

37. May R. M. Stability and complexity in Model Ecosystems. Princeton Univ. Press. 1967.
38. May R. M. & Anderson R. Proc. R. Soc. Lond., B, 219, 281—313, 1983.
39. Maynard-Smith J. Amer. Naturalist, 110, 325—330, 1976.
40. Nicholson A. J. Nature, 173, 962—863, 1954.
41. Odum H. T. & Pflakerton R. C. Amer. Scientist, 43, 331—343, 1955.
42. Plimentel D. Amer. Naturalist, 95, 65—79, 1961.
43. Plimentel D. Science, 159, 1432—1437, 1968.
44. Rosenzweig M. L. Evolution, 27, 84—94, 1973.
45. Rosenzweig M. L. Quart. Rev. Biol., 52, 371—380, 1977.
46. Russel E. J. The world of the soil. London, 1957.
47. Schaffer W. M. & Rosenzweig M. L. Theoret. Pop. Biol., 14, 135—157, 1978.
48. Soil Zoology. Proc. Univ. Nottingham Sec. Easter school in agr. sci. DK Mc. E. Kevan ed., Lond. Butherworths, 1955.
49. Stenseth N. C. Oikos, 33, 196—227, 1979.
50. Stenseth N. C. & Maynard Smith J. Evolution, 38, 4, 870—899, 1984.
51. Van Valen L. Evol. Theory, 1, 1—30, 1973.
52. Van Valen L. Evol. Theory, 1, 179—229, 1976.
53. Watt K. E. F. Ecol. Monographs, 25, 269—290, 1955.
54. Williams G. C. Adaptation and natural Selection. Princeton Univ. Press, 1966.
55. Williams G. C. Sex and Evolution. Princeton Univ. Press, 1975.
56. Williamson P. G. Nature, 294, 214—215, 1981.
57. Wright S. & Dobzhanski Th. Genetics, 31, 125—156, 1946.
58. Wynne-Edwards V. C. Animal dispersion in relation to social behavior. Hafner, N.—Y., 1962.
59. Wynne-Edwards V. C. Science, 147, 1543—1543, 1963.
60. ZoBell C. E. Marine Microbiology, Waltham Mass., 1946.

Поступило 29.X 1985 г.

## ЭВОЛЮЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ СЛЕПНЕЙ (*DIPTERA, TABANIDAE*)

А. Е. ТЕРТЕРЯН

Институт зоологии АН Армянской ССР, Ереван

**Аннотация** — Рассматривается происхождение *Tabanidae*, высказывается точка зрения, согласно которой личинки древних слепней первоначально обитали в полуводных средах, затем перешли в новые экологические ниши—сухолутные (вдали от воды) и в текучие водоемы. Этот переход привел к возникновению в процессе эволюции у реофильных и эдафобионтных слепней новых приспособительных особенностей в их экологии и внешней морфологии. Кровососание у них, вероятно, обусловлено контактом с животными на «открытых пространствах». На современном этапе для слепней характерны растительность и гематофагия.

**Անոտացիոն** — Քննարկված է *Tabanidae* ծագումը, աստղարկված է կտրծիք այն մասին, որ Ֆեոագուի մագերի թրթուրները սկզբնական շրջանում ապրել են կիսաջրային միջավայրում, իսկ նեոագայում անցել են նոր էկոլոգիական որոնախորշեր՝ ցամաք (զրից հեռու) և հոսող ջրեր: Էդաֆորիտես և ռեոֆիլ մագերի էկոլոգիայում այդ անցումը հանգեցրել է էկոլոգիական և արտաքին մորֆոլոգիական նոր նորմարդական հատկանիշների առաջացմանը: Մագերի արյուն ծծելու

րնդունակութիւնը, ըստ նրանց թիւն, առաջացել է սրաց տարածութեան ներքին կենդանական շրջանը և նրանց ունեցած կապի շերտի վերկայումս մարդիկ նամար նախնական է բուսականութիւնը և ճնշանոթադրան:

**Abstract** — The origin of the *Tabanidae* has been considered and the point of view has been put forward that the ancient larvae of horse-flies originally inhabited semiaquatic surroundings, later they moved to new ecological niches, to land (far from water) and flowing streams. This transition resulted in the rise in the evolution of theophil and edaphobiont horse-flies of new adaptable peculiarities in their ecology and outward morphology. Blood-sucking in horse-flies has probably come into being in "open spaces" because of their contacts with animals. Today plant-eating and hematophagy are peculiar to horse-flies.

*Ключевые слова:* слепни, эволюция.

Различные группы водных (полуводных) и наземных двукрылых уже сформировались к верхнему мезозою. В палеогене и позже эволюционируют слепнеобразные двукрылые, отличающиеся большим разнообразием [10, 11]. К ним относятся *Rhagionidae*, *Stratiomyiidae*, *Tabanidae* и др. В водной или полуводной средах отмечаются личинки стратиомид, табанид и др. Появление палеогеновых водных растений, погруженных в воду (рдесты, болотницы, урути и др.), создает благоприятные ниши для откладки яиц водными и гемнидробионтными слепнями.

Палеогеновые слепни, на ранних стадиях становления, вероятно, имели узкий диапазон экологических условий. Мы полагаем, что личинки древних групп слепней первоначально жили в полуводных средах (в наносах, иле, увлажненных почвах) [14, 37], как и большинство короткоусых прямошовных двукрылых [14], а затем только постепенно стали вторично осваивать водную, сухолутную и другие экологические ниши. Как известно, большинство рецентных групп *Tabanidae* адаптированы к жизни в почвенной или полуводной средах. Это обстоятельство дает нам основание предположить, что исходные формы слепней также проживали в сходной среде. Известно, что среди слепней имеются и гидробионты, их немного (часть *Chrysops* и *Tabanus*, *Heptatoma*). Они свободно плавают в толще воды, их личинки младших и старших возрастов нередко обнаруживаются в прибрежной полужидкой среде, в иле или на дне водоема. Многие представители рецентных палеарктических *Pangoniinae* также обитают в полуводных средах, и лишь некоторые из них остались жить в крайних экологических нишах (псаммофилы) [40].

Эволюция экологического облика слепней в течение кайнозоя, вероятно, шла в направлении освоения новых местообитаний и приспособлений к условиям водно-наземной среды. Вместе с тем в становлении семейства *Tabanidae* исключительную роль сыграла адаптация к кровососанию, что позволило слепням приобрести ряд прогрессивных черт в их историческом развитии.

Слепни широко распространились по земному шару, заселив разнообразные ниши. В холодных регионах Палеарктики, примерно до 50° северной широты (север Европы, Европейская часть СССР, Сибирь,

Дальний Восток) местообитания личинок слепней связаны с крупными равнинными водоемами—реками и речками, мезотрофными и эвтрофными болотами, заболоченностями, озерами, старицами, мелкими и крупными ручьями, открытыми пастбищами. Южнее, в лесной и лесостепной полосе заметно расширяется круг биотопов, молодые фазы занимают в основном прибрежные полосы водоемов, увеличивается и количество гидробионтов. Средиземноморские горные элементы занимают в основном станции в поймах крупных горных рек и их притоков, низинных текучих водоемах, плавнях и др. Наряду с ними, появляется комплекс горных педореобионтов, свойственных текучим водоемам Кавказа, Средней Азии и других горных регионов. Наиболее примечательны комплексы типичных эдафобионтов, развивающихся вдали от воды. В пустынных и степных ландшафтах Средней Азии и отчасти Кавказа, помимо речных и ручьевых биотопов, личинки слепней встречаются в поймах рек, в теплых болотах, озерах, образовавшихся дельтах рек, оазисах, тугаях. Личинки слепней умеренной зоны Палеарктики необычайно пластичны в отношении сроков развития. В северных широтах фаза личинки может длиться до 3—4 лет, при неблагоприятных климатических условиях она может затянуться до 5—7 лет, а на юге Палеарктики продолжительность ее 6,5—8 мес. [9, 24]. Личинки слепней средних и старших возрастов обнаруживают удивительную гетерогенность в своих физиологических особенностях: фаза личинки не диапаузирует, любое изменение режима питания и воспитания может нарушить нормальный ход развития. Вследствие этого искусственно удлиняются сроки развития личинок [15, 24].

В силу большой экологической пластичности облика гемигидробионтные и реофильные слепни приобрели в южных широтах ряд отличительных черт поведения в осенне-зимний период. В Армении, как и в других регионах, слепни зимуют в фазе личинки [1, 15, 16, 24, 29 и др.]. В южных широтах гемигидробионтные слепни прекращают окукление в конце сентября и постепенно начинают мигрировать в прибрежные участки, как и личинки северных широт [1, 16, 24, 27, 28]. В большинстве теплых низкорослых водоемов Армении с температурой воды 6—12° личинки гемигидробионтных слепней активно нападают на жертву; некоторые были замечены даже в устье раковины моллюсков, которыми питаются [25—28].

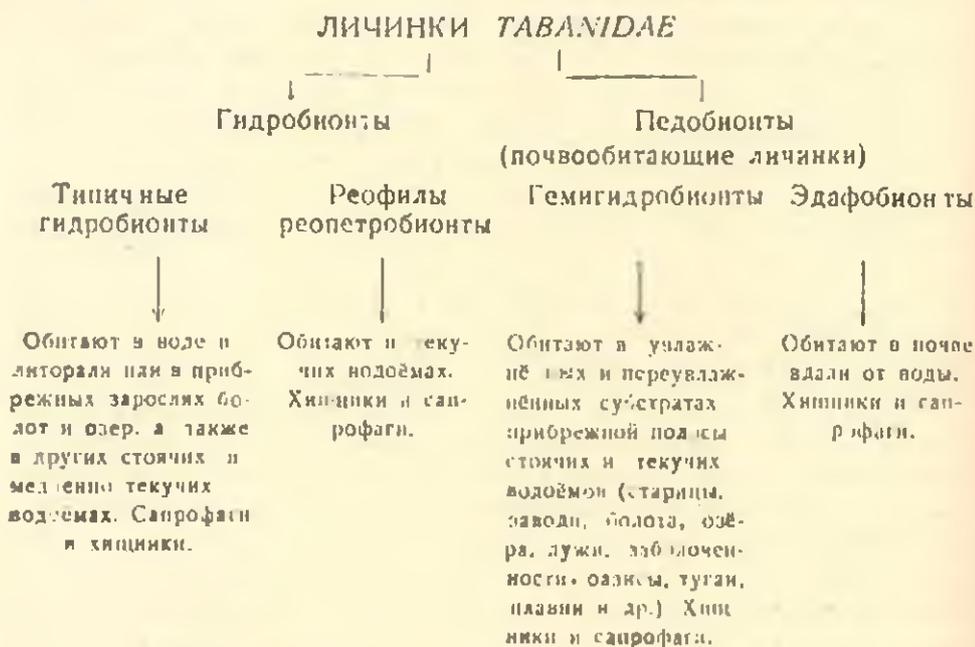
Жизненный цикл слепней неодинаков в разных географических регионах и полностью адаптирован к среде обитания. В северных широтах Палеарктики [15, 16] развитие от яйца до имаго длится от 1 до 3 лет и больше, на Дальнем Востоке (Приморье) до 6,5 лет. На наш взгляд, эти данные требуют проверки. Южнее (средняя полоса Европейской части СССР, Украина) продолжительность цикла равна 1—2 годам, у большинства средиземноморских видов развитие завершается в течение 1 года [1, 21, 22, 27]. В жарких и пустынных регионах (Узбекистан, Казахстан) развитие одного поколения ограничивается одним годом или менее этого [9, 20]. Циклы развития слепней имеют и другие интересные особенности. Многолетние циклы (2—4-годовые) дальне-

восточных видов характеризуются двойственным развитием: с разделением и без разделения поколений [24]. Однако эта экологическая особенность присуща не только восточно-азиатским видам, ею обладают и слепни южных широт [9, 27].

Одним из важнейших направлений эволюции эколого-морфологических особенностей сленней следует считать переход к обитанию в текучих водоемах и в наземной среде (в почве вдали от воды). Переход в текучие водоемы происходил, вероятно, в неогене в горных странах Средиземья, Nearктики, Центральной Америки, Африки и в других регионах в период горообразовательных процессов [25].

Расселение по сухопутным нишам вызвало новый скачок в эволюции сленней. Существенно изменился габитус почвенных личинок (форма тела, размеры ложноножек на брюшных сегментах, степень развития хетондных полей, строение анального сегмента и др.) [1, 25, 30, 33, 38]. Вероятно, уменьшился природный пресс из-за снижения круга паразитов и хищников, свойственных гемигидробиионтиям и реофильным сленням. В Армении эдафобионтные сленни расселились по безводным участкам лесного и степного поясов и ксерофильным участкам предгорий долины Аракса. Их численность, в частности взрослых насекомых, в пределах Закавказья очень велика.

Сопоставляя многочисленные данные отечественных исследователей, касающиеся экологического облика сленней, мы принимаем (преимущественно для территории Палеарктики) следующие группировки местообитаний преимагинальных фаз, исходя из предложений Скуфьи-на [21], Лутты [15], Андреевой [1], Тертеряна [25, 27] (рис.).



Экологические группы личинок сленней Палеарктики.

Прогрессивные адаптации к кровососанию определили в основном эволюцию *Tabanidae* среди слепнеобразных двукрылых. По Олсуфьеву

[17]. слепни появились в мезозое, как кровососы рептилий. Фэрчайльд [34] полагает, что семейство слепней существует с триаса, а Маккерас [36] отодвигает время его возникновения к началу мезозоя. Таким образом, возникновение кровососания, по этим авторам, приходится на период между триасом и мезозоем. Однако нет никаких данных (ни палеонтологических, ни других), свидетельствующих о таком раннем появлении сленней. Первоначальный этап становления сем. *Tabanidae* следует отнести к началу кайнозойского периода [12, 13]. Возможно, на отдельных островных архипелагах палеогеновой суши уже отмечалось асывление предковых форм сленней. На первых порах у кровососущих двукрылых (сленней, мошек, комаров и др.) питание жидкими выделениями растительного и животного происхождения (слизь, пот и др.), вероятно, отвечало их жизненным потребностям, поскольку они были равноценны и близки по набору аминокислот и их калорийности (глутидин, аргинин, глицин и др.) [2]. Гематофагия у предковых форм сленней могла, по-видимому, возникнуть на почве тесного контакта их с животными на открытых пространствах, «пастбищах» [3, 4]. Непосредственный контакт с животными был, вероятно, вызван какими-то обонятельными и пищевыми стимуляторами (хеморецепторами), которые находились на разных частях ротового аппарата самки слення. Эти стимулы, по-видимому, в наибольшей степени соответствовали пищевым реакциям сленней и их физиологическим потребностям. На палеогеновых ландшафтах были уже распространены разные млекопитающие животные (предки парнокопытных и непарнокопытных, предки лошадей, хищные креодонты и др.)

Однако взгляды на возникновение кровососания у кровососущих двукрылых разноречивы. У *Simuliidae* неходным способом питания была нектарофагия [19], кровососание у них возникло вторично, в связи с недостаточностью питания личинок, необходимого для развития яичников у самок мошек. По мнению других исследователей [4, 18, 32], у низших кровососущих двукрылых, с примитивным набором частей ротового аппарата, кровососание возникло на почве энтомофагии (хищничества). Глухова [5, 6] высказывает предположение, согласно которому у низших двукрылых (в том числе и у мохрецов и сленней) кровососание произошло непосредственно от мекоптероидных предков двукрылых-сапрофагов. Эта гипотеза правомерна для семейства *Ceratopogonidae*, поскольку, как известно, сапрофагия свойственна большей частью длинноусым двукрылым [14]. У цератопогонид отмечаются широкие адаптивные изменения в морфологии ротового аппарата, вызванные различными спектрами пищевых взаимоотношений (сапрофагия, хищничество, энтомофагия, паразитизм, кровососание). У некоторых предковых форм сленней, возможно, и был развит ротовой аппарат грызущего типа, однако он не сыграл роли в эволюции сленней, так как оказался дополнительной, сленной ветвью среди сленнеобразных двукрылых. Наиболее прогрессивным оказался режуще-лижуще-сосущий тип, который больше соответствовал исконно сложившимся пищевым связям (миксофагия, нектарофагия, гематофагия). Литофилия

нызывала большие трансформации в морфологии клипео-лабральной части головы у предков слепней. Древние представители *Tabanidae*, по-видимому, обладали как короткими, так и относительно длинными хоботками. У ископаемых меловых короткоусых двукрылых хоботок был небольшим [12, 13, 18], как у рецентных пангионидных слепней *Scionini*. Это дает нам право предположить, что на заре возникновения *Tabanidae* (палеоген и позднее), наряду с короткохоботными слепнями, были группы, которые обладали сравнительно длинными хоботками. Слепни с короткими хоботками получали жидкую пищу с неглубоких поверхностей (нектарников), а также с разлагающихся продуктов животного или растительного происхождения; длиннохоботные проникали в глубоколежащие нектарники цветов для получения углеводной пищи.

Наряду с этим, у примитивных неотропических, неарктических и палеарктических *Pangoniinae*, *Chrysopsini* заметно развилась клипео-лабральная часть в связи с приспособлением к нектарофагии и гематофагии. Возможно, наряду с нектаром древние насекомые питались также пыльцой растений [7, 8]. В этой связи нельзя не привести сообщение Уильсона и Лью [40] о том, что в кишечнике слепней они обнаружили многочисленные пыльцевые зерна дуба. Это позволяет предположить, что и в прошлые геологические эпохи слепни, как и другие насекомые, были способны принимать наряду с жидкой и твердую пищу.

У слепнеобразных двукрылых (*Tabanoidea*) отмечаются редкие примеры экологической специализации к кровососанию внутри сем. *Rhagionidae*. Большинство видов рагионид питаются, как хищники и нектарофаги, но из Палеарктики, Неарктики, Южной Америки и Австралии известны роды, перешедшие к кровососанию (*Suragina*, *Symphoromyia*, *Dasyomma*, *Spanitops*).

В дальнейшем, по мере усиления потребности в получении более питательной белковой пищи (крови), у разных систематических групп *Tabanidae* постепенно [2, 22, 23] развивались колюще-режущие стилеты (мандибулы и максиллы) и формировалась морфология тех частей ротового аппарата (надглоточника, подглоточника и слюнных протоков), которые связаны с приемом жидкой пищи (крови, углеводной пищи, воды).

У слепней отмечается большая избирательность к своим прокормителям. Одни нападают на теплокровных животных, другие на рептилий. Среди примитивных пангионид многие являются кровососами [31, 35].

В то же время в эволюции слепней, как и других групп кровососущих двукрылых (мошек, мокрецов), отмечаются отдельные филогенетические ветви, у которых так и не проявилась способность к кровососанию [5]. По-видимому, некоторые примитивные и продвинутое группы слепней остались на ископном уровне жизненных отправлениях — зоофилии. Это замечательно подтверждается на примере из сем. *Rhagionidae*. Совсем недавно появилось сообщение Хвалы [31] о том, что один вид из рагионид — *Suragina*, широко распространенный в Палеарктике, является кровососом человека и животных в Средней Азии, и то время как самки европейской популяции этого вида не кровососы, так как у них ротовые органы недоразвиты. Такие же примеры мож-

мо привести из сем. *Tabanidae*. У ряда рецентных примитивных групп сционии (неотронический *Scepsis* и эфиопский *Adersia*), самки которых имеют слаборазвитые, короткие хоботки и нижнечелюстные шупальца — не способны к кровососанию [36]. Такой же тип питания сохранили самки палеарктических сленней *Nanorhynchus* [17]. *Thaumastocera* и др., у которых отмечается атрофия мандибул и редукция кардо.

Таким образом, в становлении семейства *Tabanidae* главенствующую роль сыграли следующие особенности их биологии и экологии: а) у взрослых насекомых как свободноживущих кровососов (2) двойственное питание (нектарофагия и кровососание); б) освоение широкого круга стоячих водоемов; в) переход для развития в текучие водоемы и сухопутные ниши (вдали от воды).

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Андреева Р. В. Экология личинок сленней и их паразитов. Киев, 171, 1984.
2. Балашов Ю. С. Паразито-хозяйственные отношения членистоногих с наземными позвоночными, 319, Л., 1982.
3. Беклемишев В. Н. Мед. паразитол., 2, 151—160, 1951; 3, 233—241, 1951.
4. Беклемишев В. Н. Мед. паразитол., 5, 562—566, 1957.
5. Глухова В. М. В кн.: Систематика и эволюция двукрылых насекомых. 15—19, 1977.
6. Глухова В. М. В кн.: Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. 8—10, Л., 1979.
7. Гриффелд Э. К. В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. 56—57, Л., 1980.
8. Зайцев В. Ф. Автореф. докт. дисс., 46, Л., 1984.
9. Кадырова М. К. Сленни Узбекистана. 228, Ташкент, 1975.
10. Калугина Н. С. В кн.: Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. 224—240, Л., 1979.
11. Калугина Н. С. В кн.: Историческое развитие класса насекомых. 224—240, М., 1980.
12. Ковалев В. Г. В кн.: Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. 35—37, Л., 1979.
13. Ковалев В. Г. В кн.: Фауногенез и филоценогенез. 138—153, М., 1984.
14. Кривошанин Н. П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. 291, М., 1969.
15. Лутта А. С. Сленни (*Diptera, Tabanidae*) Карелии. 303, Л., 1970.
16. Лутта А. С., Быкова Х. И. Сленни (*Tabanidae*) европейского сектора СССР, 181, Л., 1982.
17. Олсуфьев Н. Г. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. 7. 2. Сленни (сем. *Tabanidae*), 436, Л., 1977.
18. Родендорф Б. Б. Историческое развитие двукрылых насекомых. 311, М., 1961.
19. Рубцов Н. А. В кн.: Систематика и эволюция двукрылых насекомых. 89—92, Л., 1977.
20. Рустамбекова Г. Б. Тр. Ин-та зоол. АН Казах.ССР, 22, 203—204, 1961.
21. Скуфшин К. В. В кн.: Проблемы паразитологии. Тр. II. Нац. конф. паразитол., 262—265, Киев, 1956.
22. Скуфшин К. В. Паразитология, 11, 2, 97—104, 1968.
23. Скуфшин К. В., Суворова О. С. В кн.: Систематика и эволюция двукрылых насекомых. 93—96, Л., 1977.
24. Соболева Р. Г. Биология сленней Приморского края. 198, М., 1977.
25. Тертерян А. Е. Биолог. ж. Армении, 36, 6, 499—506, 1983.
26. Тертерян А. Е., Оганесян В. С. Биолог. ж. Армении, 37, 4, 315—347, 1984.
27. Тертерян А. Е., Оганесян В. С. Этомол. обозрение, 63, 4, 700—708, 1984.

28. Трухан М. Н., Пахолкина Н. В. В кн.: Кровососущие двукрылые насекомых Белоруссии, 90—133. Минск, 1984.
29. Burger J. F. American entomol. Soc., 103, 145—258, 1977.
30. Chvala M. Acta entomol. bohemosl., 80, 6, 423—436, 1983.
31. Downes J. A. In.: Ecology and physiology of parasites, 232—258, Toronto, 1970.
32. English K. M., Mackerras J. M. and A. J. Dyce. Proc. Linn. Soc. N. S. W., 82, 289—296, 1957.
33. Fairchild G. R. Bull. Entomol. Soc. America, 15, 1, 7—11, 1969.
34. Goodier R. Ent. Mon. Mag., Ser., 4, 24, 288—286, 1963.
35. Mackerras J. M. Australian Journal of Zoology, 2, 3, 431—454, 1951.
36. Martini E. Zool. Anz., 231—262, 1931.
37. Middelkauf W. W., Lane R. S. Bull. Calif. Insect surv., 22, 99, 1980.
38. Phillip C. Pan.—Pacific. Entomol., 64, 4, 265—266, 1984.
39. Tertarian A. E. In. "Myia", A publication on Diptera, 3, 485—514, 1985.
40. Wilson B. H., Lleux M. Ann. Entomol. Soc. America, 65, 1264—1266, 1972.

Поступило 12.V 1986 г.