастов одного и того же вида могут в зависимости от условий местообитания (химических, физических и пищевых) менять водную среду на полуводную, а затем на увлажненную почву и обратно. Третья группа, наиболее выраженная биотопиально, с четким экологическим профилем, объединяет реофильные виды слепней. Андреева [1] делит их на субреофилов и реофилов на основании внешних различий и особенностей экологии. Однако оба эти экоморфотипа занимают сходные ниши в водостоках и нет надобности в их разделении. У реофильных мошек (Simuliidae), например, имеются группы видов, предпочитающие высокие скорости течения, и такие, которые живут при малых скоростях, однако никто не пытается их делить на экологические группировки, хотя у тех и других имеются количественные различия в вооружении придатков, которыми личинки удерживаются в потоке воды.

Интересен вопрос о происхождении реофилии у слепней. По всей вероятности, предковые формы слепней проживали в основном в прибрежной полосе стоячих (или полустоячих) водоемов, где личинки активно передвигались и охотились за беспозвоночными животными. В дальнейшем, из-за смены способа добывания пищи (у некоторых групп слепней), при переходе в условия текучей воды произошла морфологическая эволюция как в строении тела личинки, так и его придатков. Эти изменения происходили в направлении усиления функции псевдоподий брюшка и их вооружения, необходимых для прикрепления к субстрату в потоке воды (удлинение тела и ложноножек, образование на последних крючков или крепких изогнутых шипов, более мощное вооружение анальных складок теми же склеритами на вентральной части и др.). Однако приобретение новых приспособлений в условиях быстрого течения привело к занятию лишь тех ниш (нижняя поверхность камней), которые обеспечивали реофильным личинкам именно в условиях небольшой скорости воды (сообразно их древнему экологическому профилю) активное передвижение и нормальное добывание пищи, находящейся только в этих нишах. Иначе говоря, эволюционно сложившийся экологический облик слепней резко не изменился даже при переходе в новые условия местообитаний (текучие водоемы).

К сожалению, во многих работах, посвященных экологии преимагинальных фаз, отсутствуют данные о реофильных видах, сведения о которых появились в литературе еще в начале нашего столетия. Например, Кинг [15] отметил развитие одного вида слепня в одном из водостоков Африки (Tabanus kingi Aust.). Личинка этого вида имеет на брюшке удлиненные псевдоподии, вооруженные дистально крючками, при помощи которых она прикрепляется к субстрату в быстром потоке воды. Другой исследователь [16] нашел яйцекладки слепней в быстротекущем водоеме Бразилии, возможно, отродившиеся из них личинки также оставались жить в водостоке. Интересные сведения о реофилах приводят и другие авторы [14, 17].

На территории Армянской ССР в разные годы в реках, речках, ручьях мы обнаруживали реофильные личинки из родов Silvius, Nemorius и Tabanus. Эта группа, по-видимому, широко представлена в горных странах древнего Средиземья; не исключено их присутствие в горных регионах Сибири и Дальнего Востока. Их личинки живут, как правило, в проточной воде, локализуясь не на «крайних нишах текучих водоемов» [6], свойственных экологическому профилю мошек (Simuliidae), приуроченных к местам с выраженной скоростью течения воды, а на нижней поверхности мелких и средних по размеру камней, где течение воды достигает оптимальных (небольших) для жизни личинок слепней скоростей. Именно в этих нишах в основном и поселяются все беспозвоночные животные, служащие пищей для этих видов слепней.

Совершенно обособленную экологическую группу составляют эдафобионты. Личинки, принадлежащие этой группе, развиваются только в почве, вдали от водоемов. Они пока известны нам из Восточной Грузии [2] и Армении. В Восточной Грузии личинки Tabanus bifarius и T. tergestinus были обнаружены в безводных почвах Ширакской степи. В Армении эдафобионт H. (M.) caucasi был найден в горных черноземах, вдали от воды; личинки из этой группы обнаружены и в других безводных стациях. По всей вероятности, к типичным эдафобионтам следует отнести представителей родов Philipomyia, Dasyramphis и ряд видов из родов Hybomitra, Tabanus, Atylotus, личинки которых до сих пор не обнаружены нами в водных биотопах. Андреева [1] относит личинок слепней Therioplectes tricolor и Tabanus rupium к эдафобионтам, однако в Армении мы их обнаружили в лесной зоне, в прибрежной полосе ручьев. В Узбекистане, по данным Кадыровой [3], отсутствуют типичные обитатели почв—эдафобионты. Возможно, в будущем они там будут найдены. В Приморском крае [10] многие виды слепней, которые причисляются к эдафобионтам, живут в почве разной степени увлажненности или в микростациях, связанных с водой. В сходных условиях развиваются личинки ряда видов на Европейском севере СССР [5], относимые к эдафобионтам.

Наши многолетние исследования (1954—1983 гг.) показали, что преимагинальные фазы слепней развиваются в различных типах стоячих и текучих водоемов. Эти биотопы (вместе с населением слепней)

мы разделяем на ряд групп в соответствии с вертикальной зональностью территории республики.

I. Лужи и тростниковые болота, расположенные в низкогорьях и среднегорьях полупустынного пояса (600—1300 м), в частности, лужи Араратской котловины, питаемые артезианскими водами, и тростниковые болота среднегорий. В этих водоемах развиваются гемигидробионты: Chysops flavipes flavipes, Tabanus bromius flavofemoratus (отчасти в лужах), T. autumnalis brunnescens (отчасти в тростниковых болотах) Atylotus flavoguttatus (в лужах от артезианских источников), Haematopota pallens (в лужах, ручьях).

II. Реки, ручьи, речки, протекающие в низкогорных и среднегорных участках полупустынного пояса (600—1400 м). Сюда должны быть отнесены среднее течение реки Аракс, нижние отрезки рек Раздан, Касах, Ведигет. В этой группе водоемов развиваются Chrysops flavipes flavipes, Tabanus bromius flavofemoratus (в реках), Chr. flavipes punctifer (в ручьях, речках, реках), Haematopota pallens, Tabanus rupium (в ручьях), T. bromius bromius, T. autumnalis brunnescens, T. spectabilis, T. laetetinctus sordes, Erebuniella unifasciata (в ручьях, речках и их заболоченностях), Er. cordigera (в речках), Nemorius caucasicus (в ручьях, реках).

III. Реки, речки, ручьи, протекающие в поясе горных степей с разнотравно-злаковыми растениями (1100—2000 м). К этой группе следует отнести крупные реки Западной Армении, протекающие в пределах указанных вертикальных границ, такие, как Манташ, Апаран, Касах, крупные родниковые ручьи в окрестностях сел Казанчи, Зуйгахпюр и др., а также водостоки Центральной Армении (реки Мармарик, Раздан) и Юго-восточной Армении (верхнее течение рек Воротан, Арпа и др.). В этой группе водоемов развиваются: Erebuniella unifasciata, Tabanus miki, T. brom. bromius (в ручьях, речках), Er. leleani leleani (в речках), Hybomitra montana morgani, H. caucasica (в ручьях и заболоченностях от них), Chrysops caecutiens ludens, Haematopota crassicornis (в ручьях, речках и лужах от них), Silvius latifrons (в речках и крупных ручьях).

IV. Верховья рек, их притоки и ручьи, протекающие преимущественно по участкам с луговой растительностью (2001—2300 м). В некоторых из них обнаружены следующие виды слепней: Chrysops caecutiens, Chr. sejunctus (в ручьях и лужах от них), Haematopota subcylindrica, Tabanus miki (в ручьях), Hybomitra caucasica, Haem. crassicornis, Erebuniella cordigera (в речках, ручьях).

V. Высокогорные ручьи, протекающие в субальпийском и альпийском поясах (2300—3000 м), небольшие по протяженности водостоки (10—30 м). В этих ручьях и заболоченностях от них развиваются Hybomitra caucasica, H. montana morgani.

VI. Реки, речки и ручьи, протекающие в низкогорном и среднегорном лесных поясах Северной и Юго-восточной Армении (680—1800 м). Лесной пояс имеет богатую гидросеть. Обследованы река Дебед с ее малыми и крупными притоками (реки Дзорагет и Памбак), река Аг-

стев с многочисленными впадающими в нее речками и ручьями, а также река Капутджух (приток реки Вохчи). В этой группе водоемов развиваются следующие виды слепней: Chrysops caecutiens ludens, Haematopota crassicornis, Tabanus montivagus, T. rupium, T. spectabilis, Theriopiectes tricolor (в ручьях), Chr. flavipes flavipes (в речках и ручьях), Haem. subcylindrica, Erebuniella cordigera, T. brom. bromius в ручьях, речках, реках и заболоченностях от них), T. miki (в ручьях, речках), Er. leleani leleani (в реках, речках), Er. unifasciata (в реках), T. autumnalis brunnescens (в ручьях, реках и их заболоченностях).

VII. Реки, речки, ручьи пояса фриганы и редколесья (1200—1600 м). К ним относятся реки Азат, Ведигет, Арпа и Мегригет с притоками. В них развиваются следующие виды слепней: Chrysops flavipes punctifer, Tabanus prometheus (в реках), Chr. caecutiens ludens, T. miki, T. regularis, Haematopota subcylindrica (в ручьях, речках), T. laetetinctus sordes, T. brom. bromius, T. brom. flavofemoratus (в ручьях, речках, реках), T. hauseri (в речках, реках), T. spectabilis, T. autumnalis brunnescens (в ручьях речках и тростниковых болотах,) Nemorius caucasicus, Erebuniella cordigera, Er. leleani leleani (в ручьях, реках, реже в лужах от них), T. infestus, T. canipalpis terteriani, T. shelkovnikovi (в речках).

Анализируя распределение слепней по разным типам водоемов, находящихся в разных вертикальных поясах, мы должны отметить, что одни виды (Chr. sejunctus, T. rupium, Atylotus flavoguttatus, T. tricolor и др.) экологически приурочены к мелким водоемам (речки, ручьи и заболоченности от них), другие выплаживаются в более крупных реках (T. prometheus), а третьи заметно эвритопны и развиваются в разных вертикальных поясах. Особую группу составляют виды, приуроченные только к высокогорным водоемам.

Теперь кратко об основных моментах биоэкологии преимагинальных фаз слепней Армении.

Яйцекладки слепней T. spectabilis и T. brom. bromius мы обнаруживали в биотопах с конца мая до середины августа (Абовянский район; Джрвежское ущелье; Иджеванский район, пойма реки Агстев). В мелких текучих водоемах яйцекладки находили на нижней стороне ивовых листьев и веток, находящихся на расстоянии 1,5—2 м от зеркала воды; в лужах и тростниковых болотах, лишенных древесной растительности, на нижней стороне листьев тростника (по 4—8 кладок на каждом листе), свисающих над болотом на расстоянии 5—20 см. В кладках T. spectabilis насчитывалось от 500 до 570 яиц, формирование эмбрионов в яйцах происходит в июне-июле и длится от 24 до 42 ч, в яйцекладках T. brom. bromius было 390—435 яиц, продолжительность эмбриогенеза (в июле) равна 31—48 ч.

Продолжительность развития личинок может сильно колебаться. Во многих районах умеренной зоны личинки развиваются в течение 2—4 лет, на Дальнем Востоке [10] иногда, при неблагоприятных условиях, их развитие может затянуться до 5—6,5 лет. В пустынной зоне (Средняя Азия) развитие многих видов слепней протекает в течение одного года и лишь у одного вида слепня, Atylotus pulchellus

karybentinus [3], часть популяции завершает свое развитие в течение одного сезона, другая же имеет одногодичный цикл с зимовкой.

В Армении исследованы жизненные циклы ряда видов слепней. Из рода Chrysops лучше изучен цикл развития гемигидробионта Chr. sejunctus. По соотношению возрастного состава и динамике развития личинок этого вида в водоемах и по темпам их развития в лаборатории мы пришли к выводу, что он имеет одногодичный цикл. Сходный цикл развития имеют, вероятно, и другие виды этого рода из Армении. Из рода Silvius исследован реофил S. latifrons, цикл развития которого также длится один год. Из рода Nemorius подробно изучен другой реофил, N. caucasicus, развивающийся в реке Касах (Аштарак). Изучение темпов развития данного вида в реке Касах и в других водоемах убедило нас в том, что и этот вид имеет одногодичный цикл развития. Из рода Hybomitra в лаборатории развился по двухгодичному циклу гемигидробионт H. caucasica. Из рода Tabanus в лаборатории получен полный жизненный цикл (от яйца до имаго) у двух видов гемигидробионтов—T. brom. bromius и T. spectabilis. Первый имел полный двухгодичный жизненный цикл, у второго отмечалось раздвоение в развитии поколения в лабораторных условиях. Часть личинок, вышедших из разных яйцекладок, взятых на воспитание в один и тот же день, имела одногодичный цикл, другая—двухгодичный цикл развития (т. е. они перезимовали дважды). Такое раздвоение в развитии поколения отмечено у ряда среднеазиатских видов и одного дальневосточного (Tabanus stigmoptera) [3, 9, 11]. Наши исследования показали, что реофилы T. hauseri, T. laetetinctus sordes, T. infestus, T. shelkovnikovi и др. имеют преимущественно одногодичный цикл развития. Таким образом, имеющиеся в нашем распоряжении данные свидетельствуют о том, что реофильные виды из рода Silvius, Nemorius, Tabanus (часть видов) развиваются преимущественно по одногодичному циклу, в то время как гемигидробионты могут иметь одногодичный или двухгодичный циклы (иногда с раздвоением поколения) или даже трехгодичный (у высокогорных популяций).

Окукление личинок происходит в прибрежной полосе водоемов в слегка увлажненной почве или в прибрежных наносах песка, где отмечается скопление куколок и личинок предкуколочной стадии; очень часто окукление имеет место в участках, отдаленных от уреза воды на 4—6 м. Продолжительность фазы куколки относительно короткая: у представителей родов Silvius, Nemorius, Chrysops — 3—18 дней, у слепней остальных родов (Tabanus, Hybomitra и др.) сроки пребывания в фазе куколки заметно колеблются: у T. spectabilis — 10—28, у T. brom. bromius — 16—33, у T. miki — 11—25, у T. hauseri — 10 — 19 дней.

Относительно зимовки слепней имеются немногочисленные данные [4, 5, 10 и др.]. В Армении, как и в других географических регионах СССР, слепни зимуют в фазе личинки. У личинок слепней в зимний период выработались различного рода адаптации к неблагоприятным условиям среды [13], как это отмечается и у обитателей почвы. У них удлиняется продолжительность развития, иногда на многие годы, осо-

бенно у представителей таежной, таежно-лесной, лесостепной зон и, по-видимому, также у высокогорных форм. Вероятно, очень лабилен и кратковременен «физиологический покой» [13] у слепней, генетически связанных с южными широтами. У них, возможно, процессы торможения метаболизма выражены не столь резко, что обеспечивает нормальную жизнедеятельность популяции в зимнее время, следовательно, и ускорение темпов развития. У гемигидробионта T. spectabilis и др. в конце сентября прекращается окукление личинок. В это время в прибрежной полосе отмечается концентрация личинок III—VI возрастов. В течение декабря-января они достигают V—VII возрастов, причем в количественном отношении доминируют личинки VI—VII возрастов. В заболоченностях и лужах личинки слепней концентрируются в прибрежной полосе, выше уреза воды, среди растительных остатков; они активно нападают на жертву, если температура воды держится в пределах 8—12° (некоторые были замечены в устье раковины моллюсков, которыми питались). В родниковых заболоченностях реки Ведигет в январе 1983 г. под льдом в сильно увлажненной почве (t 3—4°) были обнаружены личинки T. spectabilis старшего возраста, которые находились в холодовом оцепенении. Однако после переноса в теплое место они приобретали подвижность. Наши многолетние наблюдения над другими гемигидробионтами показали, что в зимнее время население разновозрастное, состоит в основном из личинок VI—VII возрастов.

Зимовка реофильных видов протекает иначе. Личинки N. caucasicus, преимущественно III возраста, были обнаружены в январе-феврале в реке Касах (Аштарак) на нижней поверхности камней, лежащих на глубине 20—45 см, в отдалении от берега на 10—35 см. Личинки Er. unifasciata (VI возраста) также были найдены во многих водостоках на нижней поверхности камней (на глубине 25—30 см, при скорости течения 0,9—1,3 м/сек и температуре 0,5—3°). Хотя при извлечении они были малоподвижными, однако, как показало обследование, кишечный тракт их был переполнен пищевыми массами. Зимующие личинки слепней Er. cordigera, Er, unifasciata, T. hauseri, T. canipalpis terterlani, N. caucasicus были также найдены в октябре-ноябре в водостоках Хосровского заповедника (при температуре воды 9—12°), где они очень активно нападали на жертву, а кишечник у многих из них был переполнен пищевой массой.

Институт зоологии АН Армянской ССР

Поступило 21.XII 1982 г.

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ՄՈԶԵՐԻ ԹՐԹՈՒՐՆԵՐԻ ԵՎ ՀԱՐՍՆՅԱԿՆԵՐԻ ԿԵՆՍԱԷԿՈԼՈԳԻԱՆ

Հ. Ե. ՏԵՐՏԵՐՅԱՆ

Հոդվածում առաջին անգամ տվյալներ են բերվում Հայաստանի մոզերի թրթուրների և հարսնյակների էկոլոգիայի և կենսաբանության վերաբերյալ։ Մոզերի կենսատոպերը (նրանց բնակվող թրթուրների և հարսնյակների հետ մեկտեղ) բաժանվում են մի շարք խմբերի՝ հանրապետության ուղղահայաց գոտիներին համապատասխան։

THE BIOECOLOGY OF HORSE-ELY LARVAE AND PUPAE OF ARMENIA

A. E. TERTERIAN

The data on the ecology and biology of horse-fly larvae and pupae of Armenia are presented for the first time. Their biotops are classified according to vertical zones of the republic.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Андреева Р. В.* Энтомолог. обозр., *61*, 1, 1982.
2. *Гургенидзе Л. Н.* Проблемы почвенной зоологии. IV Всесоюзн. совещание, Баку—Москва, 1972.
3. *Кадырова М. К.* Слепни Узбекистана (Diptera, Tabanidae). Ташкент, 1975.
4. *Лутта А. С.* Слепни (Diptera, Tabanidae) Карелии. Л., 1970.
5. *Лутта А. С., Быкова Х. И.* Слепни Европейского севера СССР. Л., 1982.
6. *Рубцов И. А.* В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л., 1974.
7. *Скуфьин К. В.* В кн.: Проблемы паразитологии. Киев, 1956.
8. *Скуфьин К. В.* Зоол. журн., *42*, 4, 1963.
9. *Соболева Р. Г.* Паразитология, *7*, 1, 1973.
10. *Соболева Р. Г.* Биология слепней Приморского края. М., 1977.
11. *Рустамбекова Г. В.* Тр. Ин-та зоологии АН Казах. ССР, *22*, 1964.
12. *Ясакова Э. П.* Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 5, 1974.
13. *Ушатинская Р. С.* В кн.: Адаптация животных к зимним условиям. М., 1980.
14. *Burger J. K.* The biosistematics of immature Arizona Tabanidae. 103, Philadelphia, 1977.
15. *King H. H.* Bull. Ent. Res., *1*, 4, 1910.
16. *Lutz A.* Mem. Gust. Osw. Cruz., *6*, 1914.
17. *Neave S. A.* Bull. Ent. Res., *5*, 4, 1915.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVI, № 6, 1983

УДК 581.717

О ПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ РЕЗУЛЬТАТАХ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН КУКУРУЗЫ ГИББЕРЕЛЛОВОЙ КИСЛОТОЙ НА РАННИХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА

А. А. ПИВАЗЯН

Изучалось действие гиббереллoвой кислоты на прорастаемость семян, выживаемость и динамику роста проростков, а также митотическую активность меристематических клеток корешков кукурузы сорта Краснодарский-5. Установлены оптимальная концентрация ГК и экспозиция предпосевной обработки семян для данной культуры. Выявлено ее стимулирующее действие на ранних стадиях онтогенеза.

Ключевые слова: гиббереллoвая кислота, кукуруза.

О влиянии гиббереллoвой кислоты (ГК) на семена имеется довольно обширная литература [5,8,10—14]. Однако, согласно одним