

Агасой
Вера Владимировна

СЛЕПНИ (DIPTERA, TABANIDAE) ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

1.5.14. Энтомология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Псковский государственный университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук
Прокофьев Владимир Викторович

Официальные оппоненты: **Кривошеина Марина Геннадьевна**
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, старший научный сотрудник

Панюкова Елена Викторовна
кандидат биологических наук, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, научный сотрудник

Ведущая организация:
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук

Защита состоится _____ 2023 г. в « ___ » часов на заседании диссертационного совета 24.1.026.01 на базе Зоологического института РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук <http://www.zin.ru/boards/24.1.026.01/theses.html>

Автореферат разослан « ___ » _____ 2023 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Ахметова Лилия Агдасовна

Общая характеристика работы

Актуальность и степень разработанности темы исследования. Актуальность темы определяется необходимостью уточнения видового состава, изучения особенностей экологии и развития фаз жизненного цикла, а также мониторинга численности одного из компонентов «комплекса гнуса» – слепней (*Tabanidae*, *Diptera*), на территории Псковской области. На Северо-Западе европейской части России «комплекс гнуса» насчитывает 219 видов кровососущих комаров (*Culicidae*), мокрецов (*Ceratopogonidae*) и мошек (*Simuliidae*), а также слепней, которые представлены 44 видами из 7 родов (Медведев и др., 2007).

Слепни переносят инфекции, опасные для здоровья человека, и негативно влияют на его хозяйственную деятельность. Самки слепней могут контаминантным путём передавать возбудителя туляремии (Олсуфьев, 1977; Лутта, 1970; Лутта, Быкова, 1982; Tärnvik, 2007; Безсмертный и др., 2008; Демидова, 2016; Кудрявцева и др., 2016, 2017, 2018, 2019; Кудрявцева, Мокриевич, 2021). Следует отметить, что в ряде регионов России слепни отмечались как переносчики возбудителя сибирской язвы (Олсуфьев, Лелеп, 1935; Колонин, 1968; Олсуфьев, 1977; Тарасов, 1996). Слепни также известны как переносчики трипаносом диких и домашних копытных животных (Лутта, 1970; Böse, 1987; Dirie, 1990; Böhm, 2007; Ganyukova, 2018; Kostygov et al., 2022).

Нападение слепней отрицательно сказывается на весе и молочной продуктивности сельскохозяйственных животных. У человека укусы слепней вызывают значительный дискомфорт, снижение работоспособности и проявление аллергических реакций. Неконтролируемая высокая численность слепней в период массового лета значительно ограничивает возможности реализации природного потенциала регионов Северо-Запада России и, в частности, Псковской области, в целях ведения животноводства и развития туризма (рекреационной деятельности) (Медведев и др., 2007; Медведев, 2011, 2013).

Высокая численность и разнообразный видовой состав слепней обуславливается избыточным увлажнением обширных территорий Северо-Запада России. Стихийное лесовозобновление на территориях бывших сельско-хозяйственных угодий, мест вырубки лесов и осушённых болот, а также бросовых земель на перифериях городов нарушает естественный дренаж. Вторичные мелколиственные осино-ольхо-березовые леса с ивняковыми и ольшанниковыми кустарниками становятся местом обитания диких животных и птиц, являющихся прокормителями кровососущих насекомых и, в частности, слепней. При этом антропогенное воздействие на природные ландшафты значительно усиливается климатическими изменениями. Так, согласно данным ФГБУ «Гидрометцентр России» (<http://www.meteoinfo.ru>) на Северо-Западе России отмечается увеличение количества осадков за последние 50 лет и повышение среднегодовой температуры на 1 °C за последние 200 лет (Сорокина и др., 2004).

Таким образом, оценка региональных особенностей видового состава, численности и биотопического распределения кровососущих двукрылых и, в частности, слепней – переносчиков трансмиссивных инфекций, актуально для оценки медико-биологических рисков различных территорий Северо-Запада России.

Первые сведения о слепнях на территории современной Псковской области приведены для Гдовского уезда Петербургской губернии и были опубликованы в энтомологических заметках И.А. Порчинского (1873), в которых указаны лишь два вида *Hybomitra tarandina* и *Chrysops viduatus*. В монографии Н.Г. Олсуфьева (1937) приводится описание уже 36 видов слепней, принадлежащих к 6 родам, распространённых на территории Псковской области.

В период с 1983 по 1993 г. сотрудниками лаборатории паразитологии Зоологического института РАН на стационаре в дер. Аннинское на юге Псковской области (Себежский район) проводились комплексные мониторинговые исследования видового состава, частоты нападения на сельскохозяйственных животных и поведения слепней (Балашов и др., 1985; Весёлкин, 1985; Весёлкин, Костенко, 1982; Иванов, 1994, 1998, 1999, 2003; Константинов, 1987, 1992, 1993, 1995; Константинов, Весёлкин, 1989; Медведев, 2013). По результатам проведённых ими сборов на юге

Псковской области было зарегистрировано 35 видов слепней из 6 родов (Медведев, Матов, 1999; Весёлкин и др., 2001).

Изучением личиночной стадии слепней на территории Псковской области занимался сотрудник лаборатории пресноводной гидробиологии ЗИН РАН А.А. Пржиборо. В период с 1996 по 1999 г. им были проведены исследования прибрежной зоны озёр Аннинского и Анисимова в Себежском районе, которые показали, что массовыми обитателями заболоченной зоны уреза озёр являются личинки *Hybomitra ciureai*. Также у уреза воды им были обнаружены личинки *Chrysops rufipes* (Пржиборо, 1999, 2001, 2004, 2006).

Исследования видового состава слепней на территории г. Пскова и его окрестностей осуществлялись с 1996 по 2007 г. сотрудниками Псковского педагогического института (Антипова, 1999; Антипова, Байкова, 2008). В городской фауне было отмечено 29 видов, принадлежащих к 6 родам.

Позднее, в июле 2009 и 2010, и в июне 2011 г. сотрудниками кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ и ФГУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в г. Санкт-Петербург» были отмечены 29 видов слепней из 6 родов слепней в охранной зоне и на прилегающих территориях государственного природного заповедника «Полистовский» (Четвериков и др., 2010; Четверикова, Бессонов, 2010; Четверикова и др., 2012; Четверикова, 2014).

Таким образом, данные о видовом составе слепней Псковской области ранее ограничивались ее отдельными районами. Вопросы распределения личинок и имаго слепней в биотопах различных ландшафтов области, особенностей биологии и экологии отдельных видов оставались слабо изученными.

Цель и задачи работы. Цель настоящего исследования состоит в установлении видового состава, особенностей морфологии и экологии кровососущих слепней, обитающих на территории Псковской области.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Охарактеризовать состояние изученности и современный состав фауны слепней Псковской области.
2. Изучить морфологические признаки самцов слепней и личинок видов группы *Hybomitra bimaculata*, используемые при видовой диагностике.
3. Выявить субрегиональные особенности биотопического распределения имаго, местообитаний личинок и куколок отдельных видов.
4. Выявить характер влияния ландшафтного разнообразия Псковской области на распространение и частоту встречаемости видов.
5. Изучить особенности сезонной и суточной динамики лёта слепней на модельном участке.

Научная новизна исследования. Впервые подробно исследована фауна кровососущих слепней всей Псковской области, в составе которой установлено обитание 34 видов, принадлежащих к шести родам. Зарегистрирован новый для территории Псковской области вид *Hybomitra auripila*.

По итогам мониторинговых исследований за период с 2011 по 2020 г. впервые определены закономерности сезонной активности слепней в северной части Псковской области с выделением групп раннелетних, летних и позднелетних видов при пиках активности во второй и третьей декадах июня и в третьей декаде июля.

По совокупности физических, климатических и географических факторов, ограничивающих распространение слепней, впервые предложено ландшафтное районирование территории Псковской области с выделением 8 гидроландшафтов, наиболее благоприятных для развития определённых видов табанид.

Предложена методика приготовления тотальных препаратов терминалий имаго, частей головной капсулы и ротового аппарата личинок, используемых для видовой диагностики слепней, методом заливки в монтирующую среду CytosealTM 60 (USA). Модифицирована методика изучения терминалий, снижающая вероятность их повреждения в процессе разделения на отдельные составляющие.

Составлены подробные таблицы фотографий, иллюстрирующих основные морфологические признаки терминалий самцов, элементов головной капсулы и ротового аппарата личинок и экзувиев куколок слепней Северо-Запада России.

Впервые предложена методика изучения терминалий самцов группы *Hybomitra bimaculata* путём установления морфометрических характеристик отдельных частей гениталий с использованием фотофиксации. Приведены оригинальные фотографии отдельных частей терминалий, на основании которых разработана оригинальная определительная таблица для девяти видов самцов этой группы, основанная на особенностях строения гипандрия, эпандрия, церок и VIII стернита.

Впервые выполнено полное описание строения элементов головной капсулы и ротового аппарата личинок и экзувиев куколок самок *Tabanus cordiger* и самцов *Hybomitra nitidifrons confiformis*. Разработана оригинальная определительная таблица личинок слепней группы *Hybomitra bimaculata*, в которой, наряду с уже используемыми в литературе признаками (Лутта, Быкова, 1970; Ježek, 1977; Быкова, 1985, 1992; Андреева, 1990; Пестов, Долгин, 2013) в качестве дополнительного диагностического признака предлагается использовать особенности строения субментума.

Для личинок *Hybomitra nitidifrons confiformis* и *H. lurida* приведено полное описание строения всех частей головной капсулы и ротового аппарата, для которых в литературе имеется лишь по одному неполному описанию (Ježek, 1977; Быкова, 1992).

Теоретическая и практическая значимость работы. На основе проведённых исследований получены новые сведения о видовом составе, особенностях экологии и строения слепней, распространенных на территории Псковской области, что дополняет знания о фауне этой группы на территории Северо-Запада России в целом. На основе новых фактических данных и их статистического анализа подтверждена возможность районирования территории, исходя из факторов, определяющих особенности распределения видов слепней. Специализированное районирование составляет основу для прогнозирования видового состава слепней на тех территориях области, которые в этом отношении остаются недостаточно или совсем не изученными.

Практическую ценность представляет предложенная оригинальная таблица для определения видов группы *Hybomitra bimaculata* по терминалиям самцов. Подробные фотографии деталей строения ротового аппарата личинок и экзувиев куколок могут быть использованы при проведении сравнительно-морфологического анализа и для диагностики видов по преимагинальным фазам.

Данные о сезонной и суточной динамике лёта слепней, местах развития преимагинальных фаз и приуроченности видов к определённым местам обитания, полученные в ходе проведения исследования, могут лечь в основу разработки прогнозов вероятности частоты нападения слепней на человека и сельскохозяйственных животных в различных местностях Псковской области. Указанные данные также могут быть полезными при разработке мероприятий по организации туристической и рекреационной деятельности, для профилактики и борьбы с трансмиссивными заболеваниями.

Полученные сведения используются при чтении лекций и проведении семинарских и практических занятий в курсах «Зоология беспозвоночных», «Экологическая и медицинская паразитология» и «Экология насекомых» в Псковском государственном университете.

Методическая основа исследования. При выполнении работы применялись такие традиционные методы сбора слепней, как ловушка типа «Манитоба», 20-минутный лов энтомологическим сачком «на себе», с прокормителя или приманки. Сборы личинок и куколок производили по методике, предложенной К.В. Скуфьиным (1973). Для изучения строения терминалий, головной капсулы и ротового аппарата личинок слепней и изготовления их тотальных препаратов применяли модифицированную нами методику, которая ранее была предложена Н.Г. Олсуфьевым (1962). При исследовании особенностей строения терминалий самцов слепней проводили измерения и вычисляли соотношения размеров различных их частей, а для анализа различий в соотношениях линейных размеров применяли U-критерий Манна–Уитни.

Помимо этого, для характеристики интенсивности лёта, сезонной динамики, структуры сообщества, сравнения видового богатства и разнообразия слепней в работе использованы статистические методы. С целью документирования полученного материала, а также для определения морфометрических показателей изучаемых объектов использовали фотофиксацию.

Положения, выносимые на защиту. 1. Фауна кровососущих слепней Псковской области, по уточнённым данным, насчитывает 34 вида, принадлежащих к шести родам.

2. Морфологические особенности строения ротового аппарата и головной капсулы личинок и терминалий самцов слепней группы *Nybomitra bimaculata* перспективны для использования в качестве дополнительных признаков при видовой диагностике.

3. Территория Псковской области может быть подразделена на восемь субрегионов (гидроландшафтов), характеризующихся различными температурно-влажностными условиями и наличием станций, благоприятных для развития и обитания определённых групп слепней.

Личный вклад соискателя. Весь полевой материал, представленный в работе, собран автором лично на территории Псковской области в период с 2011 по 2021 г. Им также выполнены камеральная обработка собранного материала, его определение, изготовление 55 тотальных препаратов терминалий самцов слепней и 117 элементов головной капсулы личинок, а также их фотографии.

Автором тщательно подобран арсенал методов, предложены модификации ряда методик препарирования слепней и изготовления тотальных препаратов, освоены и использованы разнообразные методы статистического анализа собранного материала.

Детальный анализ полученных данных и сопоставление собственных результатов с литературными сведениями выполнен соискателем лично.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность определений видов подтверждена сравнением с экземплярами, видовая принадлежность которых была установлена Н.Г. Олсуфьевым, хранящимися в настоящее время в фондовой коллекции Зоологического института Российской академии наук (Санкт-Петербург).

Основные положения работы были представлены на Международной научно-практической конференции «Экологические, экономические и социально-культурные предпосылки трансграничного сотрудничества в Балтийском регионе» (Псков, 2012 г.), на III Всероссийской научной Интернет-конференции с международным участием «Биоразнообразие наземных и водных животных. Зооресурсы» (Казань, 2015 г.), на III и IV Международных симпозиумах «Современные проблемы общей и частной паразитологии» (Санкт-Петербург, 2019, 2022 гг.), на 50, 52 и 53 чтениях, посвящённых памяти академика Е.Н. Павловского (Санкт-Петербург, 2019, 2021, 2022 гг.) и на XVI съезде Русского энтомологического общества (Москва, 2022 г.).

По теме диссертации опубликовано 5 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 4 статьи в прочих журналах, 10 тезисов конференций.

Структура и объём диссертации. Диссертация изложена на 296 страницах и включает введение, 4 главы, заключение, выводы, список литературы и 5 приложений. Объём основного текста диссертации составляет 153 страницы, включая 18 рисунков и 6 таблиц данных; приложение № 1 включает 6 таблиц данных и 1 таблицу фотографий; приложение № 2 содержит 10 таблиц данных; приложение № 3 включает в себя 9 таблиц фотографий, 3 рисунка и 1 таблицу данных; приложение № 4 включает 33 таблицы фотографий, 4 рисунка и 2 таблицы данных; приложение № 5 содержит 12 таблиц данных и 21 рисунок. Список литературы включает 250 источников, из них 184 – на русском языке.

Благодарности. Выражаю самую искреннюю и глубокую признательность моему научному руководителю Владимиру Викторовичу Прокофьеву, за неизменную помощь и поддержку, которую я получала на протяжении всего срока исследований и подготовки диссертации.

Выражаю благодарность заведующему лабораторией паразитических членистоногих ЗИН РАН Сергею Глебовичу Медведеву за консультации, советы, помощь и всестороннее содействие при подготовке данной работы.

При работе с материалом и статистической обработке полученных результатов ценные советы и консультации были получены от специалистов лаборатории паразитических членистоногих ЗИН

РАН старшего научного сотрудника Сергея Вадимовича Айбулатова и ведущего научного сотрудника Александра Анатольевича Стекольников. Отдельно автор выражает благодарность старшему научному сотруднику лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН РАН Андрею Александровичу Пржиборо за консультативную помощь, оказанную в начальном периоде работы по методам сбора личинок и по определению слепней на примере около 100 экземпляров имаго.

Кроме того, автор выражает признательность главным научным сотрудникам отделения двукрылых лаборатории систематики насекомых Ольге Георгиевне Овчинниковой, Эмилии Петровне Нарчук и старшему хранителю фондовых коллекций Галине Максимовне Сулеймановой за предоставление материала, консультации и постоянную поддержку.

Пользуясь случаем, хочу поблагодарить заведующего эпидемиологическим отделом ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Псковской области» Андрея Игоревича Станкевича, за предоставление информации, и сотрудника лаборатории ПЦР АО «Вектор-Бест» (г. Новосибирск) Евгения Ивановича Бондаренко, за проведение анализа полевого материала на наличие туляремийной бактерии.

Содержание работы

Глава 1 Обзор литературных данных

Рассмотрены подходы к определению видовой принадлежности слепней различными авторами (Stone et al., 1965; Stuckenberg, 1973; Nagatomi, 1977; Delfinado, Hardy, 1977; Vaisanen, 1985; Кривошеина, 1979, 1982, 1989). Большой вклад в изучение фауны и экологии слепней России внёс Н.Г. Олсуфьев (1937, 1952, 1967, 1970, 1972, 1977). Наиболее полная сводка по фауне слепней представлена им в монографии «Слепни Семейства Tabanidae» из серии «Фауна СССР. Двукрылые насекомые Т. 7, вып. 2», которая впервые была издана в 1937 г. и затем неоднократно переиздавалась вплоть до 2012 г. В соответствии с представленной в ней классификацией, семейство Tabanidae включает три подсемейства, 12 триб, 117 родов и 2992 вида. Современная фауна слепней Северо-Запада России включает 44 вида, принадлежащих к 7 родам и 2 подсемействам (Медведев и др., 2007).

Описаны основные методы сбора и изучения имаго и преимагинальных фаз слепней (Штакельберг, 1969; Лутта, 1970; Скуфьин, 1973; Олсуфьев, 1937, 1977; Schauff, 2002; Нарчук, 2003; Голуб и др., 2012; Brown, 2021; Халин и др., 2021; и др.).

Приведено подробное описание морфологических особенностей, используемых для определения видовой принадлежности имаго и преимагинальных фаз слепней (Олсуфьев, 1937, 1977; Chvála, Ježek, 1969; Скуфьин, 1973; Лутта, Быкова, 1982; Андреева, 1990; Courtney, 2000; Merz, Haenni, 2000; Sinclair, 2000; Пестов, Долгин, 2010; Falck, 2014; и др.). Особое внимание уделено изучению особенностей строения прегенитальных и генитальных сегментов самцов различных видов (Hennig, 1976; Nagatomi, 1984; McAlpine, 1981; Овчинникова, 1989; Sinclair et al., 1994; Wood, 1991; Rozkošný, Nagatomi, 1997; Woodley et al., 2009; Ježek et al., 2017; и др.).

Рассмотрены наиболее важные параметры окружающей среды (температура, влажность, освещённость), определяющие особенности развития преимагинальных фаз, их местообитание (Лутта, 1970; Скуфьин, 1973; Андреева, 1990; Духин и др., 2016; и др.), а также особенности лёта слепней, их поискового поведения, спаривания, гонотрофического цикла (Весёлкин, 1984; Константинов, 1993; Иванов, 2003; Духин, 2010; и др.).

Проанализированы данные об особенностях сезонной и суточной динамик, продолжительности лёта слепней и условиях их определяющих (Габова, 1976; Весёлкин, Костенко, 1982; Федорова, 2001; Айбулатов, 2009; Духин, 2010; и др.).

Отмечена важность изучения слепней как переносчиков ряда заболеваний (туляремия, инфекционная анемия лошадей, ку-риккетсиоз, сибирская язва, микрофилляриоз, трипаносомоз и др.) опасных для человека и сельскохозяйственных животных (Лутта, Быкова, 1982; Tärnvik, 2007; Ganyukova, 2018; Mullens, 2019; Kostygov et al., 2022; и др.).

Глава 2 Физико-географическая характеристика Псковской области

2.1 Физико-географические особенности

Псковская область занимает юго-западную часть Северо-Западного Федерального округа РФ. На территории выделяется ряд крупных форм рельефа: Псковская и Приильменная низменности, Лужская и Судомская возвышенности. В южной части области проходит полоса повышений, включающая отроги Валдайской возвышенности, Великолукское поднятие, Бежаницкую возвышенность и Себежское поднятие. В юго-восточной и южной частях находятся Усвятская и Жижицкая низменности, на западе располагаются отроги возвышенности Хаанья (Природа ..., 1974).

На территории области выделяют южнотаёжную и широколиственно-хвойную подзоны, граница между которыми проходит по широте г. Пскова. Северная часть области относится к подзоне южной тайги и характеризуется широким распространением еловых и мелколиственных лесов. Южная часть области лежит в подзоне широколиственно-хвойных лесов (Природа ..., 1974). На территории области имеется густая речная сеть с обилием мелких притоков и более 3700 озёр. Преобладающим типом климата является умеренно-континентальный.

2.2 Гидроландшафты

По совокупности физических, климатических и географических характеристик на территории Псковской области можно вычленить 12 ландшафтов, в составе которых мы выделяем 8 типов гидроландшафтов, связанных с особенностями обитания представителей семейства Tabanidae (Рисунок 1) (Agasoı et al., 2021).

В равнинно-пойменно-междуречном (1) гидроландшафте преобладают такие типичные биотопы для выплода слепней, как мелководные водоёмы, небольшие озёра среди болотных массивов и низинные сфагновые болота.

Низменно-болотный (2) гидроландшафт выделен на территории трёх разных ландшафтов (Прилужского, Красногородского и Полистовского), которые отличаются географическим расположением и мезоклиматическими характеристиками. В этом гидроландшафте преобладают низинные, переходные и верховые болота и заболоченные берега рек, которые являются типичными местами для выплода личинок слепней.

Возвышенно-холмисто-озёрно-речной (3) тип гидроландшафта выделен на территории Лужского, Судомского и Бежаницко-Вязовского ландшафтов, которые приурочены к одноименным возвышенностям, тянущимся с севера на юг через центр области. Здесь места для выплода слепней представлены заболоченными лугами, низинными травяными болотами, берегами ручьёв и рек.

Возвышенно-холмистый (4) гидроландшафт представляет собой расчленённую равнину с низкой заболоченной частью только в южной и северной частях. Его речная сеть слабо развита. В долинах рек встречаются непроточные озёра с сильно заболоченными берегами и илистым дном. В северной части гидроландшафта находятся осоковые и камышовые болота.

Равнинно-междуречный (5) гидроландшафт охватывает бассейн реки Шелонь. В понижениях рельефа отмечается избыточное грунтовое или поверхностное увлажнение, и имеются верховые сфагновые болота. Значительные площади ландшафта заняты пашнями, суходольными лугами, кустарниками и мелколиственными лесами. Пойменные луга по берегам рек Шелонь и Судома развиты слабо и в значительной степени заболочены.

Равнинно-болотно-междуречной (6) гидроландшафт соответствует Великорецкому ландшафту и охватывает бассейн реки Великой. Наиболее низкие плоские части ландшафта заняты преимущественно сырыми лугами, неглубокими заболоченными впадинами с торфяниками, зарастающими реликтовыми озёрами, на местах которых возникают верховые и переходные сфагново-осоковые болота. Низинные болота встречаются повсеместно мелкими участками в понижениях и в речных долинах.

Низменно-болотно-речной (7) гидроландшафт охватывает Соротский ландшафт. В результате незначительного дренирующего влияния рек и неглубокого залегания грунтовых рек на

междуречьях территория характеризуется сильной заболоченностью. Здесь преобладают заболоченные почвы, низинные болота и много крупных реликтовых зарастающих озёр.

Равнинно-озёрно-зандровый (8) гидроландшафт охватывает юг области, относящийся к числу наиболее озёрных районов. Понижения заняты низинными сфагновыми болотами. Встречаемость имаго обусловлена наличием типичных стадий для выплода слепней – проточных озёр эвтрофного типа и сети мелиоративных канав.

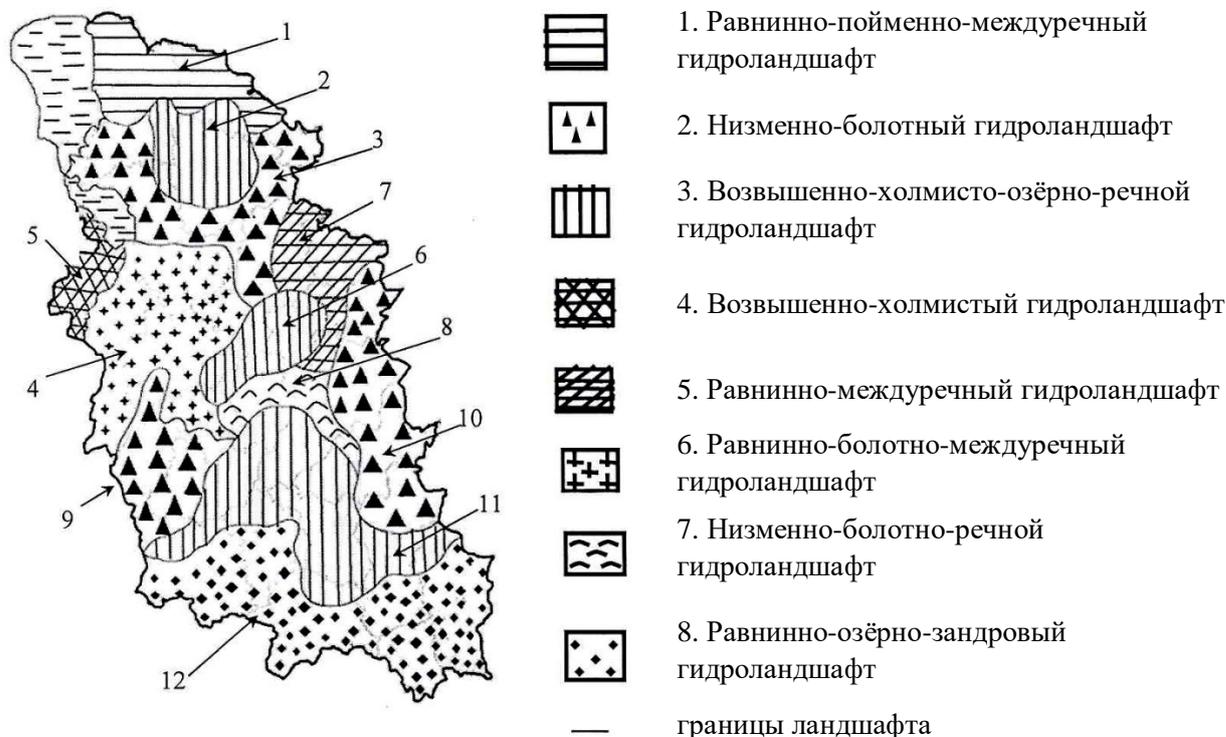


Рисунок 1 — Ландшафты и гидроландшафты Псковской области. Ландшафты: 1 – Плюсский, 2 – Лужский, 3 – Прилужский, 4 – Великорецкий, 5 – Печорский, 6 – Судомский, 7 – Шелонский, 8 – Соротский, 9 – Красногородский, 10 – Полистовский, 11 – Бежаницко-Вязовский, 12 – Себежско-Невельский.

Глава 3 Материалы и методы

3.1 Объём материала

Материалом для исследования послужили имаго, личинки и куколки слепней. Отлов имаго проводили с третьей декады мая по третью декаду августа в период 2011–2013 г. и 2016–2020 гг., личинок и куколок собирали с мая по август в 2011–2013 г. и 2015–2020 г. Всего за период исследований было отловлено и определено 25160 экз. имаго. Собрано 1093 экз. личинок и 37 экз. куколок, из которых в лабораторных условиях выводили имаго.

3.2 Пункты сборов и биотопы

Сбор материала проводили в 49 точках 15 районов Псковской области. Для удобства сравнения районы были объединены в части: северная (Гдовский, Струго-Красненский р-ны), северо-западная (Псковский р-н), северо-восточная (Дновский р-н), западная (Печорский, Островский р-н), центральная (Пушкиногорский, Новоржевский р-ны), восточная (Порховский р-н), юго-западная (Палкинский, Опочецкий, Себежский р-ны), юго-восточная (Локнянский р-н), южная (Пустошкинский, Невельский р-ны).

Для проведения мониторинговых исследований был определён модельный участок (д. Молоди, Струго-Красненский р-н), на котором отлов имаго осуществляли еженедельно, начиная с третьей декады мая по третью декаду августа в период 2011–2013 г. и 2016–2020 г. В остальных исследованных районах отлов имаго проводили с 2018 по 2020 г. в июне и июле.

3.3 Методы сбора и определения

Сбор имаго проводили традиционными способами, которые включали: 20-минутный лов энтомологическим сачком «на себе», с прокормителя или с приманки (легковой автомобиль). Для изучения суточной динамики лёта на модельном участке отлов слепней осуществляли с периодичностью в два часа с помощью ловушки типа «Манитоба».

Сборы личинок и куколок осуществляли по методике, предложенной К.В. Скуфьиным (1973). Для этого в районе потенциального обитания личинок отбирали грунт или растительность, которые тщательно промывались и просматривались. Найденных личинок и куколок содержали в лабораторных условиях до вылета имаго, по которым определяли их видовую принадлежность.

Видовую диагностику собранных в природе и выведенных в лабораторных условиях имаго проводили с использованием монографий Н.Г. Олсуфьева (1977), М. Хвалы с соавторами (Chvála et al., 1972) и П. Трояна (Trojan, 1979). Точность определений имаго слепней дополнительно проверялась по материалам фондовых коллекций Зоологического института Российской академии наук (Санкт-Петербург).

3.4 Методы изучения морфологических признаков

При изучении строения терминалий слепней чаще всего используют методику, предложенную Н.Г. Олсуфьевым (1962). В указанную методику нами были внесены изменения, в результате которых препарирование существенно облегчается, что позволяет без повреждений отделить части терминалий (Agasoí, 2021a). При изготовлении тотальных препаратов нами было предложено использовать монтирующую среду Cytoseal™ 60 (USA), которая быстро растекается и это практически исключает образование пузырьков воздуха. Среда быстро затвердевает за 20–30 минут и, таким образом, объекты, размещённые на тонком слое среды, фиксируются на стекле, что исключает смещение при последующих манипуляциях.

Всего изготовлено 55 препаратов терминалий самцов и 117 препаратов головной капсулы и ротового аппарата личинок. Размерные характеристики структур были проанализированы с помощью цифровой камеры Tourcam E3ISPM20000KPA совместимой с микроскопом.

3.5 Математическая обработка данных

Для характеристики интенсивности лёта и степени обилия (индекса доминирования) различных видов слепней использовали шкалы, предложенные К.В. Скуфьиным (1973).

Сезонную динамику лёта слепней и зависимость её интенсивности от абиотических факторов (температура, скорость ветра и относительная влажность ветра) устанавливали по данным мониторинговых наблюдений на модельном участке. Связь суточной динамики лёта с температурой и относительной влажностью воздуха определяли с помощью коэффициента корреляции Пирсона. Для определения особенностей сезонной динамики лёта слепней рассчитывали индекс сезонности (Громыко, 2005).

Оценка видового богатства, выравненности сообщества и доминирования отдельных видов слепней проводилась с использованием индексов Маргалефа (D_{mg}), Шеннона (H') и Бергера–Паркера (d). Для проверки значимости различий между выборочными совокупностями значений индекса Шеннона вычисляли критерий Стьюдента (t). На основе индекса Шеннона рассчитывали показатель выравненности (E) видов в сообществе по их обилию.

Анализ фаунистической общности видового состава слепней исследованных территорий проводили с использованием коэффициента Жаккара (K_j). Для оценки комбинированного сходства двух биоценозов по обилию и видовому составу применяли коэффициент биоценологического сходства Вайнштейна (K).

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием электронных таблиц Excel, а также программ Statistica 7.0 и Past 4.0.

Анализ зоогеографического и ландшафтно-зонального распределения слепней осуществляли с использованием типологизации ареалов, предложенной С.Г. Медведевым (2009) для представителей комплекса гнуса Северо-Запада России.

С целью картирования мест наиболее благоприятных для развития и обитания слепней средствами системы Q-GIS проанализированы особенности распределения осадков, рельефа и грунтов, а также водных объектов на территории Псковской области. Последние представлены большим количеством рек и озёр, питаемых разнообразными болотами, включая верховые, которые на территории области представляют собой основные аккумуляторы твёрдых и жидких осадков. В итоге, было предложено деление территории области на специализированные выделы, или гидроландшафты. Ранее аналогичное районирование было предложено С.Г. Медведевым и Е.В. Панюковой для Новгородской области (2005).

В дополнение к особенностям внешней морфологии, были детально изучены прегенитальные и генитальные сегменты самцов слепней группы *Nybomitra bimaculata*, как выведенных нами в лабораторных условиях, так и экземпляров из фондовых коллекций ЗИН РАН. При этом для сравнения линейных размеров гипандрия, эпандрия и церок изученных нами самцов, использовали их размерные параметры, предложенные ранее в работе А.Е. Тертеряна и Г.Т. Саркисяна (1975). Как показано ранее, абсолютные размеры структур терминалий не могут служить надёжным критерием для определения видов слепней (Тертерян, 1979). В настоящем же исследовании в качестве сравниваемых признаков были выбраны ряд относительных показателей. Это, в частности, следующие соотношения: 1) расстояния от переднего края гипандрия до заднего края гонокситного шва к расстоянию от переднего края гипандрия до заднего края основания гонопод (а/б), 2) расстояния от переднего края гипандрия до заднего края основания гонопод к длине гипандрия (б/в), 3) длины выемки гипандрия к расстоянию от переднего края гипандрия до основания гонопод (д/в), 4) наибольшей ширины выемки к её длине (г/д), 5) наибольшей ширины церки к её наибольшей длине (е/ж), 6) наибольшей длины церки к длине эпандрия (ж/з) (Рисунок 2). Анализ различий в соотношениях линейных размеров проводили с помощью U-критерия Манна–Уитни (Mann, Whitney, 1947). На основе полученных данных была составлена определительная таблица видов по самцам группы *Nybomitra bimaculata* (Agasoï, 2021b).

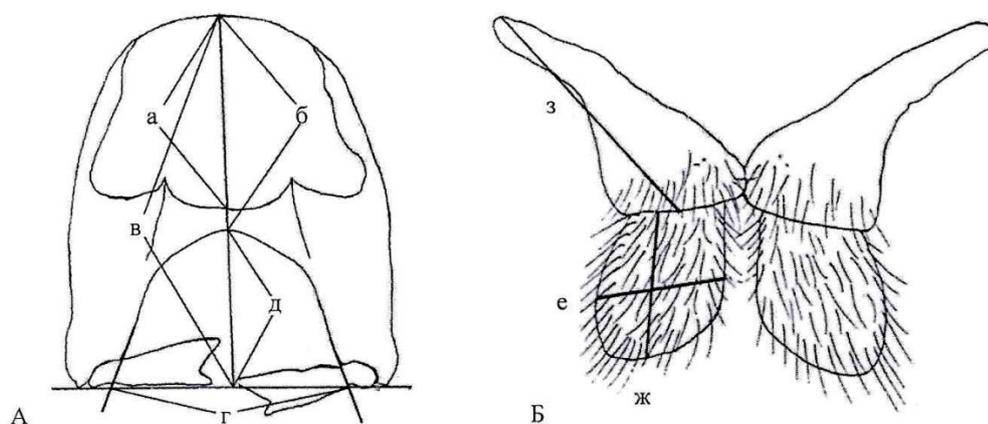


Рисунок 2 — А – Размерные параметры гипандрия (вид с дорсальной стороны), Б – Размерные параметры церок с эпандрием (вид с дорсальной стороны) (ориг.); а – расстояние от переднего края гипандрия до заднего края гонокситного шва, б – расстояние от переднего края гипандрия до заднего края основания гонопод, в – длина гипандрия, г – наибольшая ширина выемки гипандрия, д – длина выемки гипандрия, е – наибольшая ширина церки, ж – наибольшая длина церки, з – длина эпандрия.

Глава 4 Результаты и их обсуждение

4.1 Фауна слепней Псковской области

4.1.1 Видовой состав

Семейство Tabanidae	Род Hybomitra End.
Подсемейство Chrysopsinae	Подрод Hybomitra s. str.
Триба Chrysopsini	<i>Hybomitra arpad</i> (Szil., 1923)
Род Chrysops Mg.	<i>Hybomitra auripila</i> (Mg., 1820)
Подрод Chrysops s. str.	<i>Hybomitra bimaculata</i> (Macq., 1826)
<i>Chrysops c. caecutiens</i> (L., 1758)	<i>Hybomitra ciureai</i> (Ség., 1937)
<i>Chrysops divaricatus</i> L., 1758	<i>Hybomitra d. distinguenda</i> (Verr., 1909)
<i>Chrysops nigripes</i> Ztt., 1838	<i>Hybomitra kaurii</i> (Chv. et Lyn., 1970)
<i>Chrysops relictus</i> Mg., 1820	<i>Hybomitra lapponica</i> (Wahlbg., 1848)
<i>Chrysops viduatus</i> F., 1794	<i>Hybomitra l. lundbecki</i> (Lyn., 1959)
Подсемейство Tabaninae	<i>Hybomitra lurida</i> (Fill., 1817)
Триба Haematopotini	<i>Hybomitra m. montana</i> (Mg., 1820)
Род Haematopota Mg.	<i>Hybomitra muehlfeldi</i> (Br., 1880)
<i>Haematopota crassicornis</i> (Wahlbg., 1848)	<i>Hybomitra nigricornis</i> (Ztt., 1842)
<i>Haematopota italica</i> (Mg., 1804)	<i>Hybomitra nitidifrons confiformis</i> (Chv. et M., 1971)
<i>Haematopota p. pluvialis</i> (L., 1758)	<i>Hybomitra tarandina</i> (L., 1758)
<i>Haematopota subcylindrica</i> (Pand., 1883)	Род Tabanus L.
Род Neptatoma Mg.	<i>Tabanus a. autumnalis</i> L., 1762
<i>Neptatoma p. pellucens</i> (F., 1776)	<i>Tabanus bovinus</i> L., 1758
Триба Tabanini	<i>Tabanus b. bromius</i> L., 1761
Род Atylotys O. S.	<i>Tabanus cordiger</i> Mg., 1820
Подрод Atylotys s. str.	<i>Tabanus glaucopis</i> Mg., 1820
<i>Atylotus f. fulvus</i> (Mg., 1820)	<i>Tabanus maculicornis</i> Ztt., 1842
<i>Atylotus rusticus</i> (L., 1767)	<i>Tabanus m. miki</i> Br., 1880
	<i>Tabanus s. sudeticus</i> Zell., 1842

В ходе проведённых исследований на территории Псковской области нами было отмечено 34 вида слепней. Вместе с тем, согласно литературным данным, ранее здесь было зарегистрировано 36 видов (Весёлкин, Костенко, 1982; Четверикова и др., 2010, 2014). При этом 33 вида, из обнаруженных нами, входят в их число, а один (лесной монтаный вид *Hybomitra auripila*) отмечен на территории области впервые. Таким образом, в наших сборах отсутствуют три вида из ранее указанных для Псковской области. Среди них два вида (*Atylotus sublanaticornis*, *Chrysops rufipes*) не относятся к кровососам, а питаются нектаром цветов. Таёжно-неморальный вид *Atylotus sublanaticornis*, согласно литературным данным, в Псковской области был отмечен всего один раз в Новоржевском районе в 1934 г. (Олсуфьев, 1934), и больше этот вид на территории области не регистрировался. Лесостепной вид *Chrysops rufipes* единично встречался только в Себежском районе с 1979 по 1985 г. (Медведев, Матов, 1999).

Последний, из отсутствующих в наших сборах, неморальный вид *Chrysops sepulcralis*, регистрировали на территории Псковской области единично (Медведев, Матов, 1999; Четверикова и др., 2014). При этом *C. sepulcralis* в значительных количествах встречается в более северных районах Северо-Запада России, в частности в Ненецком автономном округе и Республике Коми (Пестов, Долгин, 2013). Можно предположить, что Псковская область является южной границей ареала этого вида для Северо-Запада России и поэтому он здесь встречается редко.

Лесной монтаный вид *Hybomitra auripila*, зарегистрированный нами для Псковской области впервые, встречается преимущественно в восточной, западной и южной Европе (Прибалтика, Швейцария, Испания и др.) (<http://www.fauna-eu.org/>). При этом уже в Эстонии он отмечался очень редко, так как северной границей его ареала являются прибалтийские республики. Неслучайно,

что вид *H. auripila* нами был зафиксирован лишь на территории Печорского района, граничащего с Эстонией.

4.1.2 Типы ареалов

В фауне исследованных нами слепней Псковской области преобладают виды с западно-центральнопалеарктическим ареалом (18 видов). Значительно меньше видов с транспалеарктическим типом ареала (8 видов), голарктическим (4 вида) и западнопалеарктическим (4 вида) типами ареала. При этом степень обилия слепней с западно-центральнопалеарктическим ареалом составляет 51.30 %, транспалеарктическим – 46.08 %. На долю слепней, входящих в состав остальных типов ареала, приходится всего 2.62 %.

4.1.3 Численность

Анализ июньской фауны слепней и расчёт коэффициента Маргалефа для исследованных частей Псковской области показал, что наибольшее видовое богатство имеет место в юго-восточной (22 вида; $D_{mg}=2.80$) (Четверикова и др., 2014) и восточной (20 видов; $D_{mg}=2.80$) (собственные данные) частях, а наименьшее в северо-восточной (8 видов; $D_{mg}=1.49$) (собственные данные) части. В июльской фауне наибольшее видовое богатство отмечено в северной (20 видов; $D_{mg}=2.95$) и центральной (19 видов; $D_{mg}=2.41$) частях, а наименьшее в северо-западной (11 видов; $D_{mg}=2.04$) и южной (13 видов; $D_{mg}=1.83$) частях (собственные данные) (Таблица 1).

Сравнение степени обилия повсеместно встречающихся видов в июне и июле показало, что, например, она увеличивается для неморального вида *Tabanus maculicornis* с малочисленного до многочисленного и с многочисленного до массового, при этом в южной части области во всё время наблюдений этот вид был стабильно многочисленным. Таёжно-неморальный вид *Hybomitra muehlfeldi* в июне и июле является доминирующим во всех частях области, кроме восточной части, где в июле он становится многочисленным, а в юго-восточной – малочисленным. Таёжно-неморальный вид *H. bimaculata* в июне массовый во всех частях области, в июле он остаётся доминирующим, но его степень обилия снижается везде, кроме восточной и юго-западной частей, где он становится многочисленным, а в юго-восточной отсутствует. Таёжно-неморальный вид *H. nitidifrons confiformis* в июне во всех частях области отмечен как субдоминирующий, а в июле встречается только в центральной части как редкий и в южной – как многочисленный. Степень обилия неморального вида *Hybomitra d. distinguenda* в июле по сравнению с июнем увеличивается с малочисленного до многочисленного и с редкого до малочисленного, а в юго-восточной части в июле он отсутствует.

Расчёт коэффициентов Шеннона, Бергера-Паркера и выравненности структуры популяции показал, что в июне для восточной ($H'=2.20$, $d=0.32$, $E=0.73$) и северной ($H'=2.05$, $d=0.37$, $E=0.70$) частей области характерна наибольшая выравненность сообщества и равное обилие всех видов в сообществе. В июле аналогичная картина отмечается для центральной ($H'=2.06$, $d=0.28$, $E=0.70$) и северной ($H'=2.22$, $d=0.26$, $E=0.74$) частей области. Вместе с тем, в июне в центральной ($H'=1.23$, $d=0.68$, $E=0.42$) и юго-западной ($H'=1.36$, $d=0.62$, $E=0.47$) частях области имеет место слабая выравненность структуры и появление резко доминирующих видов в сообществе. В июле подобная картина отмечена для юго-восточной части области ($H'=1.11$, $d=0.41$, $E=0.43$) (Таблица 1).

Наибольшее фаунистическое и биоценологическое сходство в июне отмечается между северной и юго-западной частями ($K_j=0.94$, $K=0.56$), а наименьшее – между северо-восточной и центральной ($K_j=0.29$, $K=0.02$). В июле максимальное фаунистическое сходство отмечено между юго-восточной и юго-западной частями ($K_j=0.73$), биоценологическое – между северной и восточной ($K=0.26$), а минимальные сходства – между юго-восточной и южной ($K_j=0.30$, $K=0.01$) (Таблица 2).

Таблица 1 – Значения индексов Маргалефа (Dmg), Шеннона (H'), Бергера-Паркера (d) и выравненности видов по обилию (E) для частей Псковской области (для июньской / июльской фаун)

Часть области	Индекс (июнь / июль)			
	Dmg	H'	d	E
Северная	2.41 / 2.95	2.05 / 2.22	0.37 / 0.26	0.70 / 0.74
Северо-западная	2.46 / 2.04	1.51 / 1.55	0.55 / 0.40	0.54 / 0.65
Центральная	2.65 / 2.41	1.23 / 2.06	0.68 / 0.28	0.42 / 0.70
Восточная	2.80 / 2.05	2.20 / 1.43	0.32 / 0.41	0.73 / 0.56
Юго-западная	2.38 / 2.02	1.36 / 1.91	0.62 / 0.34	0.47 / 0.74
Юго-восточная	2.80 / 1.91	1.88 / 1.11	0.37 / 0.41	0.61 / 0.43
Южная	1.83 / 1.83	1.44 / 1.43	0.54 / 0.54	0.56 / 0.56

Таблица 2 – Значение коэффициента фаунистической общности видового состава и биоценологического сходства слепней для частей Псковской области (левая нижняя часть – коэффициент Жаккара (Kj), правая верхняя часть – коэффициент Вайнштейна (K), значения для июньской / июльской фаун, * – значения достоверно различающиеся по индексу Шеннона)

Часть области	1	2	3	4	5	6	7
Северная (1)		0.13* / 0.08*	0.37* / 0.19*	0.24* / 0.26*	0.56* / 0.12*	0.39* / 0.15*	0.24* / 0.05*
Северо-западная (2)	0.52 / 0.40		0.23* / 0.038*	0.33* / 0.05*	0.15* / 0.11*	0.12* / 0.02*	0.28 / 0.1
Центральная (3)	0.72 / 0.63	0.52 / 0.50		0.22* / 0.09*	0.51* / 0.09*	0.20* / 0.15*	0.33* / 0.12*
Восточная (4)	0.69 / 0.57	0.71 / 0.41	0.56 / 0.52		0.22* / 0.13*	0.15* / 0.18*	0.27* / 0.02*
Юго-западная (5)	0.94 / 0.50	0.48 / 0.50	0.76 / 0.60	0.6 / 0.63		0.27* / 0.09*	0.32 / 0.08*
Юго-восточная (6)	0.86 / 0.44	0.52 / 0.33	0.58 / 0.52	0.56 / 0.53	0.82 / 0.73		0.18* / 0.01*
Южная (7)	0.6 / 0.38	0.53 / 0.60	0.52 / 0.45	0.57 / 0.37	0.57 / 0.44	0.5 / 0.30	

Сопоставление видового состава слепней Себежского района, собранных нами в 2019 и 2020 гг., с данными А.Г. Весёлкина и Л.А. Костенко (1982) показало, что в 1980 г. в Себежском районе доминировали таёжно-неморальный вид *H. l. lundbecki* и неморальный – *Haematopota italica*. Вместе с тем, в период наших наблюдений здесь доминировали таёжно-неморальный вид *H. muehlfeldi* и неморальный – *Chrysops viduatus*, а *H. l. lundbecki* был субдоминирующим, *Haematopota italica* вообще отсутствовал. В 2019–2020 г., по сравнению с 1980 г., уменьшается степень обилия неморальных видов (индекс доминирования снижается с 28.13 до 18.30 %), лесостепных (с 9.21 до 4.63 %), таёжных (с 2.08 до 1.14 %), и, наоборот, возрастает обилие таёжно-неморальных видов (с 60.58 до 75.93 %).

4.1.4 Особенности региональной фауны

В фауне слепней Псковской области, так же, как и в целом на Северо-Западе России, преобладают неморальные (13 видов в Псковской области и 15 на Северо-Западе России в целом) и таёжно-неморальные (8 видов в Псковской области и 10 на Северо-Западе России в целом) виды. Доминирующими, практически на всей территории Северо-Запада России, в том числе и в Псковской области, являются таёжно-неморальный вид *Hybomitra bimaculata* и неморальный вид *Haematopota p. pluvialis*. Таёжно-неморальный вид *H. muehlfeldi* относится к доминирующим лишь на территории Псковской, Вологодской и Архангельской областей, субдоминирующим –

Новгородской области, Ненецкого А.О. и Республики Коми, малочисленным – Ленинградской области и Республики Карелии.

Необходимо заметить, что среди слепней есть лесостепной вид *Tabanus a. autumnalis*, который отмечен только на территории Псковской (собственные данные) и Новгородской областей (Фёдорова, 2001) и больше нигде на Северо-Западе России не обнаружен. Согласно литературным данным северная граница ареала этого вида проходит на широте г. Пскова (Олсуфьев, 1977).

Лесной монотаный вид *Hybomitra auripila* отмечен нами на Северо-Западе России только на территории Псковской области.

Анализ фауны слепней Псковской области (Агасой и др., 2020) и Новгородской (Фёдорова, 2001) показал, что видовое богатство слепней на территории Псковской области выше, чем в Новгородской (27 и 22 вида, $D_{mg}=3.09$ и $D_{mg}=2.57$, соответственно). Наибольшее количество видов в Псковской и Новгородской областях приходится на неморальные виды. При этом количество этих видов и степень их обилия в Псковской области больше, чем в Новгородской (12 и 8 видов, 37.65 и 23.59 %, соответственно). Вместе с тем, в Псковской области преобладают таёжно-неморальные виды (7 видов, степень обилия 52.77 %), а в Новгородской области – лесостепные виды (5 видов, степень обилия 67.69 %). Бóльшее богатство фауны слепней Псковской области по сравнению с Новгородской, по нашему мнению, связано с бóльшим разнообразием ландшафтов Псковской области, благоприятных для развития разных видов слепней по сравнению с Новгородской.

Сравнение модельных участков, расположенных в подзоне южной тайги, на территории Псковской (собственные данные) и Тюменской (Атнагулова, 2006) областей указывают на следующие отличия видового состава и степени обилия кровососущих слепней. В Псковской области по сравнению с Тюменской отмечено бóльшее видовое богатство (32 и 26 видов, соответственно). В обеих областях в количественном отношении преобладают слепни таёжно-неморальных видов. Кроме того, в Псковской области отмечена более высокая численность слепней неморальных видов, а в Тюменской – лесостепных. При этом в Псковской области к доминирующим принадлежат два вида – таёжно-неморальный (*Hybomitra bimaculata*) и неморальный (*Haematopota p. pluvialis*), а в Тюменской пять видов – один таёжный (*Hybomitra arpadí*), два таёжно-неморальных (*Hybomitra muehlfeldi*, *H. nitidifrons confiformis*), один лесостепной (*Hybomitra ciureai*) и один неморальный (*Tabanus bovinus*) вид. Доминирующие виды Псковской области относятся к субдоминирующим в Тюменской и, наоборот, доминирующие таёжно-неморальные виды Тюменской области принадлежат к субдоминирующим в Псковской. В сравниваемых областях к общим субдоминирующим видам относятся лесостепной вид *Haematopota subcylindrica* и таёжно-неморальный вид *Hybomitra l. lundbecki*. На наш взгляд, эти различия связаны с тем, что в районе модельного участка присутствует большее разнообразие мест для выплода различных видов слепней, в то время как сборы Атнагуловой (2006) проводились в биотопах рядом со старицей реки и вблизи небольшого постоянного частично заболоченного водоёма.

4.2 Ландшафтная приуроченность слепней Псковской области

Результаты исследования фаун слепней различных гидроландшафтов показали, что наибольшее видовое богатство характерно для низменно-болотного гидроландшафта (31 вид; $D_{mg}=3.18$), наименьшее – для равнинно-пойменно-междуречного (11 видов; $D_{mg}=1.61$) (Таблица 3).

Во всех исследованных гидроландшафтах два таёжно-неморальных вида (*Hybomitra bimaculata*, *H. muehlfeldi*) относятся к массовым, а один (*Hybomitra nitidifrons confiformis*) – к многочисленным. Кроме того, здесь с разной частотой встречаются семь видов слепней – два таёжных (*Hybomitra arpadí*, *H. tarandina*), один таёжно-неморальный (*H. l. lundbecki*), три неморальных (*Chrysops viduatus*, *H. d. distinguenda*, *Tabanus maculicornis*) и один лесостепной (*H. ciureai*). Только в низменно-болотном гидроландшафте отмечены таёжный вид *Chrysops nigripes*, неморальные виды *Tabanus cordiger* и *T. glaucopis*; в равнинно-междуречном – таёжный вид *Hybomitra nigricornis*, в низменно-болотном и равнинно-пойменно-междуречном – таёжный вид

Hybomitra lapponica; в низменно-болотном и низменно-болотно-речном – лесные виды *Atylotus f. fulvus* и *Tabanus m. miki*; в низменно-болотном, низменно-болотно-речном и возвышенно-холмисто-озерно-речном – неморальный вид *Haematopota italica*.

Наибольшая выравненность сообщества и равное обилие всех видов в сообществе отмечено в возвышенно-холмисто-озёрно-речном ($H'=2.21$, $d=0.25$, $E=0.77$), равнинно-междуречном ($H'=2.16$, $d=0.24$, $E=0.72$) и возвышенно-холмистом ($H'=1.92$, $d=0.28$, $E=0.73$), а слабая выравненность структуры сообщества и наличие в ней доминирующих видов – в равнинно-пойменно-междуречном ($H'=1.28$, $d=0.66$, $E=0.53$) и равнинно-болотно-междуречном ($H'=1.43$, $d=0.62$, $E=0.47$) гидроландшафтах (Таблица 3).

Таблица 3 – Значения индексов Маргалефа (Dmg), Шеннона (H'), Бергера-Паркера (d) и выравненности видов по обилию (E) для гидроландшафтов Псковской области

Гидроландшафты	Индекс			
	Dmg	H'	d	E
Низменно-болотный	3.18	2.36	0.28	0.68
Равнинно-болотно-междуречный	3.05	1.43	0.62	0.47
Низменно-болотно-речной	2.85	1.83	0.39	0.60
Равнинно-озерно-зандровый	2.76	1.77	0.50	0.57
Возвышенно-холмисто-озерно-речной	2.76	2.21	0.25	0.77
Равнинно-междуречный	2.66	2.16	0.24	0.72
Возвышенно-холмистый	2.26	1.92	0.28	0.73
Равнинно-пойменно-междуречный	1.61	1.28	0.66	0.53

Анализ фаунистического и биоценологического сходства гидроландшафтов показал, что наибольшее сходство наблюдается между низменно-болотно-речным и равнинно-озёрно-зандровым ($K_j=0.80$, $K=0.46$), а наименьшее – между низменно-болотным и равнинно-пойменно-междуречным ($K_j=0.35$, $K=0.01$), возвышенно-холмистым и низменно-болотным ($K_j=0.41$, $K=0.01$) гидроландшафтами (Таблица 4). Вместе с тем, расчёт коэффициента Вайнштейна показал, что несмотря на видовое сходство фауны слепней в различных гидроландшафтах, количество особей одного и того же вида в них существенно отличается, что позволяет сделать вывод о том, что выделенные нами гидроландшафты обладают условиями, благоприятными для развития определённых групп слепней.

Таблица 4 – Значение коэффициента фаунистической общности видового состава и биоценологического сходства слепней для гидроландшафтов Псковской области (левая нижняя часть – коэффициент Жаккара (K_j), правая верхняя часть – коэффициент Вайнштейна (K), * – значения достоверно различающиеся по индексу Шеннона)

Гидроландшафт	1	2	3	4	5	6	7	8
Низменно-болотный (1)		0.03*	0.10*	0.08*	0.02*	0.05*	0.01*	0.01*
Равнинно-болотно-междуречный (2)	0.68		0.20*	0.30*	0.19*	0.27*	0.14*	0.26
Низменно-болотно-речной (3)	0.74	0.69		0.46*	0.13*	0.16*	0.05	0.08*
Равнинно-озёрно-зандровый (4)	0.71	0.87	0.80		0.11*	0.23*	0.07*	0.10*
Возвышенно-холмисто-озёрно-речной (5)	0.58	0.70	0.78	0.74		0.22	0.19*	0.14*
Равнинно-междуречный (6)	0.65	0.71	0.59	0.75	0.65		0.10*	0.16*
Возвышенно-холмистый (7)	0.41	0.52	0.54	0.57	0.60	0.55		0.17*
Равнинно-пойменно-междуречный (8)	0.35	0.45	0.42	0.43	0.53	0.48	0.67	

4.3 Морфология имаго и преимагинальных фаз

Морфологию терминалий самцов слепней группы *Hybomitra bimaculata* изучали для видов *H. lurida*, *H. nitidifrons confiformis*, *H. bimaculata*, *H. muehlfeldi*, *H. d. distinguenda*, *H. l. lundbecki*, *H. ciureai*, *H. nigricornis* и *H. m. montana*. Особенности морфологии терминалий могут быть использованы как диагностические признаки, дополнительные к основным в определительных

ключках (Chvála et al., 1972; Олсуфьев, 1977; Виолович, 1968), где эти признаки отсутствуют. Такими признаками служат форма VIII стернита (Рисунок 3), церок (Рисунок 4) и выемки гипандрия, соотношения размерных параметров эпандрия, гипандрия и церок. Анализ отношений линейных размеров гипандрия, эпандрия и церок у исследованных видов выявил различия в их строении. Для проведения анализа использовали 55 тотальных препаратов, изготовленных из нашего материала, и 25 экз. самцов из фондовых коллекций Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН РАН). В результате была разработана определительная таблица для самцов слепней группы *Hybomitra bimaculata* (Agasoï, 2021b).

Описано строение головной капсулы и ротового аппарата 117 личинок, принадлежащих к 10 видам и 183 куколок, относящихся к 17 видам. Наибольшее количество изученных нами личинок принадлежат к видам группы *Hybomitra bimaculata* (7 видов), для личинок которой характерен ряд общих признаков. Так, мандибула на нижней стороне несёт от 7 до 11 зубчиков, часть из которых может быть редуцирована. Зубчики занимают 1/3, но чаще 1/5 длины мандибулы. Длина третьего членика антенны в 2–3.5 раза короче второго.

Вместе с тем, проведённые нами исследования показали, что особенности строения субментума (Рисунок 5) у личинок видов группы *Hybomitra bimaculata* различаются и могут быть использованы в качестве одного из дополнительных диагностических признаков (Агасой, 2022). На основании полученных нами и имеющихся литературных данных (Chvála, Ježek, 1969; Ježek, 1970, 1977, Иванищук, 1977; Лутта, Быкова, 1982; Андреева, 1990; Пестов, Долгин, 2013) была составлена определительная таблица для личинок этой группы, включающая в себя особенности строения субментума.

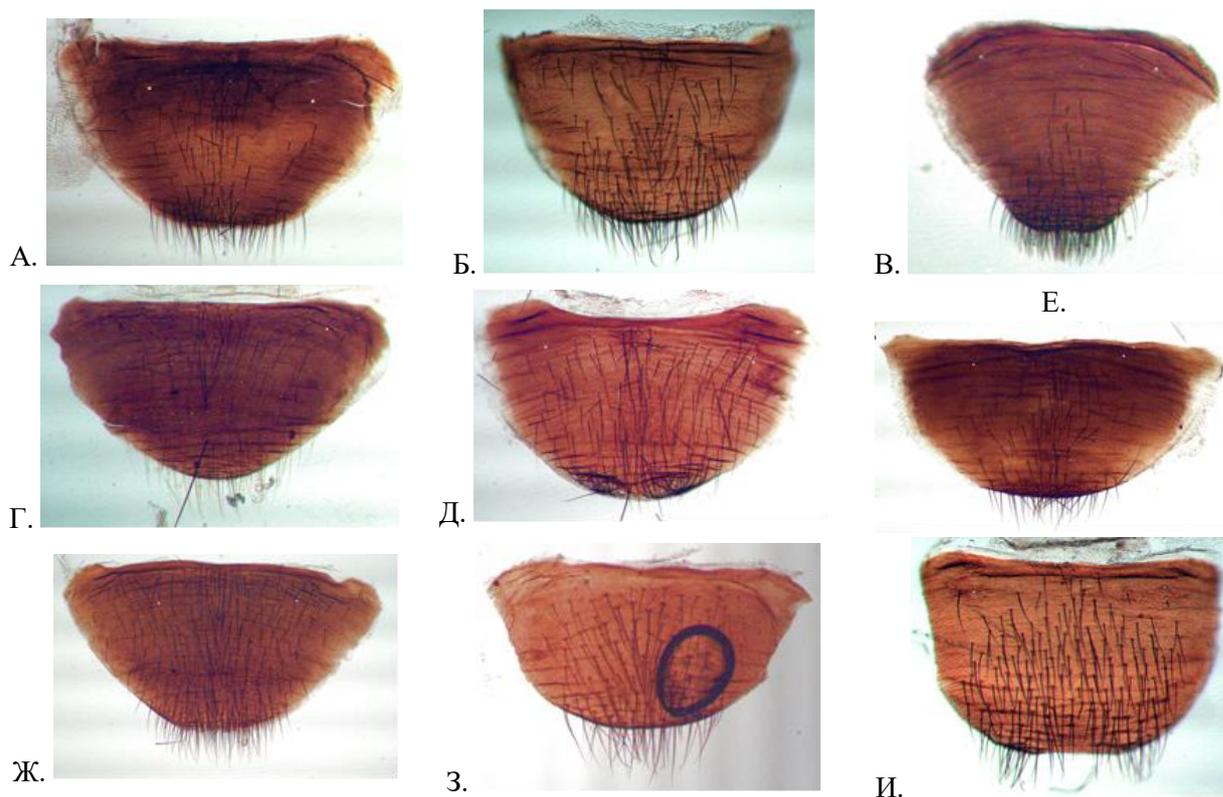


Рисунок 3 — VIII стернит терминалий самцов группы *Hybomitra bimaculata*. А – *Hybomitra lurida*, Б – *H. nitidifrons confiformis*, В – *H. bimaculata*, Г – *H. muehlfeldi*, Д – *H. d. distinguenda*, Е – *H. l. lundbecki*, Ж – *H. ciureai*, З – *H. nigricornis*, И – *H. m. montana*.

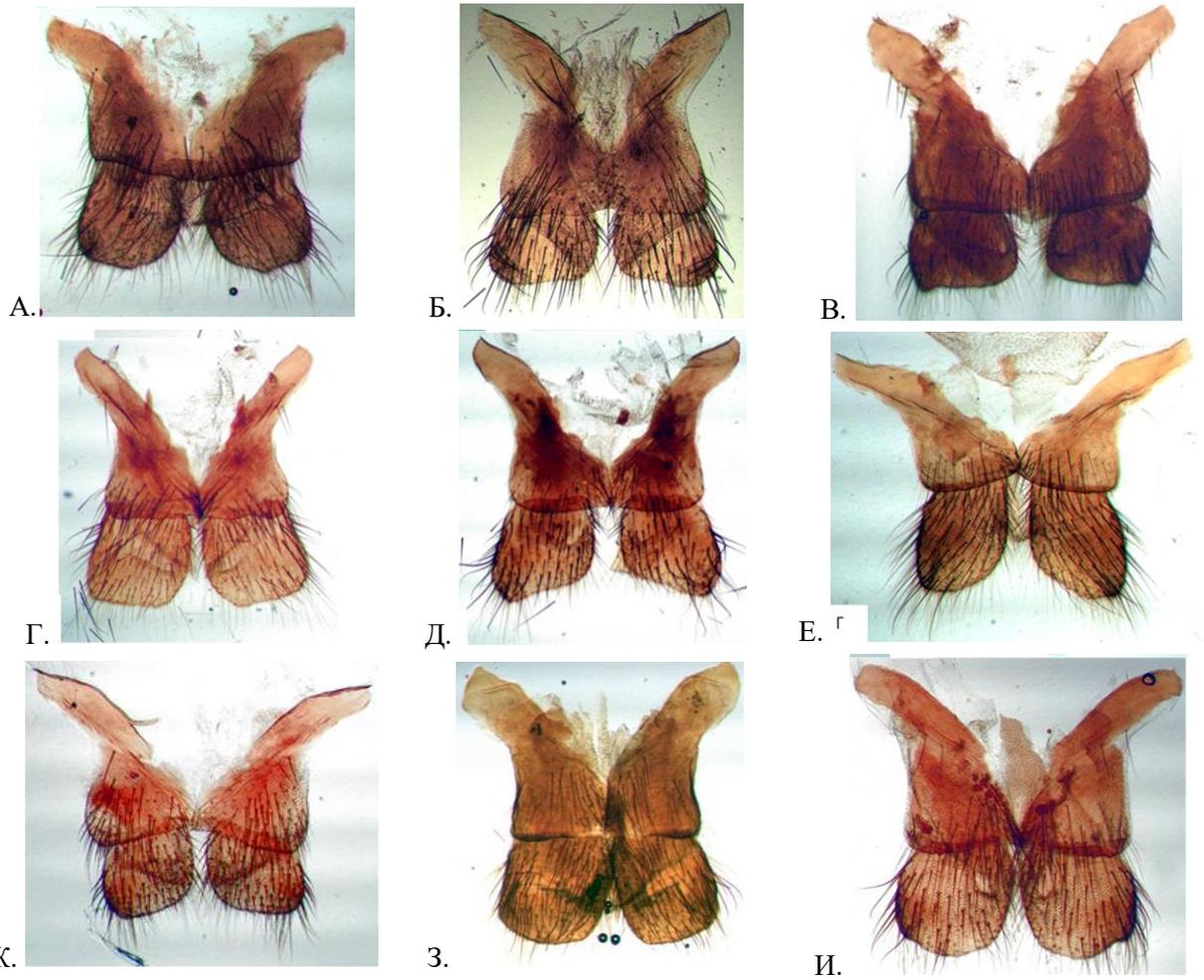


Рисунок 4 — Эпандрий и церки самцов группы *Hybomitra bimaculata*. А – *Hybomitra lurida*, Б – *H. nitidifrons confiformis*, В – *H. bimaculata*, Г – *H. d. distinguenda*, Д – *H. ciureai*, Е – *H. muehlfeldi*, Ж – *H. l. lundbecki*, З – *H. nigricornis*, И – *H. montana*.

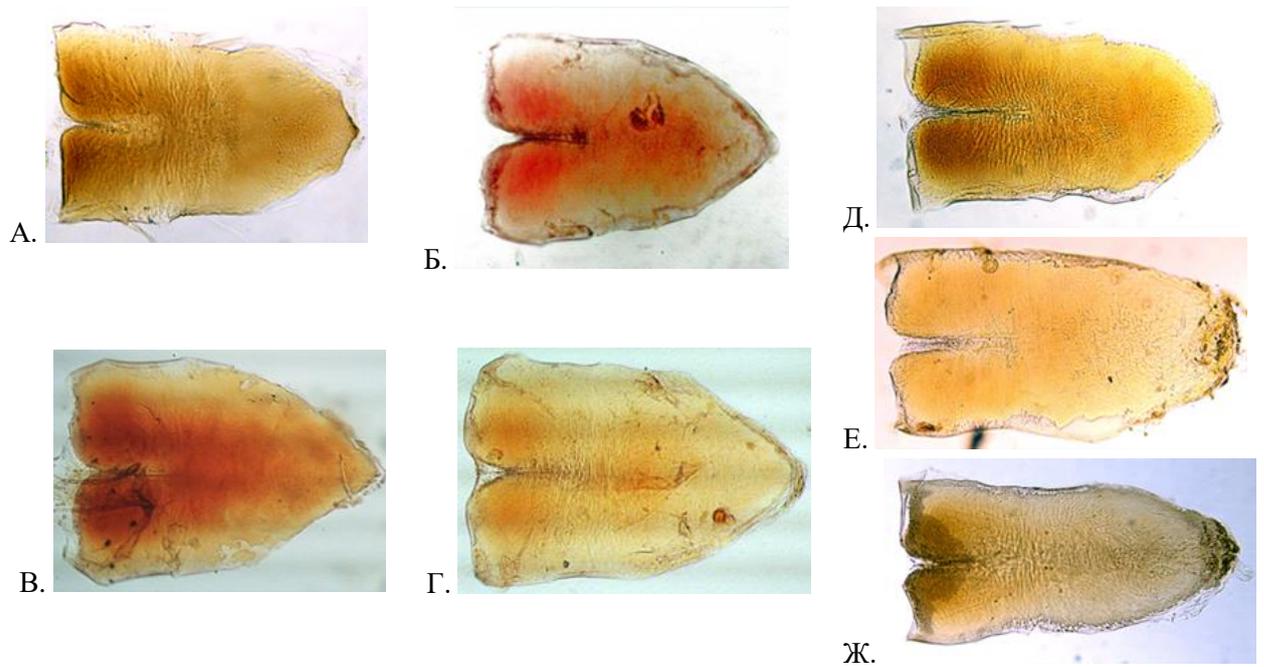


Рисунок 5 — Субментум личинок группы *Hybomitra bimaculata*. А – *Hybomitra bimaculata*, Б – *H. nitidifrons confiformis*, В – *H. lurida*, Г – *H. l. lundbecki*, Д – *H. ciureai*, Е – *H. d. distinguenda*, Ж – *H. muehlfeldi*.

4.4 Экология слепней Псковской области

4.4.1 Особенности лётной активности

Результаты наблюдений на модельном участке показали, что характер лёта слепней в разные годы различался. Наиболее раннее начало лёта приходилось на третью декаду мая, наиболее позднее – на вторую декаду июня. Самое раннее окончание лёта отмечено во второй декаде июля, наиболее позднее – во второй декаде августа. Общая продолжительность лёта слепней в разные годы наблюдений колебалась от 40 до 79 дней, при этом период массового лёта лежал в пределах 5–15 дней.

Сравнительный анализ полученных нами данных о характере лёта слепней на модельном участке с аналогичными литературными сведениями для Ленинградской и Новгородской областей (Весёлкин, 1985), г. Тобольска и Тобольского р-на Тюменской области (Атнагулова, 2008), входящих, как и наш модельный участок, в подзону южной тайги, позволил выявить некоторые особенности. Как правило, начало лёта во всех трёх регионах приходится на первую декаду июня, при среднесуточной температуре воздуха 16–24 °С или вторую декаду июня при температуре 22–26 °С. При этом если в начале летнего сезона погодные условия крайне неблагоприятны (май и июнь характеризуются низкими среднесуточными температурами воздуха, запоздалым таянием снега, частыми дождями, градом), то лёт слепней начинается во второй декаде июня при среднесуточной температуре воздуха 13 °С или даже в третьей декаде июня при температуре 18 °С, но в условиях обильных осадков (Весёлкин, 1985). И, наоборот, при ранней и тёплой весне первые слепни появляются уже в третьей декаде мая при среднесуточной температуре воздуха 17–21 °С (Псковская область, собственные данные).

Лёт слепней достигает максимума во вторую декаду июня при среднесуточной температуре 19–23 °С, в третью декаду июня – при 21–23 °С и во вторую декаду июля – при 23–25 °С (Весёлкин, 1985; Атнагулова, 2008; собственные данные). Максимум активности слепней может приходиться и на более ранний период, как это было отмечено нами для Псковской области в первой декаде июня 2019 г. при среднедневной температуре воздуха 28 °С. В этом году лёт слепней начался уже в третьей декаде мая, т.к. вторая половина мая была очень тёплой и сухой. В то же время, максимум лёта может приходиться на более поздний период, а именно на третью декаду июля, как это имело место в 2017 г. в Псковской области (собственные данные) и в 2008 г. в Тобольском р-не Тюменской области (Атнагулова, 2008). Указанные смещения интенсивности лёта связаны с тем, что предыдущие декады характеризовались либо понижением температуры (ночные показатели температуры 4.5–10.7 °С, собственные данные), либо сочетанием пониженной температуры с интенсивными осадками (собственные данные; Атнагулова, 2008).

Завершение лёта слепней в Новгородской и Тюменской областях приходится на первую или вторую декады августа при среднесуточной температуре воздуха 12–18 °С (Весёлкин, 1985; Атнагулова, 2008). В Псковской области, по нашим наблюдениям, окончание лёта происходит в тот же период, но при более высоких показателях среднесуточной температуры воздуха (16–20 °С). Следует заметить, что окончание лёта может приходиться и на более ранний период. Так, по нашим наблюдениям в 2020 г. в Псковской области окончание лёта слепней пришлось на вторую декаду июля. Причиной такого явления, на наш взгляд, послужили погодные условия. В этом году с конца июля (третья декада) и до середины августа отмечались ежедневные атмосферные осадки в виде дождей, сопровождающиеся понижением среднесуточной температуры до 13–17 °С и повышением среднесуточной относительной влажности воздуха до 75–90 %. Сочетание пониженной температуры и высокой влажности привело к прекращению лёта слепней.

Результаты наблюдений за суточной динамикой лёта слепней с первой декады июня по первую декаду августа 2012 г. на низинном лугу показали, что в целом лёт слепней начинается в 8–10 часов утра, достигает пика к 12–14 часам и заканчивается к 18–20 часам. Начало лёта слепней наблюдалось в утренние часы при температуре от 14 °С до 21 °С и относительной влажности воздуха от 55 % до 82 %. Окончание лёта слепней отмечалось в вечерние часы при температуре воздуха от 18 °С до 26 °С и относительной влажности воздуха от 43 % до 56 %. Расчёт коэффициента корреляции (Пирсона) показал, что связь между динамикой лёта и среднесуточной

температурой воздуха прямая ($r=0.33$, $p=0.025$), а между динамикой лёта и среднесуточной относительной влажностью воздуха обратная ($r=-0.43$, $p=0.041$).

4.4.2 Биотопическое распределение личинок

Максимальное число видов личинок (11) обнаружено на берегах стоячего эвтрофного водоёма в берёзовом травяном лесу и в понижениях микрорельефа на низинном лугу. При этом на берегах стоячего эвтрофного водоёма в берёзовом травяном лесу преобладали личинки *Hybomitra muehlfeldi*, *H. bimaculata*, *Tabanus maculicornis*, из которых на долю каждого вида приходилось более 10 % (от общего числа особей), и в меньшем количестве (5–10 %) встречались личинки *Hybomitra l. lundbecki* и *H. ciureai*. На низинном лугу доминировали личинки видов *Hybomitra bimaculata*, *H. d. distinguenda*, *H. l. lundbecki*, *H. muehlfeldi*, *H. ciureai*, и в небольшом количестве собраны личинки *Tabanus maculicornis*. Остальные шесть видов слепней отмечены в сборах как единичные, или их было менее 5 %. Для этих биотопов общими являются девять видов личинок слепней – *Chrysops viduatus*, *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. l. lundbecki*, *H. muehlfeldi*, *H. nitidifrons confiformis*, *Tabanus bromius*, *T. bovinus* и *T. maculicornis* (Агасой, 2020).

Некоторые виды личинок были приурочены к определённым биотопам. В частности, только на песчано-галечном берегу проточного озера отмечены личинки вида – *Chrysops relictus*, на низинном осоковом болоте – *Haematopota p. pluvialis*, на низинном гипновом болоте – *Tabanus a. autumnalis* и на берегах мелиоративной канавы суходольного луга – *Hybomitra arpadii*.

Среди собранных личинок можно выделить виды, которые встретились почти во всех исследованных биотопах. Так, личинки вида *Hybomitra bimaculata* и *H. muehlfeldi* отмечены в 11, а *H. ciureai* – в 10 биотопах. При этом личинки этих трёх видов совместно обнаружены в девяти исследованных биотопах (Агасой, 2020).

4.4.3 Биотопическое распределение имаго

Результаты анализа биотопического распределения слепней Псковской области и расчёты индекса Маргалефа показали, что наибольшее количество видов отмечается на низинных (29 видов; $Dmg=3.63$) и суходольных лугах (28 видов; $Dmg=3.19$), наименьшее – в сосновых долгомошных (9 видов; $Dmg=1.43$), берёзовых дубравнотравяных (10 видов; $Dmg=1.75$) и еловых долгомошных лесах (13 видов; $Dmg=1.91$) (Таблица 5).

Таблица 5 – Значения индексов Маргалефа (Dmg), Шеннона (H'), Бергера-Паркера (d) и выравненности видов по обилию (E) имаго слепней для биотопов Псковской области

Биотоп	Индекс			
	Dmg	H'	d	E
Берег проточного эвтрофного озера	3.05	2.08	0.39	0.66
Низинный берег реки	3.04	2.30	0.35	0.76
Низинный луг	3.63	2.38	0.32	0.71
Суходольный луг	3.19	2.15	0.37	0.65
Берёзовый травяной лес	3.03	2.17	0.37	0.67
Берёзовый дубравнотравяной лес	1.75	2.08	0.31	0.90
Сосновый долгомошный лес	1.43	2.02	0.23	0.92
Еловый долгомошный лес	1.91	1.41	0.42	0.55
Низинное травяное болото	2.77	1.63	0.50	0.54

Во всех изученных биотопах, кроме еловых долгомошных лесов и низинных лугов, доминирует таёжно-неморальный вид *Hybomitra muehlfeldi*. Таёжно-неморальный вид *Hybomitra bimaculata* оказался массовым во всех исследованных биотопах, за исключением берёзовых дубравнотравяных лесов, где он является многочисленным, и отсутствует в еловых долгомошных лесах. Во всех изученных биотопах неморальный вид *Chrysops viduatus* отмечен как многочисленный, за исключением еловых долгомошных лесов, где этот вид малочислен. Аналогично, лесостепной вид *Hybomitra ciureai* отмечен как многочисленный, кроме низинных

берегов рек, низинных лугов, берёзовых травяных и еловых долгомошных лесов. Неморальный вид *Tabanus maculicornis* не зарегистрирован в берёзовых травяных лесах и низинных травяных болотах, но встречается как доминирующий на низинных лугах и в лиственных лесах, малочисленный в низинных травяных болотах, а в остальных биотопах относится к многочисленным видам.

Некоторые виды слепней в разных биотопах характеризуются почти одинаковой частотой встречаемости. Так таёжно-неморальный вид *Hybomitra nitidifrons confiformis* обнаружен во всех исследованных биотопах, кроме еловых долгомошных и берёзовых дубравнотравяных лесов, в шести биотопах принадлежит к многочисленному виду. Редко встречающийся вид *Chrysops divaricatus* отмечен во всех биотопах, кроме берёзовых дубравнотравяных и сосновых долгомошных лесов.

Редко встречающийся неморальный вид *Tabanus glaucopsis* зарегистрирован только в берёзовых травяных лесах, а лесостепной вид *Atylotus rusticus* лишь на низинных лугах.

Наиболее выравненное в количественном отношении сообщество слепней характерно для низинных лугов ($H'=2.38$, $d=0.32$, $E=0.71$) и низинных берегов рек ($H'=2.30$, $d=0.35$, $E=0.76$), а наибольшая выравненность видов по их обилию и отсутствие чётко доминирующих видов – для сосновых долгомошных лесов ($H'=2.02$, $d=0.23$, $E=0.92$) и берёзовых дубравнотравяных лесов ($H'=2.08$, $d=0.31$, $E=0.90$). Слабая выравненность структуры сообщества и наличие в ней чётко доминирующих видов отмечена для еловых долгомошных лесов ($H'=1.41$, $d=0.42$, $E=0.55$) и низинных травяных болот ($H'=1.63$, $d=0.50$, $E=0.54$) (Таблица 5).

Анализ фаунистического и биоценологического сходства фауны слепней для различных биотопов показал, что наибольшее сходство отмечается между берёзовыми травяными лесами и низинным лугом ($K_j=0.75$, $K=0.42$), наименьшее – между еловыми и сосновыми долгомошными лесами ($K_j=0.16$, $K=0.003$). Помимо этого, максимальное видовое сходство отмечено между суходольными и низинными лугами ($K_j=0.83$), низинным берегом реки и берёзовыми травяными лесами ($K_j=0.77$), а минимальное между низинным лугом и берёзовыми дубравнотравяными лесами ($K_j=0.30$). Также максимальное биоценологическое сходство отмечается между берегами проточных эвтрофных озёр и низинными травяными болотами ($K=0.45$), расположенными вдоль автомагистралей, берегами проточных эвтрофных озёр и низинными лугами ($K=0.41$), берёзовыми травяными лесами и берегами проточных эвтрофных озёр ($K=0.40$), а минимальное между еловыми долгомошными лесами и низинными травяными болотами ($K=0.01$) (Таблица 6).

Таблица 6 – Значение коэффициента фаунистической общности видового состава и биоценологического сходства слепней для биотопов Псковской области (левая нижняя часть – коэффициент Жаккара (K_j), правая верхняя часть – коэффициент Вайнштейна (K), * – значения достоверно различающиеся по индексу Шеннона)

Биотоп	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Берег проточного эвтрофного озера (1)		0.21*	0.41*	0.28*	0.40*	0.04	0.05	0.05*	0.45*
Низинный берег реки (2)	0.71		0.2	0.09*	0.19*	0.06*	0.12*	0.02*	0.25*
Низинный луг (3)	0.63	0.67		0.33*	0.42*	0.02*	0.03*	0.06*	0.35*
Суходольный луг (4)	0.71	0.63	0.83		0.34	0.01	0.02*	0.05*	0.19*
Берёзовый травяной лес (5)	0.73	0.77	0.75	0.77		0.02	0.03*	0.04*	0.31*
Берёзовый дубравнотравяной лес (6)	0.36	0.41	0.3	0.35	0.4		0.07	0.09*	0.02*
Сосновый долгомошный лес (7)	0.45	0.43	0.31	0.32	0.36	0.36		0.003*	0.07*
Еловый долгомошный лес (8)	0.32	0.36	0.35	0.41	0.41	0.53	0.16		0.01*
Низинное травяное болото (9)	0.69	0.68	0.61	0.27	0.70	0.35	0.43	0.31	

Заключение

В ходе исследования подробно изучено современное состояние фауны кровососущих слепней Псковской области, которая включает 34 вида из шести родов. Обнаружен европейский монотаный вид, ранее не отмеченный на территории области (*Hybomitra auripila*). Его появление может быть обусловлено наличием на западных приграничных территориях подходящих температурных и специальных условий для обитания и развития этого вида.

Анализ особенностей климатических условий, рельефа, грунтов, почв, растительного покрова, источников водного питания и естественного дренажа в совокупности с данными по биотопической приуроченности преимагинальных фаз слепней позволил выделить на территории Псковской области 12 типов ландшафтов и 8 типов гидроландшафтов. Установлено, что на территории гидроландшафтов встречаются общие виды, количественные характеристики которых могут значительно отличаться. Это позволяет выделить типы гидроландшафтов, наиболее благоприятных для развития определённых видов слепней.

Разработана и предложена методика приготовления тотальных препаратов терминалий слепней и элементов головной капсулы их личинок. Изготовлены тотальные препараты терминалий семи видов самцов слепней, из которых 10 препаратов и экземпляров имаго переданы в фондовые коллекции ЗИН РАН. Сделаны фотографии тотальных препаратов. Выполнены подробное описание структур терминалий и анализ отношений линейных размеров гипандрия, эпандрия и церок, который позволил выявить статистически достоверные различия в их строении. На основе полученных результатов составлена иллюстрированная определительная таблица по терминалиям самцов слепней группы *Hybomitra bimaculata*.

Подробно описаны и проиллюстрированы элементы головной капсулы и ротового аппарата личинок 10 видов и экзувии 17 видов слепней. Данные иллюстрации и описания позволят проверять правильность определений видовой принадлежности личинок и куколок слепней при выполнении фаунистических и биологических исследований. При проведении видовой диагностики личинок в качестве дополнительного признака предлагается использовать особенности строения субментума, а для куколок – особенности строения брюшного дыхальца.

Проведён детальный анализ сезонной и суточной динамики лёта слепней Псковской области на модельном участке. Отмечены закономерности их лёта, характерные для разных видов слепней. Произведено сравнение особенностей лёта слепней между различными частями Псковской области, а также между Псковской областью и другими регионами России.

Выводы

1. Фауна кровососущих слепней Псковской области включает 34 вида из 6 родов. Среди них преобладают таёжно-неморальные и неморальные (56.21 % и 29.13% от общего числа особей), в меньшем количестве встречаются лесостепные (12.56 %) и таёжные виды (2.06 %). На западных приграничных территориях области впервые зарегистрированы имаго *Hybomitra auripila* с западнопалеарктическим монотаным типом ареала.

2. За период с 1980 по 2020 г. на территории Себежского района Псковской области отмечено снижение обилия таёжных, неморальных и лесостепных видов слепней и повышение обилия таёжно-неморальных видов. Указанные изменения связаны с увеличением площади смешанных и мелколиственных лесов на местах бывших вырубок и сельскохозяйственных угодий и резким сокращением поголовья сельскохозяйственных животных, выступающих прокормителями для слепней.

3. Особенности строения терминалий самцов группы *Hybomitra bimaculata* (9 видов) могут быть использованы как дополнительный признак при диагностике видов. С учётом этих особенностей предложена оригинальная определительная таблица.

4. Особенности строения субментума могут быть использованы в качестве одного из дополнительных признаков для видовой диагностики личинок слепней группы *Hybomitra bimaculata* (7 видов). С учётом этих особенностей предложена оригинальная определительная таблица.

5. Максимальное видовое богатство слепней на личиночной стадии отмечено на берегах заросших мелиоративных канав суходольных лугов и на берегах непроточных эвтрофных и мезотрофных водоёмов (пруд, озеро и др.), т.е. на открытых и хорошо увлажнённых участках, а наименьшее – на берегах рек с медленным течением, характерных для лесных массивов территорий Псковской области. Наибольшее видовое богатство слепней на имагинальной стадии отмечается на суходольных и низинных лугах и по берегам озёр, наименьшее – в еловых и сосновых долгомошных и берёзовых дубравнотравяных лесах.

6. По совокупности ландшафтно-гидрографических и климатических особенностей на территории Псковской области выделено восемь гидроландшафтов. Наибольшее видовое богатство слепней отмечается в низменно-болотном (32 вида), равнинно-болотно-междуречном (21 вид) и низменно-болотно-речном (22 вида) гидроландшафтах, а наименьшее – в равнинно-пойменно-междуречном (11 видов) и возвышенно-холмистом (14 видов) гидроландшафтах. Установлено, что на территории гидроландшафтов встречаются общие виды, количественные характеристики которых могут значительно отличаться. Это связано с тем, что каждый из выделенных гидроландшафтов характеризуется наиболее благоприятными условиями и наличием типичных биотопов для развития определённых видов слепней.

7. В ходе многолетних исследований на модельном участке установлены сроки массового лёта слепней, которые приходятся на вторую и третью декады июня и на третью декаду июля. Максимум интенсивности лёта отмечен при температуре воздуха 19–24 °С и относительной влажности 34–56 %. При отклонении этих параметров в любую сторону интенсивность лёта слепней снижается вплоть до полного прекращения. Суточная динамика лёта характеризуется тем, что в июне и июле он длится 8–12 часов, а в августе укорачивается до 4 часов. Общая продолжительность лёта слепней составляет 40–79 дней, период массового лёта – 5–15 дней.

Список публикаций по теме диссертации

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК:

Agasoi, V.V. Seasonal dynamics of activity of horseflies (Diptera, Tabanidae) in Pskov province / V.V. Agasoi, V.V. Prokofiev, S.G. Medvedev // *Entomological Review*. – 2020. – Vol. 100, № 9. – P. 1205–1217.

Agasoi, V.V. Biological features of horseflies (Diptera, Tabanidae) and landscape zoning of Pskov province / V.V. Agasoi, V.V. Prokofiev, S.G. Medvedev // *Entomological Review*. – 2021. – Vol. 101, № 2. – P. 209–223.

Agasoi, V.V. A Modified technique to study the genital apparatus structure of horseflies (Diptera, Tabanidae) / V.V. Agasoi // *Entomological Review*. – 2021a. – Vol. 101, № 3. – P. 303–307.

Agasoi, V.V. Morphological features of pregenital and genital segments of male horseflies (Diptera, Tabanidae) of the *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq. group / V.V. Agasoi // *Entomological Review*. – 2021b. – Vol. 101, № 9. – P. 1244–1257.

Agasoi, V.V. Contribution to larval morphology of horseflies (Diptera, Tabanidae) of the group *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq. from Northwestern Russia / V.V. Agasoi and V.V. Prokofiev // *Entomological Review*. – 2022. – Vol. 102, № 2. – P. 182–198.

Публикации в прочих журналах, трудах, сборниках и материалах конференций:

Агасой, В.В. Особенности фауны слепней (Tabanidae) Струго-Красненского района Псковской области / В.В. Агасой // *Экологические, экономические и социально-культурные предпосылки трансграничного сотрудничества в Балтийском регионе. Материалы международной научно-практической конференции*. Псков: Изд. Псков ГУ, ООО «ЛОГОС Плюс», 2012а. – С. 135–138.

Агасой, В.В. Особенности фауны слепней (Tabanidae) Псковской области / В.В. Агасой // *Животные: экология, биология и охрана: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием*. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2012б. – С. 6–8.

Агасой, В.В. Фауна и фенология слепней (Tabanidae) севера Псковской области / В.В. Агасой // Биоразнообразие наземных и водных животных. Зооресурсы.: III Всероссийская научная Интернет-конференция с международным участием. Казань: ИП Синяев Д.Н., 2015. – С. 5–7.

Агасой, В.В. К июньской фауне слепней (Diptera, Tabanidae) Псковского района Псковской области / В.В. Агасой // Вестник Псковского государственного университета. Серия «Естественные и физико-математические науки». – 2018а. – Выпуск 13. – С. 3–4.

Агасой, В.В. К фауне слепней (Diptera, Tabanidae) Новоржевского района Псковской области / В.В. Агасой // Современная паразитология – основные тренды и вызовы. Материалы VI съезда паразитологического общества, Санкт-Петербург: изд-во «Лема», 2018б. – С. 10.

Агасой, В.В. Биотопическое распределение слепней (Diptera, Tabanidae) Новоржевского района Псковской области / В.В. Агасой, Т.В. Байкова // Вестник Псковского государственного университета. Серия «Естественные и физико-математические науки». – 2018. – Выпуск 13. – С. 5–7.

Агасой, В.В. Первые данные по июньской фауне слепней (Diptera, Tabanidae) Ремдовского заказника / В.В. Агасой // Вестник Псковского государственного университета. Серия «Естественные и физико-математические науки». – 2019а. – Выпуск 13 – С. 3–8.

Агасой, В.В. Особенности фауны и биотопического распределения слепней (Diptera, Tabanidae) Псковской области, как потенциальных переносчиков туляремии / В.В. Агасой // Материалы III международного паразитологического симпозиума: Современные проблемы общей и частной паразитологии. СПб.: Издательство ФГБОУ ВО СПбГАВМ, 2019б. – С. 17–21.

Агасой, В.В. К фауне слепней (Diptera, Tabanidae) Пушкинского музея-заповедника (Псковская область) / В.В. Агасой // Вестник Псковского государственного университета. Серия «Естественные и физико-математические науки». – 2019в. – Выпуск 15 – С. 3–7.

Агасой, В.В. Особенности ландшафтного распространения слепней (Diptera, Tabanidae) Псковской области / В.В. Агасой, В.В. Прокофьев, С.Г. Медведев // Материалы III международного паразитологического симпозиума: Современные проблемы общей и частной паразитологии. СПб.: Изд-во ФГБОУ ВО СПбГАВМ, 2019. – С. 14–17.

Агасой, В.В. Биотопическое распределение личинок слепней (Diptera, Tabanidae). Опыт исследования на примере Псковской области, Россия / В.В. Агасой // XI Всероссийский диптерологический симпозиум (с международным участием), Воронеж, 24–29 августа 2020 г.: сборник материалов / отв. ред.: О.Г. Овчинникова, И.В. Шамшев – Санкт-Петербург: Русское энтомологическое общество: ООО “Издательство “ЛЕМА”, 2020. – С. 13–17.

Агасой, В.В. К морфологии личинок слепней (Diptera: Tabanidae) группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* (Macquart) Северо-Запада России / В.В. Агасой // XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22–26 августа 2022 г. Тезисы докладов. М.: Т-во научных изданий КМК, 2022. – С. 47.

Агасой, В.В. Находка *Diglochis* sp. (Pteromalidae, Hymenoptera) в личинке и куколке *Hybomitra muehlfeldi* (Diptera, Tabanidae) / В.В. Агасой // Материалы IV Международного паразитологического симпозиума «Современные проблемы общей и частной паразитологии». СПб.: Изд-во СПбГУВМ, 2022. – С. 7–8.

Агасой, В.В. Сезонная динамика активности лёта слепней (Diptera, Tabanidae) Псковской области / В.В. Агасой, В.В. Прокофьев // Материалы IV Международного паразитологического симпозиума «Современные проблемы общей и частной паразитологии». СПб.: Изд-во СПбГУВМ, 2022. – С. 9–12.