

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
ПСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

Агасой Вера Владимировна

СЛЕПНИ (DIPTERA, TABANIDAE) ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

1.5.14. Энтомология (биологические науки)

Диссертация
на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Прокофьев Владимир Викторович

Псков – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1 Обзор литературных данных	11
1.1 Систематика слепней	11
1.2 Методы изучения слепней.....	12
1.3 Морфология слепней	14
1.3.1 Преимагинальные фазы	14
1.3.2 Имаго	19
1.4 Биология слепней	23
1.4.1 Преимагинальные фазы	23
1.4.2 Имаго	27
1.4.3 Годичные циклы.....	30
1.4.4 Суточная активность имаго.....	30
1.5 Медицинское и хозяйственное значение слепней	32
Глава 2 Физико-географическая характеристика Псковской области	35
2.1 Физико-географические особенности	35
2.2 Гидроландшафты	37
Глава 3 Материалы и методы.....	45
3.1 Объём материала	45
3.2 Пункты сборов и биотопы.....	46
3.3 Методы сбора и определения.....	54
3.4 Методы изучения морфологических признаков	60
3.5 Математическая обработка данных.....	63
Глава 4 Результаты и их обсуждение	69
4.1 Фауна слепней Псковской области	69
4.1.1 Видовой состав	69
4.1.2 Типы ареалов	72
4.1.3 Численность.....	74

4.1.4 Особенности региональной фауны.....	85
4.2 Ландшафтная приуроченность слепней Псковской области	89
4.3 Морфология имаго и преимагинальных фаз	95
4.3.1 Морфология терминалий самцов группы <i>Hybomitra bimaculata</i> с определительной таблицей видов	95
4.3.2 Особенности строения личинок и куколок слепней	104
4.3.3 Определительная таблица личинок слепней группы <i>Hybomitra bimaculata</i>	130
4.4 Экология слепней Псковской области	132
4.4.1 Особенности лётной активности	132
4.4.2 Биотопическое распределение личинок.....	141
4.4.3 Биотопическое распределение имаго	144
Заключение.....	151
Выводы.....	152
Список литературы	154
Список публикаций по теме диссертации.....	174
Приложение 1 Климатические и ландшафтно-гидрологические особенности Псковской области.....	177
Приложение 2 Особенности фауны слепней Псковской области.....	192
Приложение 3 Терминалии самцов слепней группы <i>Hybomitra bimaculata</i>.....	213
Приложение 4 Личинки и куколки слепней.....	226
Приложение 5 Экология слепней Псковской области.....	265

Введение

Актуальность и степень разработанности темы исследования. Актуальность темы исследования определяется необходимостью изучения видового состава, мониторинга численности, особенностей жизнедеятельности, развития различных фаз жизненного цикла и экологии слепней (*Tabanidae*, *Diptera*), являющихся компонентом «комплекса гнуса». В состав этого комплекса входят двукрылые насекомые, фауна которых на территории Северо-Запада России насчитывает около 219 видов кровососущих комаров (*Culicidae*), мокрецов (*Ceratopogonidae*), мошек (*Simuliidae*) и слепней (*Tabanidae*). В частности, фауна слепней этого обширного региона включает 44 вида из 7 родов (Медведев и др., 2007). На территории же Псковской области, по нашим данным, она представлена 34 видами из 6 родов (Agasoï et al., 2020).

Практическое значение слепней определяется их вредом здоровью человека и негативным влиянием на хозяйственную деятельность человека. Формирование мелколиственных массивов на местах вырубки лесов, заброшенных сельхозугодий, осушённых болот и бросовых земель на перифериях городов нарушает естественный дренаж. Это приводит к избыточному увлажнению обширных территорий, что способствует распространению видов насекомых «комплекса гнуса». Мелколиственные осино-ольхо-березовые леса с ивняковыми и ольшанниковыми кустарниками становятся местом обитания диких животных и птиц, являющихся прокормителями слепней. Возрастающее антропогенное воздействие на среду обитания табанид 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).

Нападение слепней отрицательно сказывается на весе и молочной продуктивности сельскохозяйственных животных, а 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).

Медицинское значение слепней определяется их способностью переносить возбудителей ряда опасных для человека инфекций. Так, самки слепней в процессе кровососания могут получать, а затем сохранять и передавать контаминантным путём возбудителя туляремии теплокровному прокормителю (Олсуфьев, 1977; Лутта, 1970; Лутта, Быкова, 1982; Tärnvik, 2007; Безсмертный и др., 2008; Демидова, 2016; Кудрявцева, Мокриевич, 2021). На территории

Северо-Запада России, в том числе и в Псковской области, среди заболеваний, потенциально переносимых слепнями, до сих пор регистрировали лишь туляремию (Кудрявцева и др., 2016, 2017, 2018, 2019).

Кроме того, в ряде регионов России слепни отмечались как переносчики возбудителя сибирской язвы (Олсуфьев, Лелеп, 1935; Колонин, 1968; Олсуфьев, 1977; Тарасов, 1996). Также слепни известны как переносчики трипаносом диких и домашних копытных животных (Лутта, 1970; Böse, 1987; Dirie, 1990; Böhm, 2007; Ganyukova, 2018; Kostygov et al., 2022).

Таким образом, комплексное исследование особенностей фауны кровососущих насекомых и, в частности, такой группы как слепни в различных ландшафтных зонах и стациях, в том числе и на Северо-Западе России, необходимо для оценки и мониторинга медико-биологического потенциала территорий, входящих в его состав.

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 (1977) приводится описание уже 36 видов слепней, принадлежащих к 6 родам, распространённых на территории Псковской области.

В период с 1983 по 1993 гг. сотрудниками лаборатории паразитологии Зоологического института РАН на юге Псковской области, в Себежском районе (д. Аннинское) проводились комплексные мониторинговые исследования по фауне, численности, частоте нападения на прокормителя и поведению слепней (Балашов и др., 1985; Весёлкин, 1985а, б; Веселкин, Костенко, 1982; Иванов, 1994, 1998, 1999, 2003; Константинов, 1987, 1992, 1993а, 1993б, 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, Константинов, Медведев, 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 гг. 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 гг. 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 гг., сотрудниками кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ и ФГУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в г. Санкт-Петербург» была изучена фауна 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). Проведённые исследования позволили выявить в Природном заповеднике «Полистовский» 29 видов слепней из 6 родов.

Таким образом, исследования слепней Псковской области в целом носят фрагментарный характер и посвящены, главным образом, фауне табанид в отдельных районах области, в то время как вопросы биотопического распределения имаго и личинок на территории региона, их ландшафтной приуроченности, биологии и экологии до сих пор остаются 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 гг. 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 Cytoseal™ 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 использующимися в литературе признаками (Лутта, Быкова, 1970; Ježek, 1977a, b, c; 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 их головной капсулы и ротового аппарата, для которых в литературе имеется лишь по одному неполному описанию (Ježek, 1977a; Быкова, 1992).

Теоретическая и практическая значимость работы. На основе данных мониторинговых 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 определительная таблица терминалий самцов слепней группы *Hybomitra bimaculata*. 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 местах 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 для чтения лекций, проведения 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 *Hybomitra 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 гг. 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 (С.-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.).

Материалы работы изложены в 16 статьях, 5 из которых опубликованы в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

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.

Отдельную благодарность хотелось бы выразить заведующему лабораторией паразитических членистоногих ЗИН РАН Сергею Глебовичу Медведеву за многочисленные 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.

Глава 1 Обзор литературных данных

1.1 Систематика слепней

Сем. *Tabanidae* входит в состав отряда *Diptera* и принадлежит к подотряду прямошовных короткоусых двукрылых (*Brachycera-Orthorhapha*). Ряд авторов (Stone et. al., 1965; Delfinado, Hardy, 1977; Кривошеина, 1979, 1982) рассматривает *Brachycera-Orthorhapha* в качестве самостоятельного подотряда, в то время как другие (Родендорф, 1977) объединяют их в рамках одного инфраотряда *Asilomorpha*. Последний содержит 5 надсемейств, в том числе и *Tabanidea* (+*Stratiomyoidea*), включающее в себя 11 семейств: *Rhagionidae*, *Coenomyiidae*, *Xylophagidae*, *Glutopidae*, *Xylomyiidae*, *Stratiomyidae*, *Chiromyzidae*, *Rachiceridae*, *Acanthomeridae*, *Tabanidae* и *Pelecorhynchidae*.

Взгляды иных авторов на родственные связи и положение слепней в системе надсемейства *Tabanidea* противоречивы, что обусловлено различным подходом к оценке значимости признаков имаго и личинок. Так, В. Хенниг (Hennig, 1967) и Г.К. Стейскал (Steyskal, 1974) рассматривали в составе надсемейства *Tabanidea* лишь три семейства – *Rhagionidae*, *Pelecorhynchidae* и *Tabanidae*. А. Нагатоми (Nagatomi, 1977) помимо перечисленных семейств, добавил сюда *Athericidae*. Б.П. Штукенберг (Stuckenberg, 1973), а также У. Хэкман и Р. Вайсанен (Hackman, Vaisanen, 1985) в *Tabanidea* включали лишь *Tabanidae* и *Athericidae*. Н.П. Кривошеина (1989), помимо двух последних семейств, предложила включить сюда ещё и семейство *Glutopidae*.

Статус самостоятельного семейства *Tabanidae* получили в 1817 году (Leach, 1817, цит. по: Олсуфьев, 1977). В дальнейшем Г. Лёв (Loew, 1860), учитывая наличие или отсутствие шпор на задних голених, поделил семейство на два подсемейства: *Pangoniinae* и *Tabaninae*. Г. Эндерлейн (Enderlein, 1925) увеличил число подсемейств до 10 и ввёл деление на 19 триб. Дж. Беккерт (Bequaert, 1930) значительно упростил надродовую таксономию слепней, представив три трибы в подсемействе *Pangoniinae* и две трибы в подсемействе *Tabanidae*. Надродовой таксономией занимался также С. Филипп (Philip, 1947). Однако фундаментальную ревизию крупных таксонов *Tabanidae* провёл И. Маккеррас (Mackerras, 1954). Изучив особенности строения гениталий и других морфологических структур, он рассматривал слепней в составе 4 подсемейств и 9 триб. Позднее он упразднил подсемейство *Scepsidinae*, понизив его до ранга трибы. Т.С. Диасом (1958, 1962, цит. по: Олсуфьев, 1977) в составе трибы *Scepsidinii* выделил ещё одну трибу, включающую два монотипичных рода.

Огромный вклад в изучение слепней внёс Н.Г. Олсуфьев (1937, 1952, 1967, 1970, 1972, 1977). Наиболее полная сводка по фауне и экологии слепней СССР и России представлена им в монографии (Олсуфьев, 1977). В соответствии с представленной в ней классификацией, семейство *Tabanidae* включает три подсемейства, 12 триб, 117 родов и 2992 вида.

Фауна слепней Северо-Запада России включает 44 вида, принадлежащих к 7 родам и 2 подсемействам (Медведев и др., 2007). Среди представителей семейства Tabanidae, встречающихся на территории Северо-Запада России, в двух подродах выделяют ещё и группы видов. Так подрод *Hybomitra* включает группы видов *astur* Erichs. (3 вида), *bimaculata* Macq. (9), *kaurii* Chv. et Lyn. (5) и *tarandina* (1), подрод *Tabanus* – группы *bromius* L. (3), *bovinus* L. (2), *autumnalis* L. (1), *cordiger* L. (1) и *bifarius* Lw. (1).

В настоящей работе мы используем принципы классификации слепней, предложенной Н.Г. Олсуфьевым (1977).

1.2 Методы изучения слепней

Методы изучения слепней, в целом, совпадают с таковыми для изучения других представителей отряда Diptera. Эти методы подробно описаны в большом количестве работ, посвящённых изучению насекомых (Штакельберг, 1969; Oldroyd, 1970; Martin, 1977; Schauff, 2002; Нарчук, 2003; Stubbs, 2003; Chandler, 2010; Голуб и др., 2012; Brown, 2021; и мн. др.). Специальные методы изучения слепней описаны в работах авторов изучавших эту группу (Thompson, 1969; Шевченко, 1961; Лутта, 1970; Скуфьин, 1973; Олсуфьев, 1977; Соболева, 1977; Лутта, Быкова, 1982; Халин и др., 2021 и мн. др.).

Для сбора имаго слепней используют энтомологические сачки, ловчие пологи (Мончадский, Радзивиловская, 1939, 1948; Лутта, 1970), чучелообразные ловушки (Скуфьин, 1951; Атнагулова, 2008), ловушки типа «Манитоба» (Thorsteinson et al., 1965; Скуфьин, 1973; Весёлкин, Константинов, 1982; Весёлкин, 1985а; Павлов, Павлова, 1986, 2003), бескаркасные портативные ловушки (Шевченко, 1956), «лужи смерти» (Порчинский, 1915), сбор насекомых с прокормителя, с автомобиля и с окон помещений (Скуфьин, 1973). Самок слепней собирают с помощью ловушек и энтомологическим сачком с прокормителя, самцов – «луж смерти» и методом кошения у поверхности луж, небольших водоёмов, по траве и кустарнику.

Сбор кладок яиц проводят летом, когда происходит массовый лёт и откладка яиц. Кладки ищут на растениях, произрастающих в воде, или по берегам водоёмов, расположенных вблизи мест выпаса скота или возле проезжих дорог. Яйца располагаются на нижней поверхности листьев или на стеблях, которые хорошо освещены солнцем, на высоте от нескольких сантиметров до 2–3 м от поверхности воды или почвы. Найденные кладки срезают вместе с листом или стебельком, на котором они расположены, и помещают в ёмкость с 70 % спиртом. Для выведения из яиц личинок, лист растения с кладкой помещают в ёмкость диаметром 5–8 см, так чтобы кладка располагалась на расстоянии 2–3 см от дна. На дно ёмкости наливают небольшое количество воды, так чтобы расстояние от кладки до

поверхности воды составило 1–1.5 см. Вылупившиеся личинки падают в воду, где проходят первую линьку, после чего их рассаживают в отдельные ёмкости.

Сбор личинок, как правило, проводят весной, с наступлением оптимальных температур для развития перезимовавших личинок. В этот период они переходят в предкуколичную стадию и достигают наибольшей величины. При необходимости заготовить живых личинок для зимовки, их можно собрать и в осеннее время. Личинок собирают в местах их обитания путём отбора и тщательного просмотра проб. Почвенные пробы, грунт со дна или береговой линии водоёма берут лопатой на глубине до 10–15 см и площадью 0.25 или 0.5 м². Субстрат небольшими порциями промывают водой через 2–3 сита диаметром 30 или 50 см, которые плотно вставляются друг в друга. При этом верхнее сито с диаметром ячейки 10 мм, среднее – 5–7 мм и нижнее – от 1 до 2 мм. (Халин и др., 2021). Уже в процессе промывки хорошо видны на ситах личинки крупных размеров, которых сразу собирают пинцетом, и раскладывать по отдельным ёмкостям. После промывки пробы материал с нижнего сита складывают в контейнер для более детального просмотра. Мох извлекают металлическими граблями и тщательно просматривают.

Для извлечения личинок слепней из большего объёма материала с нижнего сита наиболее эффективен метод флотации (Панкратова, 1970; Глухова, 1979, 1989). Для флотации используется раствор поваренной соли. Для изготовления раствора 2 кг соли следует растворить в 10 л. тёплой воды и оставить отстояться в течение 1–2 часов, после чего флотационный раствор наливают в широкие ёмкости (например, тазы из светлого пластика объёмом от 2 до 10 л.). Небольшую порцию промытого субстрата помещают в раствор и размешивают ложкой, при этом поверхность раствора должна быть хорошо освещена. Всплывающих личинок слепней в течение 5–10 минут собирают пинцетом и быстро перемещают поодиночке в ёмкости с небольшим количеством воды. При длительном (более 10–15 минут) пребывании во флотационном растворе личинки могут погибнуть (Халин и др., 2021). Если предполагается сохранять личинок в живом виде, то в ёмкости с личинками добавляют субстрат с места их сбора и закрывают сверху бязью. В случае фиксации, личинок сначала обливают крутым кипятком и затем фиксируют в 70 % спирте.

Куколок слепней собирают выше уреза воды и в тех же местах и теми же способами, что и личинок. Для хранения собранных куколок обдают крутым кипятком и перекладывают в 70 % спирт. При необходимости выведения из куколок взрослого имаго, их помещают головным концом вверх в ёмкости с субстратом с места сбора и закрывают сверху бязью.

1.3 Морфология слепней

Морфологические особенности имаго слепней подробно описаны в ряде монографий и обзоров (Олсуфьев, 1937, 1977; Шевченко, 1961; Виолович, 1968; Соболева, 1977, 1987; Пестов, Долгин, 2010; Chvála et al., 1972; Merz, Haenni, 2000; Sinclair, 2000; Falck, 2014; и др.), преимагинальных фаз – в работах Teskey (1969), Chvála, Ježek (1969), Скуфьина (1973), Лутта (1970), Лутта и Быковой (1982), Андреевой (1990), Courtney (2000).

1.3.1 Преимагинальные фазы

Яйцо

Яйца слепней цилиндрической формы или слегка суженные к переднему концу и откладываются компактной кладкой (Рисунок 1). Размеры яиц и их количество зависят от вида. У многих видов рода *Chrysops* длина яйца 1.35–1.5 мм (Виолович, 1968), у представителей рода *Tabanus* – 1.8–2.0 на 0.3–0.4 мм (Олсуфьев, 1977). Окраска только что отложенных яиц молочно-белая, но затем они темнеют и становятся, в зависимости от видовой принадлежности, буро-серыми или блестяще угольно-чёрными. У некоторых слепней рода *Tabanus* яйца остаются белыми (Олсуфьев, 1977).

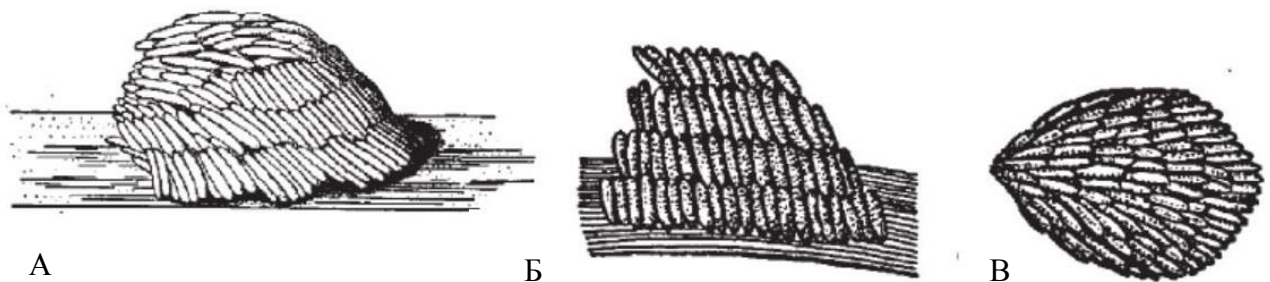


Рисунок 1 — Яйцекладки слепней (по: Скуфьин, 1973; Соболева, 1977; Быкова, 1994). А – *Tabanus bovinus*, Б – *T. maculicornis*, В – *Hybomitra lundbecki*.

Кладки имеют вид пирамидки или округлой бляшки. Они состоят из 3-4 слоёв склеенных между собой яиц, расположенных один над другим, у некоторых видов кладки бывают однослойными (некоторые *Chrysops*, *Haematopota*, а также *Hybomitra lapponica*) (Скуфьин, 1973; Олсуфьев, 1977). В кладке может быть от 125 до 1000 яиц (Лутта, 1970; Олсуфьев, 1977; Соболева, 1977; Быкова, 1994; Пестов, Долгин, 2013).

Яйца слепни откладывают на стебли или нижнюю поверхность листьев растений, расположенных над водой или близ неё, торчащие из воды палки, сухие ветки, деревья и т.д. Местами яйцекладки чаще всего являются выступающие из воды растения в прибрежных частях рек, озёр, прудов, канав, болот и т.д., которые расположены по соседству с проезжей дорогой, пастбищем для сельскохозяйственных животных или тропами диких копытных, т.е. недалеко от того места, где слепни нападают на животных.

Личинка

Личинки слепней имеют узкое веретеновидное тело, с заострёнными концами (Рисунок 2). Размеры личинок колеблются в зависимости от вида слепня и стадии их развития. В среднем длина только что вышедших из яиц личинок 1.5–2.3 мм, взрослых – 28–33 мм (Лутта, 1970; Андреева 1990). Длина тела зрелых личинок слепней крупных видов (*Tabanus sudeticus* и др.) может достигать 45–50 мм (Андреева, 1984). Окраска личинки белая, кремовая, бледно-зелёная, бурая или красно-коричневая с более тёмными поперечными кольцевыми полосами или пятнами на дорсальной стороне, образующими рисунок.

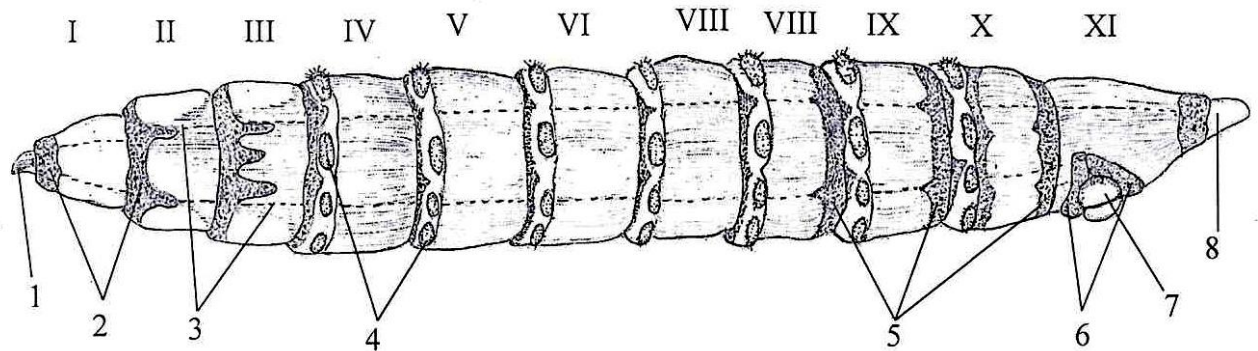


Рисунок 2 — Схема строения личинки слепней (ориг.). I–III – грудные сегменты, IV–XI – брюшные сегменты; 1 – голова, 2 – вершинное хетоидное поле, 3 – латеральные борозды, 4 – двигательные бугорки (псевдоподии), 5 – базальное хетоидное поле, 6 – преанальные складки (валики), 7 – анальные бугры, 8 – дыхательный сифон.

Кутикула, покрывающая тело, разделяется на участки, имеющие гофрированную или гладкую поверхность и на концентрические хетоидные поля. Гофрировка может отсутствовать на дорсальных и вентральных частях грудных сегментов или прерываться. Хетоидные поля или пятна лишены гофрировки и плотно усеяны мелкими щетинками. Концентрические поля опоясывают сегмент со всех сторон и в зависимости от расположения называются вершинными или базальными. По бокам тела проходят латеральные борозды.

Тело личинки состоит из головы и 11 сегментов – 3 грудных и 8 брюшных. Голова личинки втянута в грудные сегменты, сильно хитинизирована и очень подвижна. Головная капсула включает в себя тенториальные тяжи (стержни) и ротовые части. По бокам заднего конца головной капсулы, в 1/3 части тенториальных тяжей, прилегают небольшие пластинки – боковые склериты головы. Снизу к передней части капсулы прилегает склерит удлинённо-сердцевидной формы – субментум. В задней части головы расположены два глазных пятна.

К ротовым элементам головы относятся верхняя губа (лабрум), верхние челюсти (мандибулы), верхнечелюстная щётка, антенны, максиллярные (нижнечелюстные) щупики, максиллы (лацинии) и нижняя губа (лабиум) (Рисунок 3). От верхнего свода передней части

головной капсулы опускается наличник, несущий верхнюю губу. По обеим сторонам лабрума расположены парные мандибулы серповидной формы, несущие зубчики на нижней стороне. Количество зубчиков у различных видов варьирует от 4 до 22. У заднего края мандибул располагается щётка, под которой находится основание трёхчлениковой антенны. Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. Перед субментумом, выступая вперёд, располагается нижняя губа (лабиум).

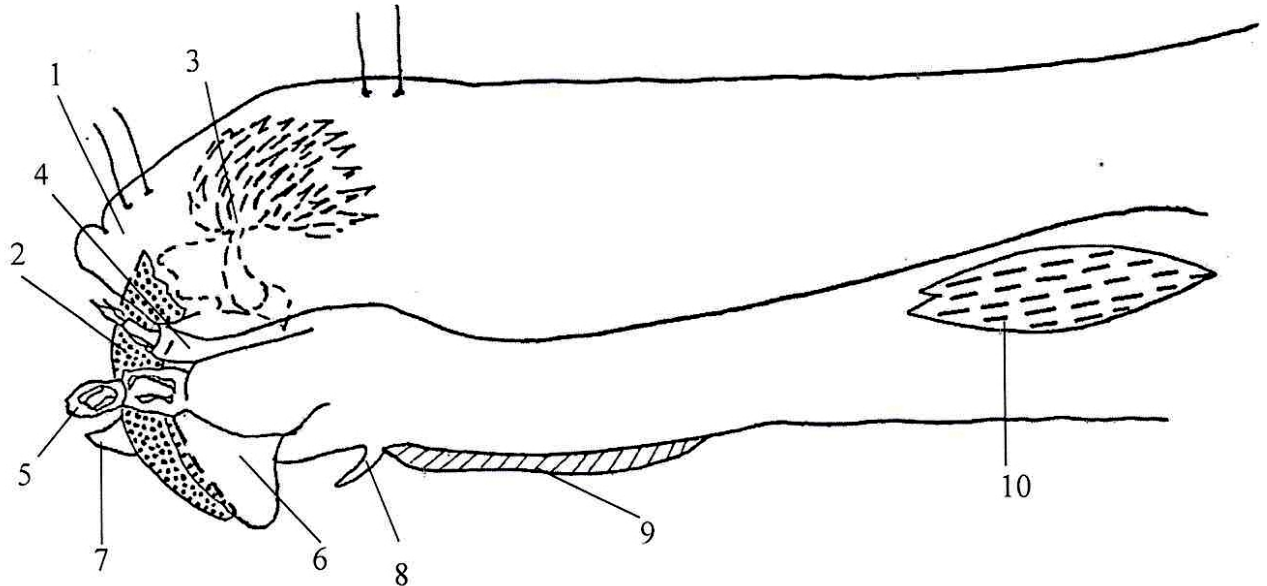


Рисунок 3 — Схема головы личинки слепня (ориг.). 1 — лабрум, 2 — мандибула, 3 — верхнечелюстная щётка, 4 — антенна, 5 — максиллярный щупик, 6 — максилла, 7 — лабиум, 8 — нижнегубной щупик, 9 — субментум, 10 — латеральный склерит.

Грудные сегменты личинок лишены придатков. Переднегрудной сегмент конической формы, сбоку несёт дыхальца грибообразной формы. По переднему краю брюшных сегментов расположена опоясывающая их полоска из валикообразных утолщений и крупных бородавчатых выступов — двигательных бугорков (псевдоподии или пароподии), обеспечивающие передвижение личинок. На последнем брюшном сегменте (анальном), с его вентральной стороны, лежит продольная анальная щель, окружённая по бокам двумя полушаровидными вздутиями — анальными буграми. По средней линии анального сегмента проходит переднее волосистое кольцо, которое с двух сторон окружает анальные бугры. Волосистое кольцо, образуя выступы, распространяется почти на весь сегмент, либо сужается, распадаясь на отдельные пятна, либо редуцируется до пары небольших язычков по бокам анальных бугров.

На конце последнего сегмента располагается узкая дыхательная трубка (сифон), на конце которой находится пара стигм. Стигмы лежат близко друг к другу, соединяясь по срединной линии, от стигм вперёд отходят трахейные стволы. Дыхательная трубка может

быть конической или чашевидной формы. В задних брюшных сегментах просвечиваются трахейные стволы, более или менее широкие, в различной степени пигментированные. В передней части анального сегмента выделяется орган Грабера, весьма сходный у всех представителей Tabanidae, который может использоваться для приблизительного определения возраста личинки (Тамарина, 1956).

При проведении видовой диагностики личинок слепней используются особенности их внешнего строения. Большинство авторов при составлении определительных ключей учитывают окраску и длину личинок, размерные параметры переднего и среднегрудного дыхальца, особенности расположения хетоидных полос на сегментах тела (Скуфьин, 1973; Лутта, Быкова, 1982; Hayakawa, 1985), плотность и характер расположения гофрировки, размеры и конфигурация хетоидных полей, размеры и строение дыхательного сифона (Андреева, 1990). Вместе с тем, ряд авторов, помимо вышеперечисленных признаков, дополнительно используют характеристики элементов головной капсулы и ротового аппарата (лабрум, мандибула, антенна и латеральный склерит) (Ježek, 1970, 1977 a, b, c; Андреева, 1990; Определитель..., 2000).

Куколка

Куколка длинная, цилиндрической формы, слегка изогнута с дорсальной стороны и состоит из головного, грудного и брюшного отделов (Рисунок 4). С фронтальной стороны головной щит имеет трапецевидную форму, с вентральной – щитовидную. По бокам головного щита с фронтальной стороны имеются антеннальные покрывки, которые у ряда видов могут достигать эпикраниального шва. Между антеннальными покрывками располагаются теменные бугорки, которые имеют по одной или несколько щетинок каждый. В передней части головного щита, ближе к его вентральной стороне, находятся фронтальные бугорки, которые у некоторых видов латерально разделены на внешние и внутренние. В задней части головного щита с вентральной стороны выделяются покрывки нижнечелюстных щупалец, хоботка, нижних и верхних челюстей.

Грудной и головной отделы разделены друг от друга поперечным головогрудным швом. На дорсальной стороне на краю этого шва расположены среднегрудные дыхальца в виде возвышающихся холмиков. Край площадки дыхальца окаймлён дугообразной или серповидной перитремой.

Брюшной отдел состоит из 8 сегментов. По бокам всех сегментов брюшного отдела, за исключением последнего, расположены усечённоконические выступы с брюшными дыхальцами. На II–VII брюшных сегментах имеется бахрома шипов, которая может быть одно- или двурядной. Анальный брюшной сегмент имеет коническую форму, на конце которого находится анальная розетка с дорсолатеральными, латеральными и вентральными

зубцами. У самца вентральная преанальная бахрома непрерывная, у самки – прерывается в средней части.

Куколка сразу после окукливания имеет желтовато-белую, светло-коричневую или зеленоватую окраски, но затем в последующие дни принимает более тёмную окраску. Последняя варьирует в зависимости от вида, но преобладают коричневые, бурые или грязно-зелёные тона. К концу кукольного периода сквозь хитиновую оболочку куколки начинают просвечивать пигментирующиеся части тела слепня – глаза (Скуфьин, 1973; Олсуфьев, 1977).



Рисунок 4 — Схема экзувия куколки с вентральной стороны (по: Скуфьин, 1973, с дополнениями)

1.3.2 Имаго

Слепни относятся к наиболее крупным кровососущим насекомым из «комплекса гнуса». Ротовой аппарат самок колюще-лижуще-сосущий, самцов – лижуще-сосущий. Поэтому только самки нападают на животных и людей, самцы же питаются соками растений.

Общая морфология слепней приведена на рисунке 5А. Голова вытянута в поперечном направлении, спереди выпуклая и у самок немного уже груди (Рисунок 5Б). У самцов голова нередко шире груди и имеет форму полушария. Задняя часть головы называется затылком, а верхний край представлен затылочной полоской, которая может иметь ряд длинных волосков, выступающих над поверхностью глаз (род *Tabanus*). Её передняя часть занята сложными фасеточными глазами, которые у живых слепней ярко окрашены в различные оттенки зелёного, синего или фиолетового цвета с металлическим блеском. На глазах часто заметны поперечные полосы или пятна, число и расположение которых имеют таксономическое значение. Глаза могут быть голые или, у некоторых видов, покрыты более или менее густыми короткими волосками. Фасетки глаз самок одинаковой величины, а у самцов, зачастую, в верхней части глаз они значительно крупнее, чем в нижней. У самцов глаза соприкасаются друг с другом, у самок они разделены широкой лобной полоской. В верхней части лобная полоска переходит в темя, иногда несущее три простых глазка. У слепней рода *Chrysops*, *Silvius* и *Pangonius* на темени имеется три теменных глазка, у *Hybomitra* глазки редуцированы и заменены небольшим глазковым бугорком, у *Haematopota*, *Tabanus* и др. глазки или бугорки отсутствуют.

Нижняя часть лобной полоски представлена нижней лобной мозолью, над которой у ряда видов расположена средняя лобная мозоль. Форма и окраска мозолей имеют значение при проведении видовой диагностики. Внизу лобная полоска переходит в лобный треугольник, под которым располагаются трёхчлениковые усики. У самцов на первом и втором члениках усика имеются более длинные волоски, чем у самок. Третий членик усика делится перетяжкой на вторичные членики, количество которых варьирует от 4 до 8. У одних родов усики вытянутые, шнуровидные (*Chrysops*, *Haematopota*, *Heptatoma*), у других (*Atylotus*, *Hybomitra*, *Tabanus*) – короткие. В коротком усике основная часть третьего членика обычно расширяется в треугольную площадку, дорсальный угол которой может быть острым или тупым. Нерасширенная дистальная часть третьего членика образует палочку, поделённую на вторичные членики.

Часть головы, расположенная ниже лобного треугольника, носит название лица, которое состоит из средней, обычно щитовидной, выпуклой части – наличника и боковой части – щёк. У слепней родов *Chrysops*, *Silvius* и *Pangonius* на лице имеются блестящие

выпуклые мозоли с оголённым хитиновым покровом. При этом лицевые и щёчные мозоли парные, наличниковая – непарная.

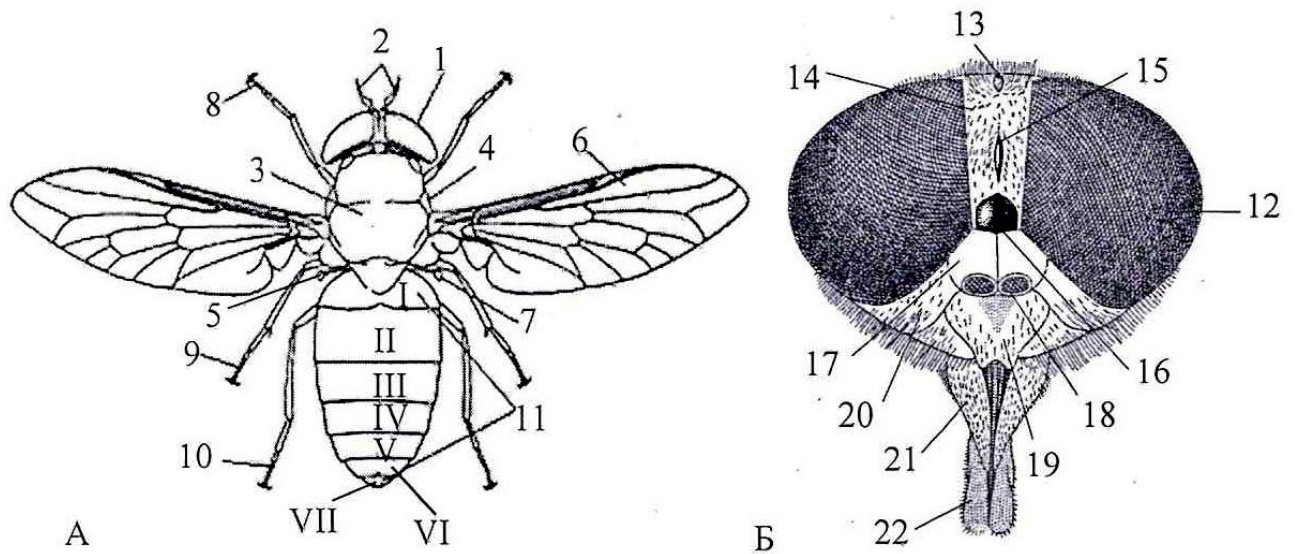


Рисунок 5 — А – схема строения самки слепня, Б – голова спереди самки *Hybomitra* (по: Олсуфьев, 1977). 1 – голова, 2 – усики, 3 – грудной отдел, 4 – нотоплевры, 5 – щиток, 6 – крыло, 7 – жужжальце, 8-10 – передняя, средняя и задняя нога, 11 – брюшко (I-VII его сегменты), 12 – сложный фасеточный глаз, 13 – глазковый бугорок, 14 – лобная полоска, 15 – средняя лобная мозоль, 16 – нижняя лобная мозоль, 17 – лобный треугольник, 18 – усиковая ямка, 19 – наличник, 20 – щека, 21 – щупальце (концевой членик), 22 – хоботок.

Под головой отвесно расположен ротовой аппарат колюще-лижуще-сосущего типа в виде массивного хоботка. У большинства видов слепней длина хоботка примерно равна ширине головы. У представителей подсемейства *Pangoniinae* длина хоботка значительно больше и может достигать половины длины тела. С боков основание хоботка прикрыто коническими или веретеновидными щупальцами, состоящими из двух члеников. У самцов концевой членик щупика короткий, конусовидный, яйцевидный или шарообразный, у самок – вытянутый и заострённый на конце. Нижнечелюстные щупальца имеют большое число сенсилл (Чайка, 1983), обеспечивающих восприятие вкусовых ощущений, тепла, влажности и механических воздействий.

Грудь широкая и массивная, состоит из трёх частей: передне-, средне- и заднегруди с большим треугольным щитком (Рисунок 5А). Кпереди от места прикрепления крыльев заметны выпуклые треугольные склериты – нотоплевры. По бокам груди расположены дыхальца, или стигмы.

К боковым сторонам среднегруди прикрепляется одна пара крыльев. Крылья широкие, со сложным жилкованием, единообразным для всех представителей семейства *Tabanidae*. У

большинства слепней крылья бесцветные (род *Hybomitra*, *Tabanus*), иногда с темными пятнами и перевязями (род *Chrysops*) или с сетчатым рисунком (род *Haematopota*). В основании крыла снизу имеется крылышко и пара закрыловых грудных чешуек (пластинок). Позади основания крыльев на груди расположены жужжальца, представляющие собой рудименты задней пары крыльев. Жужжальца состоят из короткого стебелька и булавовидной головки. Они обеспечивают маневрирование и стабилизацию полёта.

Снизу к груди присоединяются три пары ног, состоящие из тазика, вертлуга, бедра, голени и пятичлениковой лапки. На конце лапки имеется пара крепких коготков, под которыми находятся хорошо развитые присоски: центральная – эмподий и боковые – пульвиллы. Голени средней пары ног на конце могут иметь пару крупных щетинок или шипов – шпор. У видов подсемейства *Pangoniinae* и *Chrysopsinae* шпоры имеются и на голених задних ног.

Брюшко широкое, сжатое сверху вниз, состоит из семи видимых сегментов: верхних тергитов и нижних стернитов. Между сегментами находится интерсегментальная перепонка, которая растягивается при насыщении самки кровью. На границе тергита со стернитом на интерсегментальной перепонке расположены брюшные стигмы. Терминальная часть брюшка (VIII-XI сегменты) обычно втянута в VII сегмент. Эти четыре концевых сегмента функционально модифицированы в дистальные части половых органов и анальные придатки. Терминалии у самок обычно не видны, у самцов они часто выступают наружу.

Особенности строения терминалий слепней используют при проведении видовой диагностики. Для самок строение терминалий изучено достаточно подробно и предложены ключи для определения их видовой принадлежности (Олсуфьев, 1962, 1977; Штакельберг, Тертерян 1953; Виолович, 1968; Trojan, 1979; Вислевская, Гапонов, 2015; Ježek et al., 2017; и др.). С дорсальной стороны в состав терминалий самок входит непарный VIII тергит, парные IX и X тергиты (у подсемейства *Pangoniinae* IX тергит цельный), заканчивающиеся парными церками (видоизменённый XI тергит). Вентральная сторона терминалий образована VIII стернитом, в котором различают гонопофиз (апикальная лопасть) с выемкой на вершине, латеральные и базальную лопасти. Этот стернит снизу прикрывает половое отверстие и выполняет функцию яйцеклада (Рисунок 6).

Подробное описание общего строения терминалий самцов представлено в ряде монографий и обзоров (Bonhag, 1951; Hennig, 1976; Олсуфьев, 1977; Nagatomi, 1984; McAlpine, 1981; Овчинникова, 1989; Sinclair et al., 1994; Wood, 1991; Rozkošný, Nagatomi, 1997; Woodley et al., 2009; и др.), но лишь в отдельных работах приводятся их рисунки и описания для конкретных видов слепней (Шевченко, 1960; Тертерян, 1979; Trojan, 1979; Вислевская, Гапонов, 2016а, 2016б; Ježek et al., 2017; и др.). У самцов сем. *Tabanidae*

генитальные сегменты покрыты прегенитальными (VIII тергит и VIII стернит) (Рисунок 7А, Б). Выделяют следующие основные элементы гениталий: эпандрий (IX тергит), гипандрий (IX стернит), двухсегментные гоноподы (гонококситы, апикально несущие гоностили), парамеры, эдеагус, проктигер (X стернит) и церки. Дорсальную часть гениталий образуют эпандрий с проктигером и церками, вентральную – гипандрий, слитый с гонококситами. Эдеагус окружён чехлом, образованным парамерами. Имеется пара длинных жгутиковидных склеритов, называемых эякуляторными остриями (Рисунок 8А–В).

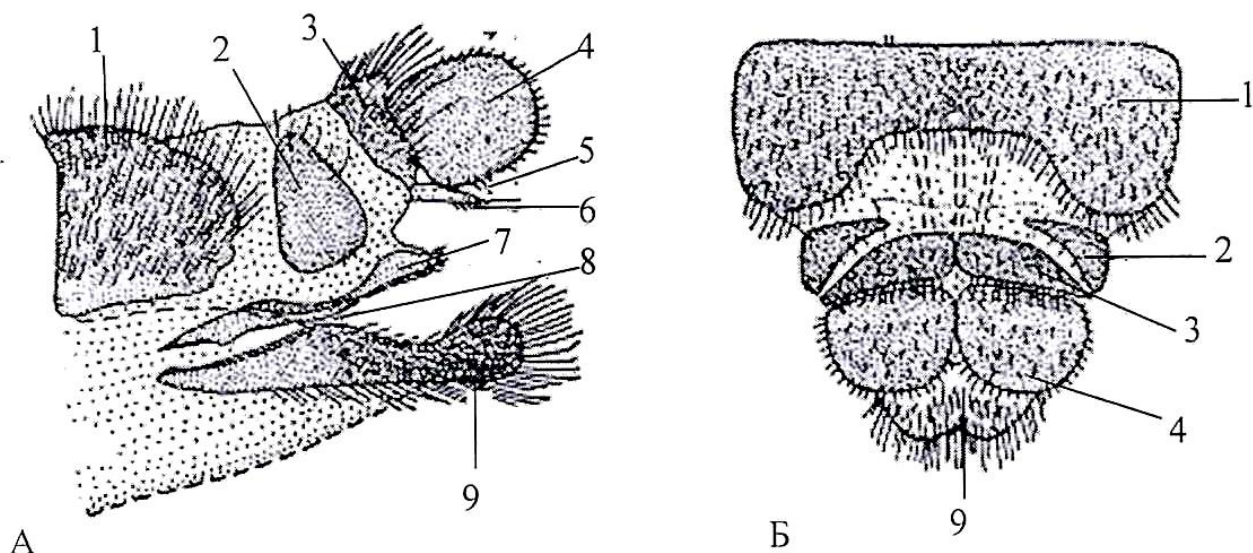


Рисунок 6 — Терминалии самки рода *Tabanus* (по: Олсуфьев, 1977). А – вид с боковой стороны, Б – вид с дорсальной стороны. 1 – VIII тергит, 2 – IX тергит, 3 – X тергит, 4 – церки, 5 – анальное отверстие, 6 – субанальная пластинка, 7 – IX стернит, 8 – половое отверстие, 9 – VIII стернит.

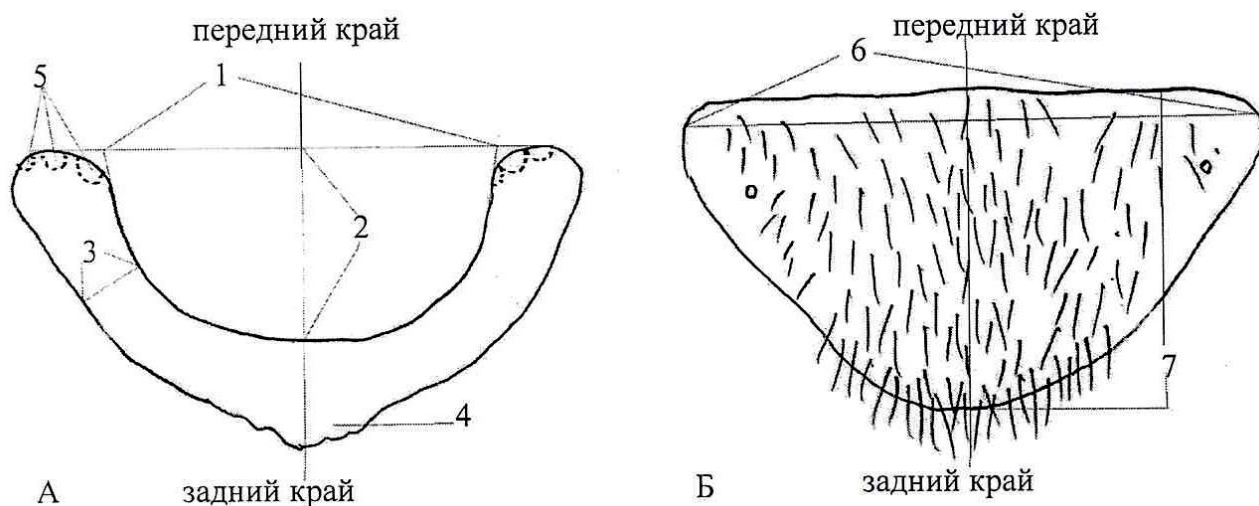


Рисунок 7 — Прегенитальные сегменты (ориг.). А – VIII тергит, Б – VIII стернит. 1 – ширина выемки дуги, 2 – длина выемки дуги, 3 – ширина дуги, 4 – выступ тергита, 5 – выемки концов дуги тергита, 6 – ширина стернита, 7 – длина стернита.

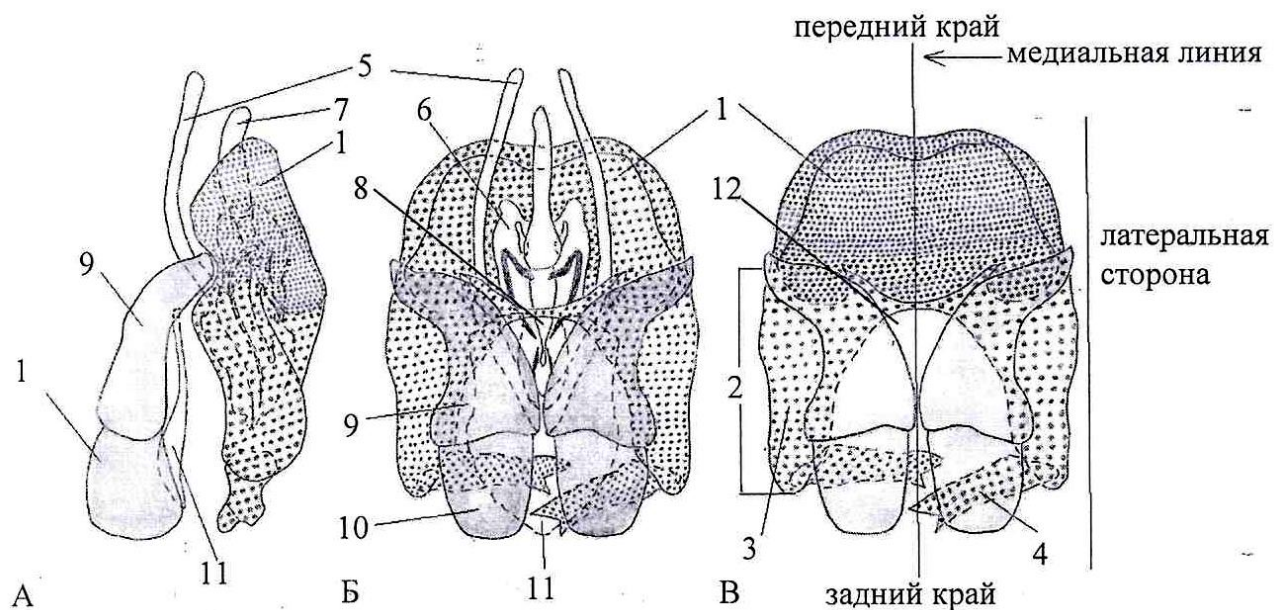


Рисунок 8 — Строение терминалий Tabanidae (ориг.). А – вид сбоку, Б – вид с дорсальной стороны, В – вид с дорсальной стороны без эдеагуса. 1 – гипандрей, 2 – гоноподы, 3 – гонококситы, 4 – гоностили, 5 – гонококсальная аподема, 6 – чехол эдеагуса, 7 – эякуляторная аподема, 8 – эдеагус, 9 – эпандрей, 10 – церки, 11 – проктигер (Х стернит), 12 – выемка гипандрия.

1.4 Биология слепней

1.4.1 Преимагинальные фазы

Яйцо

Согласно исследованиям Р. Винигера (Wyniger, 1953, цит. по: Лутта, 1970), продолжительность развития эмбриона в яйце зависит, в первую очередь, от температуры окружающей среды. Р. Винигер установил, что для успешного развития яйца необходима температура выше 22 °С, а оптимальная составляет 29–30 °С. Определённая им общая сумма температур, которая требуется для успешного развития эмбриона в яйце, колебалась в пределах от 54 до 672 градусо(°С)-суток. Поэтому, чем медленнее набирается сумма температур, тем дольше длится фаза яйца. В стабильных лабораторных условиях, при постоянной температуре 23 °С продолжительность развития яиц составляла 6–10 (Скуфьин, 1954, 1956), 5–9 (Лутта, 1970) или 5–8 дней (Барашкова и др., 2006). В природных условиях, когда ночные температуры опускаются ниже оптимума, сроки развития яиц удлиняются. Так, по данным Лутта (1970) для слепней Республики Карелия сроки развития яиц находились в диапазоне от 4.5 до 22 дней в зависимости от температуры окружающей среды (Лутта, 1970).

Помимо температуры, определённое воздействие на сроки развития яиц оказывает и относительная влажность воздуха. Опытным путём было установлено, что успешное развитие эмбриона в яйце протекает при влажности выше 70 %, замедляется – ниже 45 % и

прекращается – 15–18 % (Лутта, 1970). Однако, в случае слишком высокой влажности воздуха (90–99 %) и продолжительного дождливого периода отмечено отрицательное воздействие этих факторов на развитие эмбриона, т.к. кладки покрывались плесенью и целиком погибали (Соболева, 1977).

Личинка

Вылупившиеся из яиц личинки падают в воду или на переувлажнённый субстрат, где и происходит их дальнейшее развитие. Большинство видов личинок слепней принадлежат к хищникам, которые питаются личинками двукрылых насекомых (в том числе и слепней своего вида), моллюсками, червями и т.д. Меньшая часть видов относится к детритофагам, питающихся гниющими остатками органического происхождения. Распределяются личинки в субстрате, как правило, неравномерно. Индекс их обилия может колебаться в пределах 0.03–40 особей на 1 м² (Андреева, 1984), 1.84–6.80 (Атнагулова, 2008) или 1.23–7.15 (Духин и др., 2016). Перед началом окукливания плотность личинок в верхних слоях почвы значительно увеличивается. Так, численность личинок *Tabanus autumnalis* может достигать на квадратном метре 33 (Олсуфьев, 1949), *Chrysops caecutiens* – 50–70 (Олсуфьев, 1937), *Chrysops relictus* – 100–160 особей (Тамарина, 1951).

Личиночная фаза развития включает несколько стадий, количество которых связано с числом линек. Так, у слепней рода *Tabanus* и *Hybomitra* число стадий колеблется от 7 до 10, у *Chrysops* – от 5 до 7 (Тамарина, 1956; Скуфьин, 1957). Кроме того, количество стадий развития личинок может колебаться и в пределах одного вида. В частности, у личинок *Tabanus maculicornis* отмечено 6–8 линек, *Hybomitra lundbecki* и *H. bimaculata* – 8–10 (Лутта, 1970), *Haematopota pluvialis* – 7–10 (Cameron, 1934), *Chrysops caecutiens* – 6–7 (Лутта, 1970). После каждой линьки личинка увеличивается в размерах. Продолжительность стадии может колебаться от нескольких десятков минут до нескольких месяцев. Так I стадия в среднем длится 30–50 мин., начиная с IV стадии, продолжительность периода от линьки до следующей линьки без зимовки составляет 1–3 месяца, с зимовкой – 8–10 месяцев (Лутта, 1970). Последняя стадия личиночной фазы называется предкуколочная. Переход на неё может происходить без послезимовочной линьки. При этом личинки предкуколочной стадии перемещаются в менее увлажненные участки, становятся малоподвижными и перестают питаться. По данным А.С. Лутта (1970) в лабораторных условиях продолжительность предкуколочной стадии разных видов слепней колебалась в пределах от 6–7 до 18–20 дней.

Колебания длительности стадий обусловлены тем, что развитие личинок зависит от температуры среды. Нижний температурный порог, при котором замедляются темпы развития личинок, составляет 12–13 °С. Более интенсивно личинки развиваются при температуре выше 20 °С, а оптимальная температура развития колеблется в пределах 25–29 °С (Лутта, 1970).

Повышение температуры приводит к ускорению обмена веществ и темпов развития личинок, что, в свою очередь, обуславливает уменьшение числа линек. При понижении температур происходят обратные процессы, число линек увеличивается, а темпы и сроки развития замедляются, что при длительных снижениях температуры окружающей среды, обеспечивает выживаемость личинок (Лутта, 1970; Андреева, 1984).

Местообитание и классификация жизненных форм личинок

Первым наиболее подробно изучал места обитания личинок слепней К.А. Харт (Hart, 1895, цит. по: Лутта, 1970). Он установил, что личинки *Tabanidae* обитают в самых различных условиях (в грязи, в воде, в мокром песке, на плавающих в воде предметах). Работы более поздних авторов были посвящены установлению наиболее благоприятных мест обитания личинок слепней, их стациональному распределению и экологической классификации жизненных форм (Лутта, 1970; Скуфьин, 1973; Соболева, 1977; Трухан, Пахолкина, 1984; Андреева, 1990 и др.). Основными местами выплода слепней могут быть преимущественно низинные и переходные болота, низинные берега рек (заводи, старицы), ручьёв, берега непроточных водоёмов эвтрофного и мезотрофного типов и низинные луга (Олсуфьев, 1935, 1977; Скуфьин, 1949, 1963, 1968; Лутта, 1964, 1970; Павлова, 1971; Лутта, Быкова, 1982; Фоминых, Ерёмина, 1984). Личинки слепней некоторых видов обладают строгой приуроченностью к определённым биотопам. Так, личинки многих видов рода *Chrysops* встречаются лишь в илистом дне небольших речек или ручьёв. Личинки *Atylotus fulvus* отмечены только в мезотрофных участках сфагновых болот в слое мха у воды на древесных остатках (Лутта, Быкова, 1982), *Hybomitra nitidifrons confiformis* – на берегах водоёмов в ольшаниках (Скуфьин, 1968).

Первая классификация личинок слепней по месту их обитания была предложена К.В. Скуфьиным (1956) и включала пять типов личинок: водные лимнофильные, водные реофильные, полуводные, почвенные гигрофильные и почвенные мезофильные. Позже им же были объединены водные лимнофилы и водные реофилы в один тип – гидробионты, почвенные гигрофилы и почвенные мезофилы – в тип эдафобионтов (Скуфьин, 1963). В итоге, в классификации осталось три типа: водные личинки, или гидробионты, полуводные – гемигидробионты и почвенные – эдафобионты. К типичным гидробионтам относятся виды рода *Chrysops* – *C. caecutiens*, *C. relictus*. К полуводным формам относятся исключительно хищные личинки, например, слепня *Heptatoma pellucens*. Среди почвенных личинок К.В. Скуфьин (1956) различает гигрофилов (*Haematopota pluvialis*) и мезофиллов (*Tabanus bovinus*).

Следующую экологическую классификацию личинок слепней предложила А.С. Лутта (1970), где в качестве основы, по аналогии с классификацией К.В. Скуфьиной (1956, 1963), учитываются характеристики их местообитания. В соответствии с этой классификацией

выделяется три экологические группы личинок: гидробионты (сапрофаги, относящиеся к лимнофилам и реофилам), амфибионты (хищники, обитающие в различных стациях) и геобионты (хищники, относящиеся к гигрофилам и мезофилам).

По мнению Р.В. Андреевой (1990), подобный подход не исключает ошибок, связанных с временным пребыванием личинок в не характерных для их развития местах по разным причинам (изменения уровня воды и миграции личинок). Поэтому Р.В. Андреева (1990) предложила классификацию личинок, в которой в качестве критериев используются адаптивные изменения морфологических структур и физиологических показателей под влиянием влажности среды, её плотности и подвижности. В качестве основного критерия была выбрана влажность и, также как у К.В. Скуфьина (1956, 1963), выделено три типа личинок: гидробионты, гемигидробионты и эдафобионты. Внутри этих типов обозначены классы на основе изменений морфологических структур, которые происходят под влиянием плотности и подвижности среды. Среди гидробионтов выделяются два класса (реофилы и субреофилы). Гемигидробионты занимают промежуточное положение. В их составе выделяются два класса: лимнофилы (общие для гидробионтов и гемигидробионтов) и переходные формы (общие для гемигидробионтов и эдафобионтов). В составе эдафобионтов выделяется класс истинных эдафобионтов и два подкласса: цеспитобионты и псаммобионты. Сочетание условий обитания личинок с особенностями их морфологического строения приводит к тому, что видовой состав внутри типов личинок видов у К.В. Скуфьина и Р.В. Андреевой не всегда совпадает.

Согласно принципу стациональной верности и правилу смены стаций (Бей-Биенко, 1962, 1966) вид обладает своей спецификой, диапазоном требований к среде и в разных зонах выбирает разные экологические ниши с благоприятными для их развития условиями. Поэтому в зависимости от стациального распространения А.С. Лутта (1970) делит личинок на две группы: более избирательно локализующиеся – стенотопные и широко расселяющиеся – эвриотопные виды. К первой группе относятся *Chrysops caecutiens*, *Ch. pictus*, *Hybomitra montana*, *H. tarandina*, *T. maculicornis*, *T. bovinus*, *Heptatoma pellucens*, ко второй – *Hybomitra muehlfeldi*, *H. bimaculata*, *H. ciureai* и *H. lundbecki*.

Куколка

Личинки перед окукливанием мигрируют в более сухие и хорошо прогреваемые солнцем участки почвы, листовой подстилки или мохового покрова. К окукливанию они приступают только при устоявшейся погоде и оптимальных температурных условиях (при среднесуточной температуре выше 15 °C). После выхода из зимовки личинки питаются и в дальнейшем проходят ещё одну линьку, по окончании которой переходят в предкуколичную стадию. Не питающиеся личинки уже находятся в предкуколичной стадии, поэтому их

окукливание и вылет имаго наступает раньше на 10–25 дней, чем у питающихся (Лутта, 1970). Процесс окукливания приходится на ночное время.

Молодые куколки имеют мягкие непигментированные покровы и прячутся в поверхностных слоях почвы или в подстилке, т.к. свет, особенно ультрафиолетовая радиация, тормозят их органогенез. В конечный период развития куколкам, наоборот, требуется свет для пигментации и хитинизации покровов. Поэтому зрелые куколки передвигаются ближе к поверхности (на 1–2 см выше первоначального положения) и наклоняют тело под углом 30–45°, передним концом и дорсальной стороной вверх. В некоторых случаях куколки располагаются прямо на поверхности почвы среди травы, мха или под тонким слоем сухих листьев.

Куколочная фаза, по сравнению с личиночной, непродолжительна. В разных условиях для созревания имаго в куколке необходимо от 5 до 20 дней (Лутта, 1970; Лутта, Быкова, 1982). В редких случаях развитие куколки может затягиваться до месяца и более (Петрова, 1956; Шевченко, 1961; Соболева, 1977 и др.).

Продолжительность жизненного цикла различных видов слепней неодинакова и зависит от климатических условий. Так, по данным А.С. Лутта (1970) в целом для слепней Северо-Запада России характерен двух-трёхгодичный цикл развития. В наиболее тёплые годы цикл может становиться одногодичным, а в случае нескольких холодных лет подряд растягиваться до четырёхгодичного цикла. В более южных районах, например, в Воронежской области, для слепней более типичным является двухгодичный цикл (Скуфьин, 1968), а в Приморском – трёх-четырёхлетний и даже шестигодичный (для представителей рода *Atylotus*) (Соболева, 1977).

1.4.2 Имаго

Выход имаго из куколки происходит в утренние часы. В течение первых 2–3 часов, после выхода из куколки, слепень летать не может, т.к. его крылья ещё не расправлены. Он переползает на хорошо прогреваемое солнцем место, где и происходит окончательное формирование крыльев. Слепни начавшие лёт нуждаются в воде и поэтому постоянно летают вблизи водоёмов. Эту особенность поведения заметил и описал ещё И.А. Порчинский (1915) для особей рода *Chrysops* и *Tabanus*, которые пролетая у самой поверхности воды, хватали на лету хоботком воду. В дальнейшем в жаркую погоду имаго также необходима вода, и они кружатся вблизи водоёмов или лужиц. Все слепни, кроме дождёвок, на лету ударяются нижней поверхностью тела о воду, забирают большую каплю воды и отлетают в сторону (Скуфьин, 1973).

Первыми вылетают из куколок самцы. Так, по данным А.С. Лутта (1970) в лабораторных условиях после зимовки из личинок вначале выводились самцы, а самки

отставали в вылете от них на 2–3, реже 4–5 дней. В природных условиях, описанный порядок вылета сохранялся, однако, при задержке сроков вылета слепней от 6 до 12 дней, отмеченная последовательность нарушалась, и самцы с самками вылетали одновременно (Лутта, 1970).

В природе слепни питаются, слизывая выделения сока и нектара с травянистых и древесных растений. Углеводная пища необходима как для самцов, так и для самок (Олсуфьев, 1940; Весёлкин, 1989). При этом самки нуждаются в углеводном питании в течение всей жизни, а к кровососанию приступают только после оплодотворения (Cameron, 1934; Олсуфьев, 1940; Лутта, 1959, 1964, 1965, 1970).

Процесс спаривания у слепней состоит из двух последовательных моментов – парения самцов и самок, которое называют «брачным танцем» и спаривания, при котором происходит кратковременная копуляция (Cameron, 1934; Лутта, 1940; Кадырова, 1975). «Брачный танец» и копуляция происходят только на свету, в утренние часы (Cameron, 1934; Кадырова, 1975) при температуре не ниже 15 °C и не выше 25 °C (Лутта, 1970). Процесс копуляции происходит на лету или на растениях и по разным данным может длиться от 10 минут (Hine, 1906) до 25 минут или даже до 2 часов (Кадырова, 1975). После оплодотворения самки становятся более активными, агрессивными и у них возникает потребность в кровососании (Лутта, 1964). Среди слепней фауны Северо-Запада России известны лишь три вида, самки которых не нуждаются в кровососании – *Atylotus plebejus* p., *A. sublanaticornis* и *Chrysops rufipes*. Они питаются нектаром цветов, что оказывается вполне достаточным для созревания яиц.

К основным прокормителям слепней относятся сельскохозяйственные животные (крупный рогатый скот, лошади, верблюды, северные олени, козы), крупные дикие копытные – лоси, косули, олени (Виолович, 1968; Лутта, 1970), кабаны (Олсуфьев, 1939), а также человек. Помимо этого, в качестве прокормителя слепни могут использовать водяных крыс, ондатр, собак (Виолович, 1968), обыкновенных полёвок, полевых и домовых мышей (Дубинин, 1953). В тропических и субтропических широтах отмечены случаи нападения слепней на змей, крокодилов, ящериц и черепах (Oldroyd, 1954).

Большое значение при поиске хозяина принадлежит зрению, которое позволяет выделить на окружающем фоне предметы с расстояния 60–100 м (Константинов, 1993а; Иванов, 2003). Реакцию нападения у слепней вызывают величина, цвет и подвижность предмета. Более активно насекомые летят на подвижные предметы (Олсуфьев, 1937; Бреев, 1950; Скуфьин, 1958; Виолович, 1968), в том числе и автомашины (Олсуфьев, 1977; Духин, 2010). Многие исследователи отметили, что слепни предпочитают животных более тёмной окраски (Скуфьин, 1958; Виолович, 1968). Однако, С. А. Константинов (1990) опытным путём установил, что данная закономерность характерна лишь для слепней рода *Chrysops*, а самки родов *Tabanus*, *Hybomitra* и *Haematopota* нападают вне зависимости от окраски прокормителя.

Реакция слепней на запах проявляется только в непосредственной близости от объекта питания (Павлова, 2000).

По характеру поиска хозяина слепней разделяют на два типа: активнопоисковый и подстерегающий (Мончадский, 1956; Скуфьин, 1973). Поисковый полёт характерен для крупных видов рода *Tabanus* и *Hybomitra*, которые обладают стремительным полётом, активно разыскивают прокормителя, при этом разлетаются на большие расстояния от места выплода. Обычно дальность разлёта слепней составляет порядка 2 км, максимальная – 8 км (Балашов и др., 1985; Константинов, 1990). В погоне за прокормителем слепни могут развивать скорость до 40–50 км/ч, а крупные виды (*Tabanus bovinus*) до 60–80 км/ч (Виолович, 1968). Подстерегающий тип нападения характерен для большинства видов рода *Chrysops* и *Haematopota*, которые поджидают хозяина сидя на травяной, кустарниковой и древесной растительности. Как правило, они не разлетаются далеко от мест выплода.

Насытиться кровью с первого раза не всегда удаётся, так как боль от прокола кожи вызывает у прокормителя защитную реакцию, и слепень улетает, не завершив кровососание. При этом продолжительность кровососания у представителей рода *Hybomitra* составляет 2.5–6 мин, *Tabanus* – 4–12 мин, *Haematopota* – 5.5–12 мин, *Chrysops* – 2–3 мин (Соболева, 1965). Поэтому, слепни часто меняют место кровососания на одном и том же хозяине, либо перелетают с одного животного на другое. Последнее обстоятельство имеет определённое эпизоотологическое значение, т.к. при смене прокормителя увеличивается вероятность передачи паразитарных инвазий одним и тем же слепнем большому числу хозяев.

После кровососания и получения необходимой порции крови начинается развитие яиц, которое протекает параллельно с процессом переваривания пищи. При этом во всех яйцевых трубках (овариолах) синхронно развиваются фолликулы (Олсуфьев, 1940). Это явление получило название гонотрофической гармонии (Беклемишев, 1940; Олсуфьев, 1940; Скуфьин, 1956; Лутта, 1964, 1965, 1970; Соболева, 1965; Паенко, 1968; Весёлкин, 1984 и др.). По данным Лутта (1970) и Соболевой (1977) сроки созревания фолликулов в большей степени зависят от температуры воздуха и колеблются в пределах от 2–4 до 23 дней. Кроме того, длительность периода созревания яиц зависит от биологических особенностей самки и наличия углеводного питания (Лутта, 1965, 1970).

Период от одного кровососания до откладки яиц представляет собой гонотрофический цикл, который включает три фазы: поиск прокормителя и нападение, переваривание крови и созревание яиц, поиск водоёма и откладка яиц (Беклемишев, 1940; Паенко, 1968). Исследованиями гонотрофического цикла занимались Н.Г. Олсуфьев (1940), А.С. Лутта (1959, 1964, 1970), К.В. Скуфьин (1959), Р.П. Павлова (1965), Р.Г. Соболева (1965, 1977), Н.К.

Паенко (1968, 1969), А.Г. Весёлкин (1985а) и полученные ими результаты стали основой методики определения физиологического возраста слепней.

1.4.3 Годичные циклы

Взрослые слепни появляются в природе в умеренных широтах в конце мая (Олсуфьев, 1977) с наступлением устоявшейся летней солнечной погоды, при среднесуточной температуре воздуха 12–18 °С, с дневным максимумом 22–25 °С и положительными температурами ночью (6–11 °С) (Лутта, Быкова, 1982). Лёт слепней и нападение на животных наиболее интенсивный при температуре 19–20 °С и более (Олсуфьев, 1970). Однако, при температуре воздуха превышающей 30–32 °С начинается угнетение активности имаго (Скуфьин, 1973). Особенно активно и настойчиво слепни нападают в жаркую, душную погоду, которая предшествует дождю. Препятствует лёту слепней пасмурная, ветреная холодная погода или дождь. Только представители рода *Haematopota* продолжают лёт в пасмурную погоду или при слабом дожде с температурой воздуха 13–14 °С (Олсуфьев, 1935, 1977).

Разные виды слепней характеризуются различными сроками начала лёта и одни появляются раньше, другие позже, сменяя друг друга. В соответствии с особенностями фенологии Н.Г. Олсуфьев (1977) разделил виды слепней на четыре группы: весенние, раннелетние, летние и позднелетние виды. Как отмечалось выше, сразу после выплода слепни питаются соками растений, поэтому, вылет определённой группы слепней по времени связан с фенологией растений. Так, например, в умеренных широтах вылет весенней группы слепней совпадает с цветением черёмухи (Олсуфьев, 1977).

Окончание лёта слепней в умеренных широтах приходится на конец августа, когда вылетают позднелетние виды, принадлежащие к роду *Haematopota*. При этом лёт этих слепней может прекращаться и раньше при резком снижении температуры (вплоть до ночных заморозков), продолжительных грозовых ливнях, затяжных холодных дождях с сильным ветром (4–5 м/с и более), которые могут длиться сутки и более. В этих условиях, массовая гибель имаго и куколок не может быть компенсирована незначительным вылетом, связанным с последующим улучшением погодных условий (Лутта, Быкова, 1982).

Активность большинства слепней в умеренных широтах длится от 28 до 35 дней (Олсуфьев, 1977), а в подзоне южной тайги – до 2–3 месяцев (Виолович, 1968; Габова, 1976; Весёлкин, Костенко, 1982; Айбулатов, 2009 и др.).

1.4.4 Суточная активность имаго

Суточная активность слепней начинается обычно с 7–8 часов утра (реже с 5–6 ч) и продолжается до 20–22 ч (Шевченко, 1961; Виолович, 1968; Лутта, 1970; Олсуфьев, 1977; Весёлкин, Константинов, 1988; Федорова, 2001; Духин, 2010 и др.). После захода солнца табаниды редко нападают на прокормителя (Петрова, 1956; Кадырова, 1975). Интенсивность и

период лёта слепней в течение суток варьирует и зависит от продолжительности светового дня, освещённости и погодных условий (облачности, осадков, силы ветра, влажности воздуха) (Barros, 2001; Krčmar, 2004, 2005).

Для большинства видов массовый лёт отмечается при температурном оптимуме, лежащем в пределах 24–30°C (Виолович, 1968; Лутта, 1970; Лутта, Быкова, 1982; Кадырова, 1975; Фёдорова, 2001). Ветер, при силе свыше 4–5 м/с на открытых пространствах, затрудняет полёт слепней, вынуждая их прятаться под защитой возвышенностей и лесных массивов. Также в ветреную погоду повышается испаряемость воды из организма табанид, что приводит к понижению температуры их тела и, соответственно, активности (Бошко, 1962). Поэтому, лимитирующее воздействие ветра усиливается в сочетании с температурами воздуха на нижней границе оптимума (Лутта, 1970).

Слепни, как и все светолюбивые насекомые, очень чувствительны к степени освещённости. По данным С.В. Айбулатова (2009) нижний предел освещённости, при котором слепни активны, составляет 460 Лк, верхний – 100000 Лк. Поэтому, в пасмурную погоду, даже при оптимальных температурах воздуха, табаниды не летят, за исключением слепней рода *Haematopota*. Чувствительность к освещённости показана и для других представителей комплекса гнуса (Айбулатов, 2009).

Помимо температуры и освещённости на активность лёта слепней оказывает определённое влияние и влажность воздуха. Как правило, с понижением влажности активность слепней уменьшается. Особенно это заметно в условиях открытых пространств, где суточные колебания влажности могут быть существенными. Так, например, в условиях полупустыни и пустыни, при влажности равной 15–20 % и температуре воздуха выше 35 °C, интенсивность лёта слепней снижается, а при влажности – 60–70 % ослабления их активности не происходит (Сахибзадаев, 1957). В тоже время, в условиях тайги, где колебания влажности не столь существенны, влияние этого фактора на активность слепней незначительно (Лутта, Быкова, 1982).

Активность слепней в течение светлого периода суток, как правило, неравномерна. В течение суток имеет место период массового лёта, в котором можно выделить один или два пика. На Северо-Западе России, в таёжной зоне, период массового лёта слепней длится 3–4 часа с одним полуденным пиком (Лутта, Быкова, 1982). Однако в жаркие дни начало массового лёта приходится на дополуденные часы, когда температура воздуха не слишком высока, в полуденное время температура достигает максимума выходящего за пределы оптимума и лёт ослабевает. Ближе к вечеру, когда температура вновь понижается, отмечается ещё один незначительный пик.

1.5 Медицинское и хозяйственное значение слепней

Слепни являются кровососами из комплекса гнуса и активно нападают на крупных животных и человека. Начиная с 50-х годов XX века, на территории Северо-Запада России, в том числе и Псковской области, отмечается значительный отток населения сельских районов в города. Этого вызвало процесс сокращения, и как следствие, зарастания посевных угодий, продолжающийся до сих пор. Серьёзные изменения ландшафтов Северо-Запада России связаны также и с активной вырубкой лесов в последние 50 лет. В настоящее время на местах заброшенных сельскохозяйственных угодий, лесных пожарищ и рубок лесов сформировались обширные заросли мелколиственных лесов, а также ивняков и ольшанниковых кустарников. Заросли характеризуется постоянным избыточным увлажнением, что создаёт хорошие условия для развития преимагинальных фаз представителей комплекса гнуса.

Во вторичных лесах, сформировавшихся на освободившихся площадях, обитают различные дикие млекопитающие и птицы. Здесь же находятся места днёвок взрослых насекомых комплекса гнуса. Кроме того, произошло зарастание берегов озёр, в грунте у уреза которых создаются благоприятные условия для развития личинок и куколок слепней и мокрецов (Медведев, 2013).

Массовые нападения табанид на сельскохозяйственных животных, во время выпаса, приводят к снижению их продуктивности. Активные нападения и многочисленные укусы слепней также осложняют и работу людей, занятых в сельском хозяйстве, лесной промышленности, на строительстве объектов, которые расположены в местах благоприятных для развития табанид.

Исследования приуроченности самок массовых видов слепней к стадам крупного рогатого скота показали, что в лесных стациях, как и на пастбищах, слепни образуют устойчивые локальные скопления, сохраняющиеся в течение продолжительного срока до 20 дней. Основная часть самок, нападавших на стадо один раз, в ближайший 2–4 дня повторяет нападение. Таким образом, в течение лета вокруг каждого стада крупного рогатого скота формируются группировки нападающих на него слепней, между которыми происходит интенсивный обмен особями. Численность слепней рода *Hybomitra*, нападающих на стадо в 12 голов, за 20 дней составила в среднем 39.4 тысяч особей; на стадо в 100 голов – 77.1 тысяч особей (Константинов, 1993б).

Уколы слепней болезненны из-за механического повреждения кожи колюще-сосущим ротовым аппаратом. Также, в момент укола слепень впрыскивает в ранку слюну, которая обладает ядовитыми свойствами и препятствует свёртыванию крови (Лутта, 1970; Тарасов, 1996). На месте укула появляется резкая боль, чувство жжения, зуд, развивается покраснение

и небольшая папула. Поражённые участки кожи становятся воротами для проникновения инфекции.

При массовом нападении слепней отдельные участки кожи животных могут представлять собой сплошную кровоточащую поверхность и приводят к значительным кровопотерям прокормителей. Количество крови, поглощаемой слепнями, колеблется от 40 до 200 мг в зависимости от величины насекомого (Олсуфьев, 1962а, 1977). Так, самки рода *Hybomitra* и *Tabanus* высасывают от 100–200 мг крови (Шевченко, 1961, Лутта, 1970), *Haematopota* – 20–40 мг (Виолович, 1968; Лутта, 1970) и *Chrysops* – 40–50 мг (Лутта, 1970).

Человек подвергается нападению, главным образом, со стороны мелких слепней, в частности представителей рода *Chrysops* и *Haematopota* (Олсуфьев, 1962а). Слепни охотно нападают на людей во время купания и выполнения активной физической работы, которая сопровождается сильным потоотделением.

Важное медицинское и ветеринарное значение слепней обусловлено не только тем, что они являются кровососами, но и их способностью переносить возбудителей вирусных, бактериальных, грибковых и гельминтозных заболеваний. На территории бывшего СССР табаниды переносят возбудителей клещевого энцефалита, инфекционной анемии лошадей, ку-риккетсиоза, туляремии, сибирской язвы, парафиляриоза лошадей, микрофилярий, геморрагической септицемии, эмфизематозного карбункула, анаплазмозов и трипаносомозов (Лутта, 1970; Олсуфьев, 1977; Лутта, Быкова, 1982; Tärnvik, 2007; Mullens, 2019). В таёжной зоне, в частности на Северо-Западе России, наиболее опасными из них являются сибирская язва и туляремия.

Сибирская язва, возбудителем которой является бактерия *Bacillus anthracis*, имеет всесветное распространение. Передача бактерии осуществляется механическим путём. Экспериментально доказана возможность передачи слепнями *Atylotus rusticus*, *Chrysops c. caecutiens*, *Haematopota p. pluvialis*, *Hybomitra lundbecki*, *Hybomitra montana montana*, *Tabanus bromius* бацилл сибирской язвы, которые могли сохраняться живыми в хоботке слепня в течение 5-7 суток (Олсуфьев, Лелеп, 1935; Колонин, 1968). Описаны находки естественно инфицированных сибирской язвой слепней. Культуры этого возбудителя были также выделены от пойманных в природе слепней *Tabanus bromius* и *Atylotus rusticus*, которые кормились на трупе животного (Олсуфьев, 1977). В таёжной зоне около 80 % случаев сибирской язвы передаётся слепнями (Тарасов, 1996).

Туляремия широко распространена в странах умеренного пояса северного полушария, вызываемая бактерией *Francisella tularensis*. Заболевание имеет природно-очаговый характер, т.к. основным её источником являются грызуны, зайцы и иксодовые клещи. Слепни инфицируются, пытаясь кормиться на находящихся в агонии больных туляремией, в первую

очередь зайцах и водяных крысах, а также при утолении жажды в мелких водоёмах, содержащих бактерии туляремии. При этом слепни сохраняют способность передавать инфекцию укусом хоботка до 2–3 суток после инфицирующего кормления (Тарасов, 1996). Экспериментально доказанно, что переносчиками туляремии являются *Tabanus a. autumnalis*, *T. bromius*, *Haematopota p. pluvialis*, *Chrysops relictus*, *C. c. caecutiens* и *Hybomitra bimaculata*, из которых для первых четырёх видов установлена возможность спонтанного заражения бактерией в природе (Лутта, 1970).

Глава 2 Физико-географическая характеристика Псковской области

2.1 Физико-географические особенности

Псковская область занимает юго-западную часть Северо-Западного Федерального округа РФ. Она граничит с тремя государствами — Эстония, Латвия, Белоруссия и четырьмя областями — Смоленской (на юге), Тверской, Новгородской (на востоке) и Ленинградской (на севере). Её площадь составляет 55.3 тыс. кв. км. Наибольшая протяжённость области с запада на восток составляет 202 км (по параллели г. Себежа), с севера на юг – 307 км (по меридиану г. Пскова).

Псковская область располагается на северо-западе Русской равнины. Большая часть области входит в состав обширной Прибалтийской низменности, на поверхности которой 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. На границе с Белоруссией и Смоленской областью выделяется Усвятская и Жижицкая низменности. На западе в пределах области располагаются отроги возвышенности Хаанья (Природа ..., 1974). Максимальная высота на территории псковской области 339 м над уровнем моря (Бежаницкая возвышенность), минимальная – 30 м (урез Псковско-Чудского озера).

Исходя из преобладающих типов рельефа, территорию области условно можно подразделить на западную, северную, центральную, восточную и южную части. В западной части располагается вытянутая с севера на юг Псковская низменность, которая на западе ограничена Латгальской и Хаанской возвышенностями и Северолатгальским поднятием, на востоке — Лужской, Судомской и Бежаницкой возвышенностями, на юге — Себежским поднятием. Северная часть низменности занята котловиной Псковско-Чудского озера, центральная и южная — бассейном р. Великой. Центральную часть области с севера на юг пересекает полоса возвышенного рельефа, включающая Лужскую, Судомскую и Бежаницкую возвышенности, которые разделены между собой низменностями – Хиловской и Соротьской. В восточной части Псковской области располагается юго-западная окраина Приильменной низменности, основная часть которой находится в Новгородской и Ленинградской областях. Поверхность низменности сильно заболочена. Южная часть области начинается возвышенным рельефом, который вытянут с запада на восток с южной стороны Бежаницкой возвышенности и включает Себежское и Великолукское поднятия, Валдайскую возвышенность. На крайнем юге области располагается Усвятская и Жижицкая низменности с Невельским и Усмынским поднятием. В целом, ландшафты Псковской области характеризуются значительным разнообразием.

Современный рельеф региона сформировался в ледниковом периоде в результате разрушения и отложения горных и осадочных пород. Около 12 тыс. лет назад, по окончании последней стадии Валдайского оледенения, здесь образовались 18 разнообразных типов ландшафтов по оценке Исаченко с соавторами (1965). Согласно последней, из опубликованных ландшафтных карт (Атлас ..., 1969) на территории региона выделяют четыре возвышенных холмисто-котловинных ландшафта, восемь ландшафтов равнинного типа и шесть плоских равнин с впадинами. Данные выделы различаются типом естественного дренажа, степенью увлажнения и его источниками.

Территория региона находится на стыке подзон южной тайги и подтаёжной области, границу между которыми условно проводят по широте г. Пскова. В связи с характером лесных группировок северная часть области (Гдовский, Плюсский, Псковский, Струго-Красненский и частично Печорский и Палкинский районы) относится к подзоне южной тайги, которая характеризуется широким распространением еловых лесов. Районы южной части области лежат в подзоне широколиственно-хвойных лесов и им свойственно значительное распространение широколиственных пород (Природа ..., 1974). По всей территории области встречаются берёзовые и осиновые леса. По низинным топким местам, по берегам водоёмов нередко образуются ольховники.

Луга распространены в южных районах немного шире, чем в северных. Среди них различают суходольные, расположенные на возвышенных частях рельефа, низинные, встречающиеся в низинах водорозделов и пойменные, находящиеся в речных долинах, заливаемых полыми водами. Наибольшее распространение в области имеют суходольные и низинные луга (Природа ..., 1974).

Преобладающим типом климата является умеренно-континентальный, смягчённый относительной близостью к Балтийскому морю и Атлантическому океану. Поэтому климат обладает чертами циклонического типа с преобладанием морских воздушных масс. Температурные условия и обеспеченность атмосферными осадками Псковской области весьма различны в разных её частях (Приложение 1, таблица 1, 2, 3).

Разница в наступлении периода вегетации между северной и южной частями составляет 5–7 дней. Для региона характерна сравнительно мягкая зима и умеренно-тёплое лето со средней температурой января от -3.3 до -5.6 °С и июля от $+14.5$ до $+18.3$ °С. В Псковской области за период наблюдений в среднем ежегодно выпадало 1068.65 мм осадков. При этом, на территории региона имеется густая речная сеть (почти $0.7-0.96$ км на 1 км²) с обилием мелких притоков и более 3700 озёр общей площадью 3261 км². Большинство озёр бессточные, питаются атмосферными и грунтовыми водами. Они составляют 71 % количества озёр области, а также типичны для озерно-ледниковых и болотных равнин. Сточные озера,

дающие начало ручьям и рекам, имеют постоянный или временный сток. На их долю приходится около 12 % озёр области. Проточные озера получили значительное распространение особенно в условиях холмисто-моренного рельефа, где они с реками образуют озерно-речные системы и занимают 17 % общего числа озёр (Лесненко, 2002). В зависимости от биологической продуктивности, на территории Псковской области, различают мезотрофные, эвтрофные, дистрофирующие и дистрофные озёра.

Болота (в основном в верховье) занимают около 8 % территории Псковской области, главным образом вдоль восточных и западных её границ.

Таким образом, в целом природные и погодные условия Псковской области весьма благоприятны для развития и обитания слепней.

2.2 Гидроландшафты

Термин «гидроландшафт» был ранее предложен (Медведев, Панюкова, 2005; Медведев, Айбулатов, 2012) для районирования территории с учётом факторов лимитирующих распространение комаров, мокрецов, мошек и слепней. В основу районирования должны быть положены факторы, определяющие распространение кровососущих двукрылых насекомых с учётом особенностей образа жизни и экологии каждой группы комплекса гнуса.

Одним из важнейших факторов, определяющих распространение насекомых, развивающихся в воде или влажном субстрате, служит обеспеченность территории водными ресурсами. Избыточное атмосферное увлажнение обуславливает интенсивный сток и формирование густой гидрографической сети на территории Северо-Запада России. При этом на территории Северо-Запада России находятся крупные речные системы и полноводные реки, а также более 160 тыс. озёр. Следует отметить, что подземное питание в среднем даёт около 25 % стока рек Северо-Запада России, тогда как на долю талых снеговых вод приходится до 40–50 % годового стока (на северо-востоке эта доля наиболее велика), и до 30 % – на дождевые осадки. В связи с этим гидрологический режим рек и озёр имеет резко выраженный сезонный характер и весенние паводки с разливами рек, имеющих развитую пойму, создают благоприятные условия для развития кровососущих двукрылых насекомых. Следствием избыточного увлажнения на территории Северо-Запада России также является заболачивание в тех местах, где сток затруднён из-за малых уклонов и слабой проницаемости грунтов. Наличие большого количества водоёмов и водотоков, образование значительного числа микроводоёмов в период снеготаяния, избыточная увлажнённость обширных территорий создаёт благоприятные условия для развития кровососущих двукрылых в лесной зоне Северо-Запада России. Места развития слепней приурочены к лесам и редколесьям,

безлесым низинным местам в долинах рек, к береговой зоне озёр и почвам переходных болот (Медведев и др., 2010).

Для характеристик гидроландшафтов Псковской области мы также предлагаем использовать следующие семь основных критериев, которые характеризуют преобладающие типы: 1) рельефа, 2) подстилающих грунтов, 3) почв, 4) растительности, 5) увлажнения почв, 6) подземных вод, 7) озёрности (Приложение 1, таблица 4) (Agasoï et. al., 2021).

1. Рельеф. По особенностям рельефа и увлажнённости мы выделяем пять типов рельефа: волнисто-сглаженный, волнисто-сглаженный увлажнённый, волнисто-сглаженный переувлажнённый, холмисто-котловинный и холмисто-волнистый.

2. Подстилающие грунты. По составу мы выделяем четыре типа грунтов: валунные суглинки, глины и пески; валунные суглинки, глины и пески с краевыми ледниковыми образованиями; пески, торф, валунные суглинки и глины; суглинки, глины, пески и торф.

3. Почвы. По особенностям структуры мы выделяем шесть типов почв: пойменные дерновые и слабоподзолистые; болотные торфяные и дерново-подзолисто-глеевые; слабоподзолистые, дерново-слабо- и среднеподзолистые; дерново-слабоподзолистые и болотные торфяные; дерново-слабоподзолистые; дерново-глеевые и дерново-подзолисто-глеевые.

4. Типы растительного покрова. По составу растительности мы выделяем шесть типов сообществ: берёзовые, берёзово-осиновые, сосновые зеленомошные леса и верховые болота; сосновые долгомошные и сфагновые леса, верховые и переходные болота; осиновые, берёзовые, сероольшаниковые, дубравные травяные леса и с/х земли; с/х земли и верховые болота; осиновые, берёзово-дубравные травяные леса и с/х земли; сосновые зеленомошные леса и с/х земли.

5. Тип увлажнения почв. По степени увлажнения мы выделяем шесть типов: нормальное увлажнение; постоянное избыточное увлажнение; нормальное и пойменный режим увлажнения; избыточное увлажнение поверхностно-почвенными водами и нормальное увлажнение; периодическое длительное избыточное и нормальное увлажнение; нормальное или кратковременно избыточное увлажнение.

6. Подземные воды. По степени обводнённости подземными водами мы выделяем три типа: водообильные и сильно водообильные горизонты; слабо обводнённые, умеренно и сильно водообильные горизонты; необеспеченные, слабо, умеренно водообильные горизонты; слабо обводнённые и умеренно водообильные горизонты.

7. Озёрность. По площади суммарного зеркала озёр мы выделяем четыре типа: площадь озёр от 0.1 % до 0.5 %, от 0.1 % до 2 %, от 1 % до 4 %, от 1 % до более 8 %.

Исходя из этих критериев на территории Псковской области по совокупности физических, климатических и географических характеристик можно выделить 12 ландшафтов, в составе которых мы выделяем восемь типов гидроландшафтов, связанных с особенностями обитания представителей сем. *Tabanidae* (Рисунок 9) (Приложение 1, таблица 5) (Агасой и др., 2019).

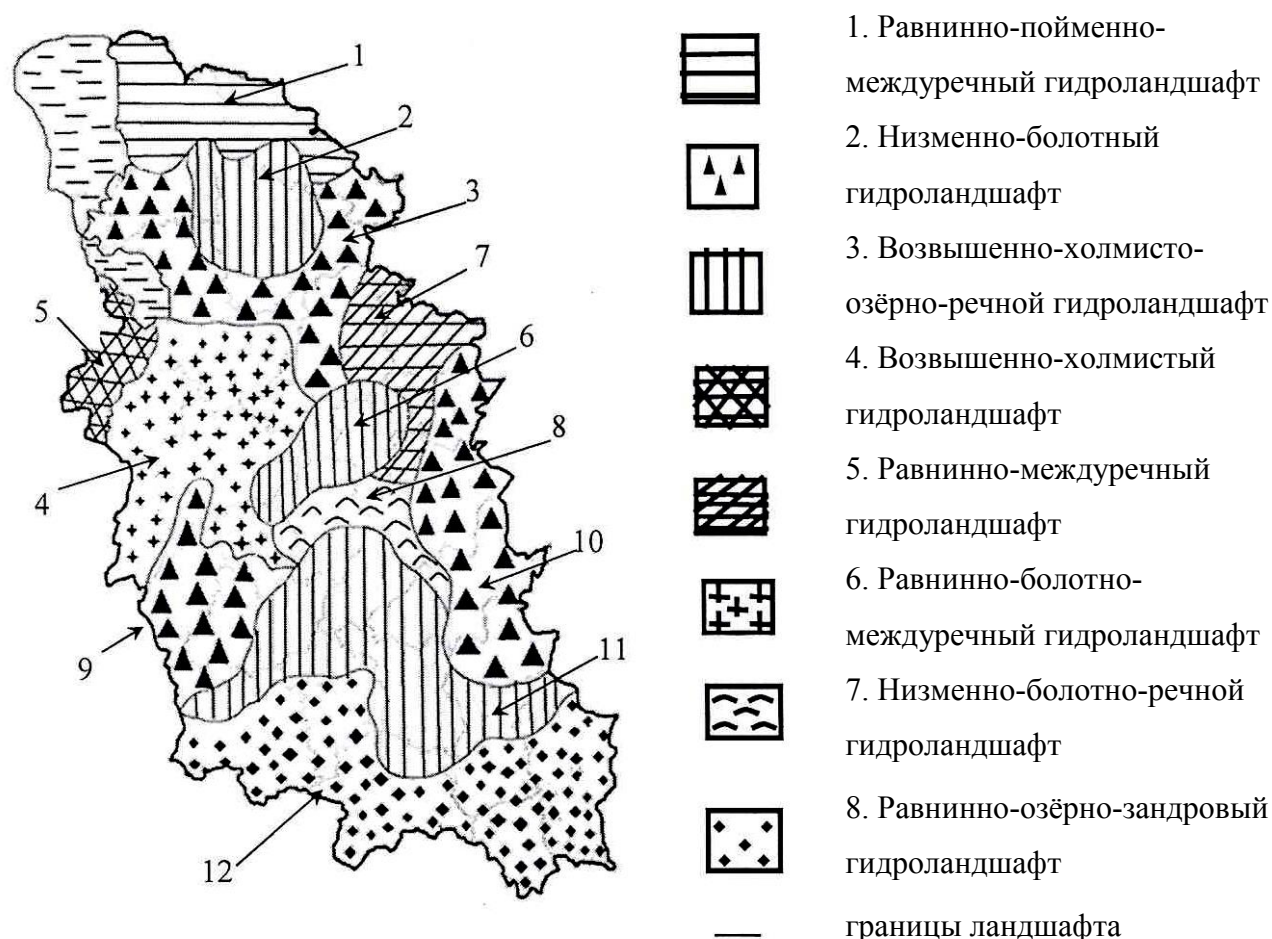


Рисунок 9 — Ландшафты и гидроландшафты Псковской области. Ландшафты: 1 – Плюский, 2 – Лужский, 3 – Прилужский, 4 – Великолукский, 5 – Печорский, 6 – Судомский, 7 – Шелонский, 8 – Соротский, 9 – Красногородский, 10 – Полистовский, 11 – Бежаницко-Вязовский, 12 – Себежско-Невельский.

Все выделенные нами гидроландшафты характеризуются определёнными особенностями (Рисунок 9). В частности, равнинно-пойменно-междуречный (1) гидроландшафт, относящийся к Плюскому ландшафту, занимает территорию Гдовского и Плюского районов. Рельеф представляет сложное сочетание волнистой или пологоволнистой моренной равнины с камовыми всхолмлениями. Грунтовые воды связаны с верхним опесчаненным горизонтом. Встречаются древние равнины, по которым текут реки Луга, Плюсса и ложбины стока талых ледниковых вод, с озеровидными расширениями,

заполненными озёрами. Здесь располагаются сравнительно крупные остаточные мелководные водоёмы и небольшие озера среди болотных массивов и в межкамовых котловинах. В поймах рек откладывается супесчаный и песчаный аллювий (Лесненко, 2002). Обширные междуречные пространства, удалённые от главных речных долин, заняты заболоченными территориями. Болота представлены водораздельными сфагновыми торфяниками. В междуречных пространствах господствуют долгомошные и сфагновые сосновые, еловые и мелколиственные леса. Также вдоль рек произрастают берёзовые, берёзово-осиновые и осиновые травяные леса. Климат ландшафта достаточно типичен для южной тайги Северо-Запада России, но несколько мягче, чем в восточных районах области (Agasoï et. al., 2021). На территории гидроландшата преобладают такие типичные биотопы для выплода слепней как низинные берега рек, низинные болота и берег проточного эвтрофного озера.

Низменно-болотный (2) тип гидроландшата можно выделить на территории трёх разных ландшафтов (Прилужского, Красногородского и Полистовского), которые отличаются географическим расположением и мезоклиматическими характеристиками (Рисунок 9). В этом гидроландшафте преобладают низинные, переходные и верховые болота и заболоченные берега рек, которые являются типичными местами для выплода личинок слепней.

Прилужский ландшафт вытянут от западного побережья Псковско-Чудского озера вдоль южной части Лужской возвышенности до Плюссы. По западному побережью Чудского и Псковского озёр тянется Псковско-Чудская впадина. Её поверхность представляет собой приозёрную низменную террасированную равнину. Многочисленные реки служат притоками Псковско-Чудского водоёма. На песчаных возвышенностях располагаются зеленомошные сосняки. Здесь отмечаются более высокие температуры, как летом, так и зимой, чем в Красногородском и Полистовском ландшафтах и более длительный безморозный период. Центральная часть Прилужского ландшафта приурочена к понижению рельефа коренных пород и находится между Лужской и Судомской возвышенностями. Поверхность ландшафта представляет низменную равнину, со слабо выраженными плоскими заболоченными впадинами, отделённые моренными повышениями. Речная сеть, относящаяся к бассейнам рек Великой и Шелони, довольно густая, но междуречья дренированы слабо вследствие плоского рельефа и близкого залегания под песками водоупорных моренных суглинков или озерно-ледниковых глин. Значительная часть слабо дренированных междуречий и широких озеровидных понижений заняты заболоченными урочищами с сфагново-долгомошными сосняками. Преобладают суходольные луга. Восточная часть Прилужского ландшафта расположена к западу от Ильмень-Волховской низины, в которую постепенно переходит. Плоские пониженные участки междуречий, с близко залегающими грунтовыми водами, представлены заболоченными урочищами с почвами дерново-глеевого типа. Растительность

представлена елово-берёзово-осиновыми лесами, зарослями серой ольхой, ив и суходольными лугами. Широко распространены переходные и верховые болота (Agasoï et. al., 2021).

Красногородский ландшафт представляет низменную озёрно-ледниковую равнину, которая на юго-востоке граничит с Бежаницкой возвышенностью, на юго-западе – Латгальской возвышенностью, а на севере открыта в сторону Нижне-Великорецкой равнины. Поймы рек Синяя, Исса и Великой неширокие и большей частью заболоченные. По климатическим условиям Красногородский ландшафт характеризуется относительно высокими суммами эффективных температур, длительным вегетативным периодом и ранним окончанием весенних заморозков. Дренирующее влияние рек невелико и на междуречьях грунтовые воды лежат неглубоко, способствуя заболачиванию. Озёр немного и расположены они среди болотных массивов и интенсивно зарастают. На слабо дренированных участках формируются торфянисто-подзолисто-глеевые почвы, верховые болота. Растительность представлена елово-сосновыми зеленомошными и долгомошными лесами (Agasoï et. al., 2021).

Полистовский ландшафт в центральной части занимает плоскую равнину на водоразделе Шелони – Полисти – Ловати, образовавшуюся после спада приледникового водоёма. На территории ландшафта сохранились несколько изолированных водоёмов, которые являются очагами заболачивания всей территории. Господствуют верховые болота, а также имеются низинные и переходные болота. По окраинам болот распространены сфагновые и долгомошные сосняки. Дренированные участки тянутся лишь узкими полосами вдоль рек и здесь встречаются еловые и елово-берёзовые леса. На междуречьях господствуют заболоченные леса. В южной части Полистовский ландшафт охватывает долину реки Ловать и Локня. Здесь находится значительная часть пойменных террас занятая болотами, преимущественно лесными низменного типа, с хорошо разложившимся торфом. На надпойменных террасах развиты дерново-подзолистые (луговые) поверхностно глееватые почвы, которые используются в качестве выгонов и частью распахиваются (Лесненко, 2002). Основными чертами климата является умеренно-холодная зима, сравнительно продолжительный и тёплый вегетационный период с наименьшим в области количеством осадков, а также в местных климатах сказывается влияние высокой степени заболоченности (Agasoï et. al., 2021).

Возвышенно-холмисто-озёрно-речной (3) тип гидроландшафта может быть выделен на территории Лужского, Судомского и Бежаницко-Вязовского ландшафтов, которые приурочены к одноименным возвышенностям, тянущимся с севера на юг через центр области (Рисунок 9). Здесь места для выплода слепней представлены заболоченными лугами, низинными травяными болотами, берегами ручьёв и рек.

Речная сеть Лужского ландшафта представлена довольно многочисленными мелкими реками, протекающими в глубоких древних долинах – реки Луга, Плюсса, Люта, Курья и Желча.

В центральной части Судомского ландшафта встречаются разреженные широколиственные леса. Замкнутые и полузамкнутые котловины этого ландшафта с обильным и застойным увлажнением заняты сырыми, заболоченными лугами и осоковыми болотами на дерново-подзолисто-глеевых почвах. Территория Судомской возвышенности характеризуется значительной степенью распаханности (Agasoï et. al., 2021).

Бежаницко-Вязовский ландшафт в западной части отделяет Великорецкую низину от полосы зандровых равнин, в центральной части занимает северную наиболее высокую часть Бежаницкой возвышенности, а на востоке является продолжением возвышенности и окаймляет с юга Ловатскую низину. Озёра сосредоточены в центральной части, почти все расположены в глубоких котловинах с сухими берегами и являются проточными. Котловины, ложбины, долины речек и ручьев заняты преимущественно маломощными низинными торфяниками, а также сырыми, закустаренными и замоховелыми лугами на дерново-глеевых почвах. На востоке ландшафта расположена густая сеть речек и ручьёв, принадлежащих к системе р. Ловати и здесь сравнительно немного озёр. Гидрографическая сеть центра Бежаницко-Вязовского ландшафта представлена небольшими речками и ручьями, относящимися к системе р. Великой. Климат характеризуется довольно холодной и длительной зимой, а также умеренно-тёплым вегетативным периодом с большим количеством осадков (Agasoï et. al., 2021).

Характер всех трёх ландшафтов определяют участки типичного холмисто-моренного рельефа, зандров и озёрно-ледниковых равнин. Вследствие значительной абсолютной высоты здесь наблюдается некоторое понижение летних температур, сокращение суммы эффективных температур, увеличение количества осадков и уменьшение продолжительности безморозного периода по сравнению с соседними равнинными ландшафтами. Холмы и гряды характеризуются интенсивным дренажем и неравномерным, неустойчивым увлажнением. Грунтовые воды особенно на холмах лежат на глубине до 20 м и более. Территория изобилует мелкими речками с неразработанными долинами, быстрым течением, извилистыми руслами. Многочисленные небольшие озера приурочены главным образом к котловинам камового и моренного рельефа. Преобладают слабо- и среднеподзолистые почвы. Коренные леса мало сохранились и преобладают берёзово-осиновые леса, сероольшаники, суходольные луга и пашни (Agasoï et. al., 2021).

Возвышенно-холмистый (4) гидроландшафт охватывает Печорский ландшафт, который занимает территорию Печорского района (Рисунок 9). В пределы данного ландшафта заходит

небольшая часть Ханья-Алуксенской возвышенности. Рельеф местности морено-холмистый и камовый на моренных суглинках и валунных песках. Территория ландшафта занята сосняками зеленомошными, сельскохозяйственными землями и верховыми сфагновыми болотами (Agasoi et. al., 2021).

Равнинно-междуречный (5) гидроландшафт охватывает бассейн реки Шелонь и принадлежит Шелонскому ландшафту (Рисунок 9). Поверхность ландшафта представляет моренную равнину. Рельеф имеет слабоволнистый характер и в северной части более расчленён, чем в южной. Климат ландшафта достаточно типичен для равнинной части Северо-Западной подтайги. Речная сеть негустая и представлена мелкими реками бассейна Шелони и отчасти непосредственными притоками оз. Ильмень. Озёр очень мало. Дренаж здесь хороший, преобладают дерново-слабоподзолистые почвы, преимущественно освоенные. В понижениях рельефа отмечается избыточное грунтовое или поверхностное увлажнение, а также обнаруживаются признаки поверхностного оглеения почв и места, переходящие в верховые болота. По границе с Полистовским ландшафтом территория характеризуется недостаточным дренажём, и имеются сфагновые болота. Значительные площади ландшафта заняты пашнями, суходольными лугами, а также кустарниками и мелколиственными лесами. По периферии болот долгомошные и сфагновые леса. Пойменные луга по берегам рек Шелонь и Судома развиты слабо, а также в значительной степени заболочены (Agasoi et. al., 2021).

Равнинно-болотно-междуречной (6) гидроландшафт соответствует Великоорецкому ландшафту и расположен в центральной части области (Рисунок 9). Он охватывает бассейн реки Великой на территории Псковского, Палкинского, Островского и Порховского районов. Великоорецкий ландшафт представляет собой низменную абразионо-аккумулятивную равнину. Река Великая течёт в древней долине. Наиболее типичны плоско-волнистые умеренно- или слабодренируемые плакорные урочища на глинах или тяжёлых суглинках. Почвообразующие породы характеризуются слабой водопроницаемостью. На повышенных участках формируются слабо подзоленные почвы, которые почти сплошь распаханые. Наиболее низкие плоские части ландшафта заняты преимущественно сырыми лугами, выгонами, зарослями кустарников и главным образом смешанными лесами. Встречаются неглубокие плоские заболоченные впадины с торфяниками и зарастающими реликтовыми озёрами. Крупные болота, возникшие на месте озёр, относятся к верховому типу. По окраинам их расположены переходные болота – сфагново-осоковые, часто с ярусом берёзы и ивы. Низинные болота встречаются повсеместно мелкими участками в понижениях и в речных долинах (Agasoi et. al., 2021).

Низменно-болотно-речной (7) гидроландшафт занимает территорию Соротьского ландшафта, который охватывает Соротьскую впадину, расположенную между Судомской и

Бежаницкой возвышенностями (Рисунок 9). В результате незначительного дренирующего влияния рек и неглубокого залегания грунтовых рек на междуречьях территории характеризуется сильной заболоченностью. Здесь преобладают заболоченные почвы (дерново-глеевые и подзолисто-глеевые), низинные болота и много крупных реликтовых зарастающих озёр. Дренированные урочища заняты преимущественно сосновыми лесами (Agasoï et. al., 2021).

К равнинно-озёрно-зандровому (8) гидроландшафту принадлежит Себежско-Невельский ландшафт, который охватывает юг Псковской области и относится к числу наиболее озёрных районов (Рисунок 9). Территория ландшафта представляет сглаженную озёрно-зандровую равнину. Основной фон в ландшафте создают урочища зандровых полей: волнистые, гривистые, грядовые, среди которых располагаются заболоченные ложбины, котловины и озёрные впадины (Лесненко, 2002). Приподнятые морены и зандровые урочища хорошо дренированы и отличаются неустойчивым увлажнением. Понижения заняты низинными сфагновыми болотами. Озера расположены в обширных заболоченных озерно-ледниковых впадинах и соединены между собой многочисленными речками и ручьями. Долины рек не разработаны и поймы выражены небольшими прерывистыми участками. Преобладают дерново-подзолистые почвы. Лесная растительность представлена мелколиственными лесами. Климат имеет характеристики сходные с таковым для Бежаницко-Вязовского ландшафта, а именно: довольно холодная длительная зима и умеренно-тёплый вегетативный период с большим количеством осадков. Встречаемость имаго обусловлены наличием в окрестностях деревень типичных стадий для выплода слепней – проточных озёр эвтрофного типа и сети мелиоративных канав (Agasoï et. al., 2021).

Глава 3 Материалы и методы

3.1 Объём материала

Материалом для исследования послужили имаго, личинки и куколки слепней Псковской области. Отлов имаго проводили в период 2011–2013 г. и 2016–2020 г., личинок и куколок собирали в 2011–2013 гг. и 2015–2020 гг.

Отлов имаго осуществляли с третьей декады мая по третью декаду августа в девяти биотопах, в которых или в радиусе 5 км от них находился какой-либо водоём (река, низинное болото, озеро и др.):

- 1) низинное травяное болото (1553 экз.);
- 2) берёзовый травяной лес (8702 экз.);
- 3) берёзовый дубравнотравяной лес (170 экз.);
- 4) еловый долгомошный лес (535 экз.);
- 5) сосновый долгомошный лес (265 экз.);
- 6) суходольный луг (5390 экз.);
- 7) низинный луг (5940 экз.);
- 8) низинный берег реки (725 экз.);
- 9) берег проточного эвтрофного озера (1880 экз.).

Всего за период исследований было отловлено и определено 25 160 имаго слепней.

Личинок и куколок собирали подекадно:

- 1) в 2011 г. во второй и третьей декадах июня, весь июль, во второй и третьей декадах августа;
- 2) в 2012 г. – в третьей декаде июня, второй декаде июля и первой декаде августа;
- 3) в 2013 г. в первой декаде июня;
- 4) с 2015 по 2017 г. – в первой и третьей декадах мая;
- 5) в 2018 и 2019 гг. – весь май;
- 6) в 2020 г. – в первой и третьей декадах мая.

Местами сбора личинок и куколок были следующие биотопы, типичные для развития преимагинальных фаз слепней:

- 1) берег непроточного эвтрофного водоёма (244 экз.);
- 2) низинный луг (59 экз.);
- 3) заброшенная мелиоративная канава (33 экз.);
- 4) песчаный берег р. Пскова (547 экз.);
- 5) придорожная канава с ивовыми кустарниковыми зарослями (13 экз.);
- 6) лесные противопожарные канавы соснового долгомошного леса (3 экз.);
- 7) песчано-галечный берег Тёплого озера (85 экз.);

- 8) заиленный песчаный берег Тёплого озера (4 экз.);
- 9) берега искусственного непроточного водоёма мезотрофного типа (3 экз.);
- 10) низинное осоковое болото (10 экз.);
- 11) берег водоотводной канавы вдоль автомагистрали (1 экз.);
- 12) низинный берег медленнотекущей р. Мирожка (9 экз.);
- 13) низинное гипновое болото (14 экз.);
- 14) берег проточного эвтрофного оз. Смолинское (12 экз.);
- 15) берег мелиоративной канавы на суходольном лугу (39 экз.);
- 16) берег проточного эвтрофного оз. Аннинское (17 экз.).

Все указанные станции типичны для развития преимагинальных фаз слепней. Всего было собрано 1093 личинки и 37 куколок, из которых в лабораторных условиях выводили имаго.

3.2 Пункты сборов и биотопы

Сбор материала проводили в 49 точках 15 районов Псковской области (Приложение 1, таблица 6; рисунок 10).

Детальное изучение фауны слепней большей части Псковской области, проведённое нами впервые, позволило получить достаточно точную картину их территориального распределения. Для удобства сравнения районы области мы объединили в части:

- 1) северная (Гдовский, Струго-Красненский р-ны)
- 2) северо-западная (Псковский р-н)
- 3) северо-восточная (Дновский р-н)
- 4) западная (Печорский, Островский р-н)
- 5) центральная (Пушкиногорский, Новоржевский р-ны)
- 6) восточная (Порховский р-н)
- 7) юго-западная (Палкинский, Опочецкий, Себежский р-ны)
- 8) юго-восточная (Локнянский р-н)
- 9) южная (Пустошкинский, Невельский р-ны).

Сбор имаго в исследованных районах проводился с 2018 по 2020 г. в июне и июле. Кроме того, для проведения мониторинговых исследований (фауны слепней, динамики их суточной и сезонной активности) был определён модельный участок, на котором отлов имаго осуществляли ежедекадно, начиная с третьей декады мая по третью декаду августа в период 2011–2013 гг. и 2016–2020 гг.

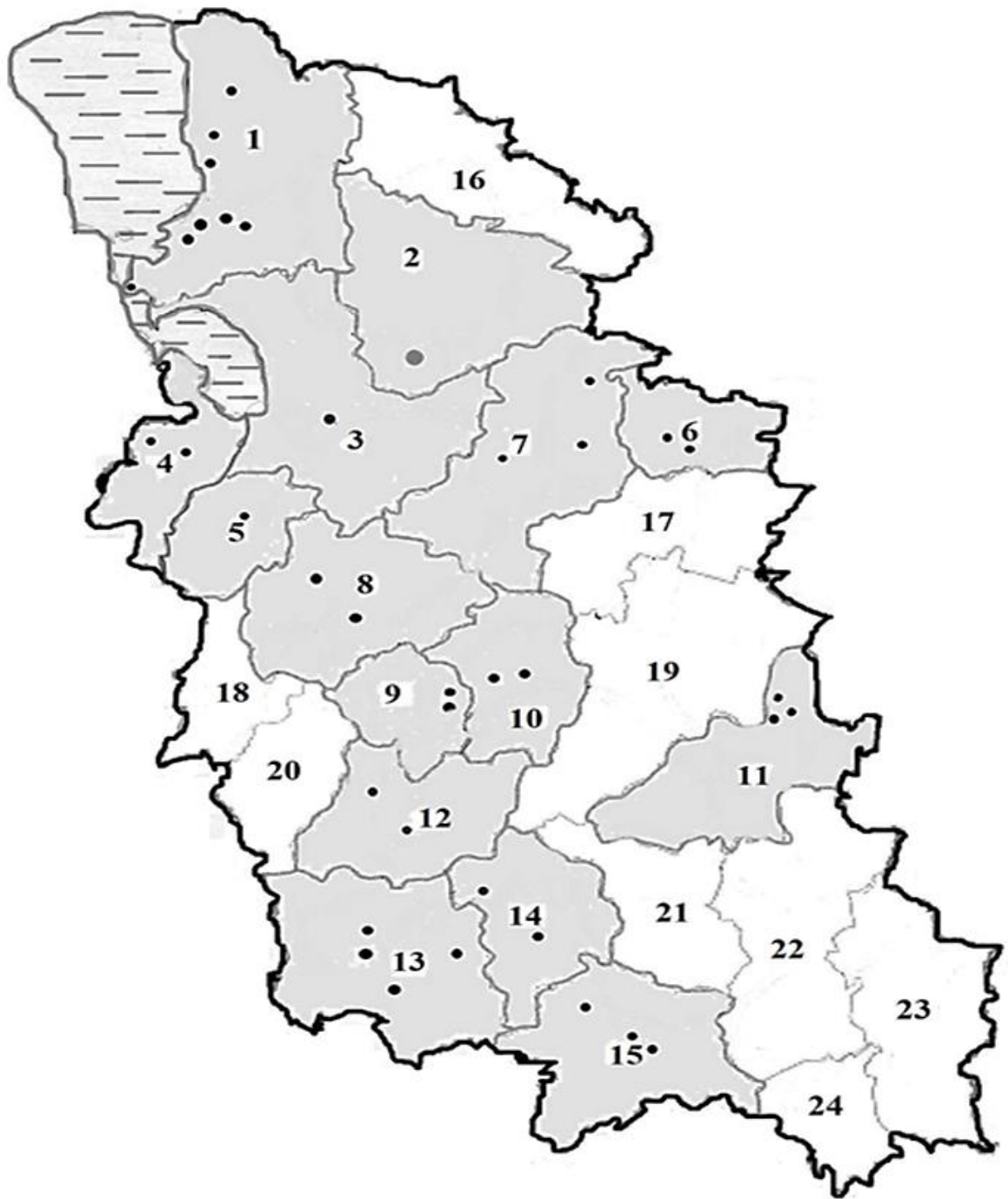


Рисунок 10 — Карта-схема Псковской области и места сборов слепней с привязкой к районам области. Район: 1 – Гдовский, 2 – Струго-Красненский, 3 – Псковский, 4 – Печорский, 5 – Палкинский, 6 – Дновский, 7 – Порховский, 8 – Островский, 9 – Пушкиногорский, 10 – Новоржевский, 11 – Локнянский, 12 – Опочецкий, 13 – Себежский, 14 – Пустошкинский, 15 – Невельский, 16 – Плюсский, 17 – Дедовический, 18 – Пыталовский, 19 – Бежаницкий, 20 – Красногородский, 21 – Новосокольнический, 22 – Великолукский, 23 – Куньинский, 24 – Усвятский.

Обозначения: ● – места сборов слепней, ● – модельный участок д. Молоди, — – границы административных районов, — исследованные районы

В качестве модельного участка была выбрана д. Молоди (58°02'14"N, 28°59'58"E) и её окрестности, расположенная в Струго-Красненском районе Псковской области. Район находится в пределах Лужской возвышенности, относящейся к подзоне хвойных лесов. Участок мониторинговых исследований характеризуется перепадами высот. Наивысшая точка сбора материала (д. Молоди) находится на высоте 126 м над уровнем моря, низшая (берег р. Пскова) на уровне – 71 м. В окрестностях д. Молоди произрастают мелколиственные леса, из которых преобладают березняки, растущие на наиболее дренированных участках. Здесь же располагаются влажно-разнотравные луга, которые характеризуются закустаренностью (ива ломкая), залесённостью (ольха белая) и заболоченностью. По краю деревни протекает р. Пскова.

Для точного определения климатических условий (температура, относительная влажность воздуха и количество осадков) были использованы данные метеостанции WMO ID=26264, расположенной в пос. Струги-Красные. Замеры климатических параметров на станции проводятся четыре раза в сутки. Согласно сведениям указанной станции, в период с 2011 по 2020 г. среднемесячные температуры воздуха в январе составляли –5.5 °С, в феврале – 6.1 °С, в марте –3.1 °С, в апреле +1.9 °С, в мае +8.3 °С, в июне +12.7 °С, в июле +14.5 °С, в августе +13.1 °С, сентябре +9.4 °С, в октябре +4.7 °С, в ноябре –0.6 °С и в декабре –2.2 °С. Количество дней с температурой выше +10 °С, в которые выпадали осадки, составляло от 27 до 57 дней в разные годы наблюдений. При этом среднемесячное количество осадков колебалось от 32.9 до 67.5 мм. Средняя годовая сумма осадков за весь период исследований составила 642.84 мм. Расчёт значения гидротермического коэффициента Селянинова показал, что в разные годы исследований он находился в диапазоне от 1.5 до 4.0, следовательно, по степени влагообеспеченности территория модельного участка может быть отнесена к зоне избыточного увлажнения (Приложение 1, таблица 1, 2, 3).

С целью изучения особенностей биотопического распределения слепней, в пределах модельного участка было выделено шесть биотопов (Рисунок 11):

- 1) берёзовый травяной лес (далее биотоп 1);
- 2) низинный луг (далее биотоп 2);
- 3) заброшенная мелиоративная канава (далее биотоп 3);
- 4) песчаный берег р. Пскова (далее биотоп 4);
- 5) придорожная канава с ивовыми кустарниковыми зарослями (далее биотоп 5);
- 6) суходольный луг вблизи р. Пскова (далее биотоп 6).

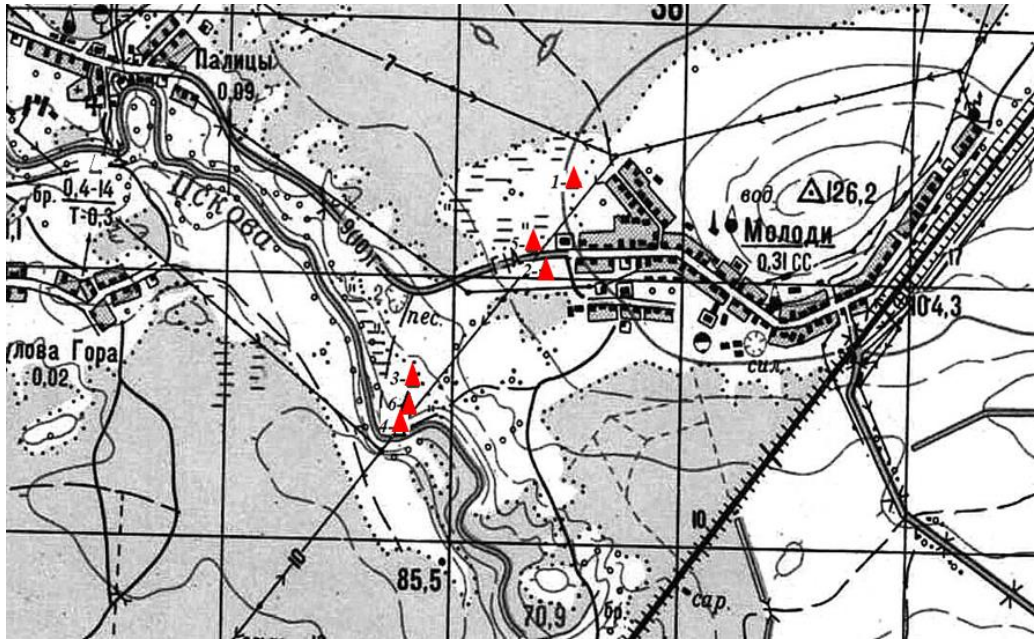


Рисунок 11 — Места сбора имаго и преимагинальных фаз в районе модельного участка (д. Молоди, Псковская область). 1- ▲ – берёзовый травяной лес (биотоп 1), 2- ▲ – низинный луг (биотоп 2), 3- ▲ – заброшенная мелиоративная канава (биотоп 3), 4- ▲ – песчаный берег р. Пскова (биотоп 4), 5- ▲ – придорожная канава с ивовыми кустарниковыми зарослями (биотоп 5), 6- ▲ – суходольный луг вблизи р. Пскова (биотоп 6).

Биотоп 1 расположен в 1 км от деревни на высоте 104 м над уровнем моря. Он находится в мелколиственном лесу, в котором преобладает берёза повислая (*Betula pendula*) и осина (*Populus tremula*). Под ними встречается крушина ломкая (*Frangula alnus*), ольха серая (*Alnus incana*), лещина обыкновенная (*Corylus avellana*). Травы многочисленные и разнообразные: ежа сборная (*Dactylis glomerata*), вейник наземный (*Calamagrostis epigejos*), лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), герань лесная (*Geranium sylvaticum*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), марьянник дубравный (*Melampyrum nemorosum*), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys*), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*). В этом биотопе располагается непроточный эвтрофный водоём, на берегах которого осуществляли сборы личинок и куколок. С юго-западной стороны водоёма по берегу образовались заросли ольхи серой (*Alnus incana*) и ивы ломкой (*Salix fragilis*). Прибрежная растительность представлена осоками, злаками, а также звездчаткой дубравной (*Stellaria nemorum*), будрой плющевидной (*Glechoma hederaceae*), хвощом лесным (*Equisetum sylvaticum*) и рогозом (*Typha* sp.). Берег водоёма пологий с богатой прибрежной растительностью, в которой преобладают осоки, злаки, гипновые мхи, с многочисленной фауной беспозвоночных (олигохеты, моллюски и т.д.). Значение водородного показателя (pH), в зоне ниже 10 см от уреза воды, находилось в пределах 6.5–7.3, а в зоне выше 10 см от уреза воды – 6.5–6.9. Температура

поверхностных слоёв и моховой массы проб в мае составила 14–16 °С, в первой половине июня – 17–19 °С. Ранее данный водоём использовали как место водопоя крупного рогатого скота. В настоящее время крупный рогатый скот в окрестностях д. Молоди отсутствует, однако в период сбора материала здесь неоднократно были отмечены многочисленные следы диких копытных животных (лось, косуля и т.д.). В биотопе 1 осуществляли сборы имаго, личинок и куколок (Приложение 1, рисунок 1А).

Биотоп 2 находится на проточно-увлажнённых почвах на высоте 101 м над уровнем моря. Растительный покров представлен разнотравно-злаковыми ассоциациями. Здесь в изобилии развивается луговик дернистый (*Deschampsia cespitosa*), бодяк разнолистный (*Cirsium heterophyllum*), колокольчик раскидистый (*Campanula patula*), лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), лютик едкий (*Ranunculus acris*), щавель кислый (*Rumex acetosa*), камыш лесной (*Scirpus sylvaticus*), герань луговая (*Geranium pratense*). В понижениях луга расположены заболоченные участки, которые покрыты гипновыми мхами (*Mnium* sp. и *Polytrichum* sp.) и окружены кустарниками ивы ломкой (*Salix fragilis*). В жаркие летние периоды некоторые заболоченные участки полностью пересыхают. Значение pH поверхностного слоя заболоченных участков луга лежит в пределах 4.0–4.5. Температура поверхностных слоёв и моховой массы проб в мае составляла 16–18 °С, а в первой половине июня – 19–21 °С (Приложение 1, рисунок 1Б).

Биотоп 3 представляет собой мелиоративную канаву, расположенную на высоте 80 м над уровнем моря. Рядом с ней расположен торфяник. С восточной стороны данная канава имеет крутой склон, на котором произрастают древесные породы – берёза повислая (*Betula pendula*) и осина (*Populus tremula*), а также многочисленные кустарниковые породы – ольха серая (*Alnus incana*), лещина обыкновенная (*Corylus avellana*). С западной стороны канава отграничена от суходольного луга полосой из кустарниковых пород. Данный участок является биотопом закрытого типа. Берега и дно канавы покрыты большим количеством растительных остатков (опавшими листьями и ветками кустарников). Значение водородного показателя поверхностного слоя грунта мелиоративной канавы в пределах от 7.2 до 7.5. Температура поверхностных слоёв грунта в мае составляла 10–12 °С, в первой половине июня – 14–16 °С (Приложение 1, рисунок 1В).

Биотоп 4 расположен на высоте 71 м над уровнем моря. Он представляет собой участок левого берега р. Пскова с заиленным прибрежным дном и пологим песчаным берегом. На этом участке река изгибается, имеет небольшую глубину и слабое течение из-за наличия запруды. В местах взятия проб в мае температура поверхностных слоёв грунта в зоне ниже 10 см от уреза воды составляла 10–12 °С, в зоне выше 10 см от уреза воды – 14–16 °С, в зоне выше 25 см от уреза воды – 18–21 °С, значение pH – 6.5 (Приложение 1, рисунок 1Г).

Биотоп 5 находится на высоте 103 м над уровнем моря, представляет собой придорожную канаву и располагается за д. Молоди напротив влажно-разнотравного луга. Со стороны дороги и луга берег канавы крутой, а с противоположной – пологий и покрыт гипновыми мхами (сем. Нурпасеae) с кочками осок и рогозом. Местами на пологом берегу канавы встречаются заросли ивы ломкой (*Salix fragilis*). Канавы в летний период не пересыхает, т.к. питается в основном за счёт грунтовых вод. Значение pH в моховой массе проб в пределах 6.8–7.7. Температура субстрата в мае составляла 16–23 °С (Приложение 1, рисунок 1Д).

Биотоп 6 представляет собой суходольный луг, расположенный на высоте 74 м над уровнем моря. Суходольные луга занимают наиболее хорошо дренированные сухие участки с песчаными почвами, часто на возвышенных элементах рельефа. К суходольным лугам относятся покрытые луговой растительностью надпойменные террасы рек и озер. Луг представлен злаково-разнотравными ассоциациями в составе которых преобладают из сем. Злаковых – душистый колосок (*Anthoxanthum alpinum*), тимopheевка луговая (*Phleum pratense*), из сем. Бобовых – чина луговая (*Lathyrus pratensis*), клевер луговой (*Trifolium pratense*), донник белый (*Melilotus albus*), из разнотравья – колокольчик круглолистный (*Campanula rotundifolia*), смолка обыкновенная (*Viscaria vulgaris*), икотник серый (*Berteroa incana*), лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta*), зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*), короставник полевой (*Knautia arvensis*), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*), виды рода манжетка (*Alchemilla*). С западной стороны луг граничит с р. Пскова, а с восточной стороны отграничен полосой из кустарника (Приложение 1, рисунок 1Е).

Отлов слепней на территории модельного участка проводили лишь в биотопах 1, 2 и 6, что было связано со сложностью отлова имаго в биотопах 3, 4 и 5 в связи с высокой степенью их зарастания кустарником. Личинок и куколок собирали в биотопах 1–5. Расстояние между точками сбора материала на модельном участке не превышало 1.8 км.

Помимо модельного участка личинок и куколок добывали в Гдовском (д. Пнево, д. Путьково и д. Залахтове), Псковском (д. Горнево и д. Верхние Галковичи), Палкинском (пгт. Палкино, д. Сысоево), Островском (д. Грызавино), Себежском (оз. Аннинское) р-нах, а также в г. Пскове (микрорайон Орлецы).

В указанных местах сбор проводили в различных биотопах. В частности, в районе д. Пнево было выделено два биотопа: берега противопожарной канавы (далее биотоп 7) и берег оз. Тёплого (далее биотоп 8). Биотоп 7 располагался в сосновом долгомошном лесу на расстоянии 500 м от д. Пнево. Берега канавы отвесные и дно покрыто растительными остатками. Наличие воды частично обеспечивается грунтовыми водами, но, в основном, за счёт атмосферных осадков. Поэтому в летний период канавы может пересыхать. Значение pH

субстрата на дне канавы находилось в пределах 4.8–5.6. Температура поверхностных слоёв субстрата на дне канавы в мае составляла 12–14 °С, а в сентябре – 10–11 °С.

Биотоп 8 представляет собой песчано-галечный берег оз. Тёплого, который располагается в 1 км от д. Пнево. Берег пологий, заросший тростником (*Phragmites communis*). Значение pH здесь во время сбора материала в 2011 г. составляло 5.6–6.3. Температура субстрата в сентябре находилась в пределах 11–14 °С.

Биотоп 9 находится в д. Путьково. Он представляет собой пологий заиленный песчаный берег оз. Тёплого, сильно заросший высшей водной растительностью (осоками и тростником). Показатель pH в этом районе на момент сбора в 2011 г. составлял 5.9, в 2012 г. – 6.5, температура песчано-илистого субстрата в сентябре была равна 14–16 °С.

Кроме того, в Гдовском р-не личинок и куколок собирали на берегу искусственного стоячего водоёма мезотрофного типа (далее биотоп 10), расположенного на окраине соснового леса вблизи Чудского озера на расстоянии 3.5 км от д. Залахтовье. Берега водоёма пологие, частично заросшие осоками, злаками и небольшими кустарниками ивы ломкой. Почва берега подзолистая с примесью песка и растительных остатков. В период сбора, в мае 2018 г., значение pH составило 5.7, а температура субстрата была равна 12–14 °С.

В Псковском р-не место сбора личинок и куколок находилось в 670 м от д. Горнево (далее биотоп 11). Оно представляло собой низинное осоковое болото, которое приурочено к заболоченным низинам, омываемым менее минерализованными водами. Местами берега болота покрыты тонким слоем гипновых мхов. Среди высшей водной растительности встречаются осоки, камыш, тростник и рогоз. В начале июня 2019 г. и в мае 2020 г., во время сбора материала, значение pH субстрата лежало в пределах 4.5–5.5, а температура мохового покрова на пологом берегу или кочек составляла 16–18 °С.

Кроме того, в Псковском р-не личинок собирали на берегах водоотводной канавы вдоль автомагистрали (далее биотоп 12) вблизи д. Верхние Галковичи. Канавы по берегам сильно заросла ивой ломкой, её дно покрыто большим количеством растительных остатков (опавшая листва и ветки). Почва по берегам канавы дерново-подзолистая с примесью песка. Водное питание канавы осуществляется за счёт атмосферных осадков. В жаркое лето канава пересыхает. В июне в 2013 г., в период сборов, значение pH составляло 6.2, а температура субстрата – 14–16 °С.

Биотоп 13 - низинный берег медленнотекущей р. Мирожка, находящийся в микрорайоне Орлецы. Почва у берега суглинистая с примесью песка и камней. Берега пологие, местами заболоченные и сильно заросшие высшей водной растительностью (осоками, рогозом, тростником и хвощом). В мае 2019 г. в районе сборов материала значение pH составляло 6.9–7.8, температуры поверхностных слоёв грунта – 14–15 °С.

В Палкинском р-не сбор личинок и куколок проводили на берегах проточного эвтрофного оз. Смолинское (далее биотоп 14), расположенного на территории пгт. Палкино. Берега озера пологие песчано-илистые с примесью растительных остатков (тростник, лиственной опад и остатки древесины), местами заросшие тростником. В мае 2019 г., в период сбора, значение pH здесь составило 6.5, а температуры поверхностных грунтов – 14–15 °С.

Кроме того, в Палкинском р-не сбор материала производили в низинном гипновом болоте (далее биотоп 15), расположенном в 150 м от д. Сысоево. Край болота местами зарастает ивой ломкой. Гипновые болота характеризуются развитием в наземном покрове гипновых мхов, чаще вместе с осоками и другими травянистыми растениями. Образуются они как в условиях сильно минерализованных вод, так и при увлажнении земель сравнительно мягкими водами. В мае 2019 г., во время сборов материала, значение pH составило 5.5, температуры мохового слоя – 17–18 °С.

Биотоп 16 представляет собой берег мелиоративной канавы, проходящей вдоль суходольного луга, расположен в 200 м от окраины д. Грызавино Островского р-на. Канавы полностью зарастает осоками и тростником. Пологие берега канавы покрыты гипновыми мхами, местами встречаются заросли ивы ломкой. Температура мохового слоя в мае 2018 и 2019 г., в период сборов, составила 10–12 °С, значение pH – 5.0.

Проточное эвтрофное оз. Аннинское (далее биотоп 17) находится вблизи одноимённого посёлка. Берега пологие, местами покрыты растительными остатками (лиственной опад, тростник, остатки древесины). Грунт берега галечно-песчаный, с плотным сплетением корней деревьев и тростника. В августе 2018 г. значение pH 6.5–7.3, а температура поверхностных грунтов 12–14 °С.

Сбор имаго осуществляли в биотопах, часть из которых соответствует описанным выше (берёзовый травяной лес – биотоп 1; низинный и суходольный луг – биотопы 2 и 6; низинный берег реки – биотоп 13; берег проточного эвтрофного озера – биотопы 14 и 17). Также отлов слепней проводили в таких биотопах как низинные травяные болота, расположенные вдоль автомагистралей, в берёзовых дубравнотравяных лесах, в сосновых и еловых долгомошных лесах.

Низинные болота находятся в понижениях рельефа. Поверхность низинных болот плоская, источником их питания служат грунтовые воды, богатые минеральными солями, здесь более разнообразный растительный покров (черная ольха, берёза, сосна, крушина, ива, иногда ель). В составе травянистой растительности преобладают осоки, тростник, вейник, камыш, рогоз, хвощи и др.

В древостое берёзовых дубравнотравяных лесов доминирует берёза повислая, нередко с существенной примесью осины, дуба, клёна, липы, вяза и ольхи чёрной. Подлесок выражен

лещиной обыкновенной (*Corylus avellana*), крушиной ломкой (*Frangula alnus*), рябиной обыкновенной (*Sorbus aucuparia*). Напочвенный покров развит пятнами. Доминируют такие дубравные виды как сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), подмаренник душистый (*Galium odoratum*), осоки, присутствуют папоротники. Моховой покров развит слабо или отсутствует. В основном присутствуют зеленые мхи, доминирует род *Pleurozium*.

К переувлажненным территориям приурочены сосняки долгомошные, которые распространены небольшими участками в понижениях рельефа. Древестой сосны обычно имеет в примеси ель, реже берёзу. Подлесок редкий, из крушины ломкой (*Frangula alnus*), ивы серой (*Salix cinerea*). На почве развит сплошной покров из кукушкина льна (*Polytrichum commune*). Для них характерно слабое развитие травяного покрова.

На переувлажненных территориях, заболоченных низинах растут ельники-долгомошники. В их древестое доминирует ель с примесью березы, иногда осины. Подлесок отсутствует, встречаются отдельные кусты крушины. В покрове развит кукушкин лен (*Polytrichum commune*) и сфагнум. Травянистый покров развит слабо.

Для определения типов биотопов, в которых отлавливали имаго, собирали личинок и куколок слепней использовали литературные данные (Атлас ..., 1969; Лутта, Быкова, 1970; Природа ..., 1974; Лесненко, 2002; Панюкова, 2005).

3.3 Методы сбора и определения

Сбор имаго проводили с помощью ловушки типа «Манитоба» (Thorsteinson et al., 1965; Скуфьин, 1973; Павлов, Павлова, 1986, 2003), энтомологического сачка «на себе», с прокормителя (коза) или с приманки (легковой автомобиль). На модельном участке в 2011 г. сбор слепней проводили энтомологическим сачком с прокормителя (коза), в 2012 и 2013 гг. использовали ловушку типа «Манитоба» и с 2016 по 2020 гг. слепней отлавливали в течение 20-минут энтомологическим сачком «на себе». Для изучения суточной динамики лёта на модельном участке отлов слепней осуществляли с периодичностью в два часа с помощью ловушку типа «Манитоба», размещённой на низинном лугу. Отлов слепней в биотопах закрытого типа (берёзовый травяной, берёзовый дубравнотравяной, сосновый и еловый долгомошный лес) выполняли энтомологическим сачком «на себе». Сбор в остальных исследованных районах осуществляли 20-минутным ловом энтомологическим сачком с легкового автомобиля.

Каркас ловушки типа «Манитоба» был изготовлен из металлической проволоки диаметром 2 мм и включал в себя два кольца: верхнее диаметром 0.25 м, нижнее – 1 м. Кольца соединялись между собой проволочными прутьями длиной 1 м. Наружная часть каркаса обтягивалась мелкоячеистым тканым материалом с размером ячейки 0.5–1.0 мм или

прозрачной полиэтиленовой плёнкой. К верхнему кольцу прикрепляли поперечную перекладину, к которой подвешивали полый шар таким образом, чтобы он на половину выступал за пределы нижнего кольца. В качестве шара использовали мяч диаметром 0.5 м, который окрашивали чёрной краской. На верхнее кольцо укрепляли прозрачную пластмассовую ёмкость объёмом 5 литров. Конусная часть её отрезалась таким образом, чтобы в неё можно было плотно вставить конусовидную часть прозрачной пластмассовой бутылки объёмом 2 литра. Такая конструкция ловушки приводила к тому, что слепни летели на крупный нагретый тёмный объект (шар), садясь на него, они попадали в район нижней части конуса. Затем, улета с шара, они летели вверх на свет, т.е. в узкую часть конуса, откуда через узкое горло 2 литровой ёмкости попадали в 5 литровую, из которой обратно практически вылететь не могли. Подобная конструкция ловушки оказалась достаточно эффективной и позволяла за несколько часов (3–5) интенсивного лёта поймать от 200 до 400 экземпляров слепней. При отлове табанид на лугу ловушка закреплялась на треноге высотой 2 м, либо на Г-образной перекладине высотой 1.8 м. При отлове слепней в лесополосе ловушка подвешивалась к сучьям деревьев на высоте от 1.5 до 2.0 м (Рисунок 12).

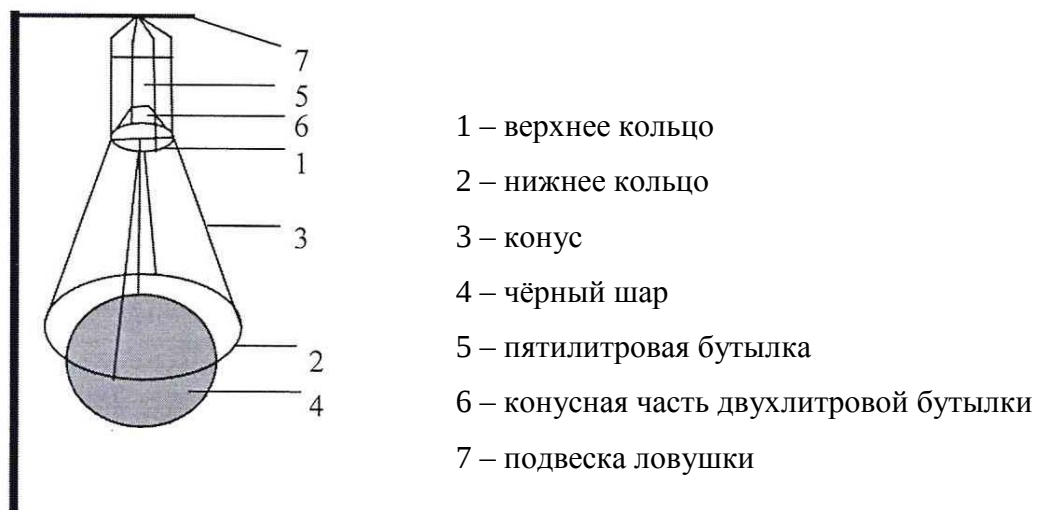


Рисунок 12 — Схема ловушки типа «Манитоба» (пояснение в тексте).

Энтомологический сачок имел следующие параметры: диаметр 30 см, глубина марлевого мешка 65 см и длина ручки 60 см. Отлов слепней с его помощью проводили методом кошения либо на открытом участке, либо рядом с автомобилем, выступавшем в качестве приманки. Время кошения составляло 20 минут. Пойманные экземпляры немедленно помещали в морилку, заряженную эфиром. Через 2–5 часов умерщвлённых слепней извлекали из морилки и накалывали на энтомологические булавки средних номеров (№1 или №2) с указанием даты и места сбора. В дальнейшем проводили определение их видовой принадлежности. Кроме того, часть слепней после отлова фиксировали в 70 % спирте или

помещали в морозильную камеру с целью дальнейшего вскрытия для работы с терминалиями (см. ниже).

Перед началом работы предварительно по литературным данным была оценена эффективность применения различных методов сбора слепней. В частности, по данным И.А. Будаевой и др. (2012) при использовании методов сбора энтомологическим сачком «на себе», с окна помещения, с помощью юловидной ловушки (аналог ловушки типа «Манитоба») и «луж смерти» наиболее эффективными оказались методы сбора энтомологическим сачком «на себя» и юловидная ловушка. По данным Л.З. Атнагуловой (2008) при использовании сборов сачком «на себе», ловушкой Скуфьина или с помощью «луж смерти», также наиболее эффективным оказался сбор «на себе». При этом, наибольшее сходство видового состава отловленных слепней отмечается между сборами «на себе» и ловушкой Скуфьина (сходство 81.48 %). Наши данные показали, что максимальный эффект, с точки зрения количества отлавливаемых особей и видов, как и предыдущих случаях, достигается при использовании методов сбора ловушкой типа «Манитоба», энтомологическим сачком «на себе» и на автомобиль, выступающий в качестве приманки. При этом последние два метода позволяют за одно и то же время охватить большую территорию и число точек сбора. Поэтому в работе применяли преимущественно метод сбора энтомологическим сачком «на себе» и на автомобиль, выступающий в качестве приманки.

Во время отлова имаго измеряли температуру воздуха с помощью анализатора почв «Soil Survey Instrument, model: KC-300», позволяющего измерять температуру воздуха и почвы, а также pH последней. Скорость ветра определяли с использованием крыльчатого анемометра (АСО-3) ГОСТ 636-74.

Сборы личинок и куколок производили по методике, предложенной К.В. Скуфьиным (1973). Для этого отмечали площадку размером 1×0.5 м так, что одна половина (0.5 м) располагалась выше уреза воды, а другая (0.5 м) ниже уреза воды. На лугах и болотах закладывались площадки размером 0.5×0.5 м. При этом металлической лопаткой, совком или граблями снимали поверхностный слой почвы, грунта, моховой или торфянистой массы на глубину до 15 см. Моховую массу раскладывали на клеёнке в сухом месте и небольшими порциями тщательно перебирали руками. Тяжёлые глинистые почвы, растительные остатки (опавшие листья и перегной), песчаные и илистые грунты промывали через два металлических сита, поставленных друг на друга. Размер ячеек верхнего сита 10×10 мм, нижнего – 1.7×1.7 мм. Во время сбора материала измеряли температуру и pH субстрата.

Видовую диагностику собранных личинок и куколок проводили по выведенным из них в лабораторных условиях имаго. Для этого личинок и куколок поодиночке помещали в пластмассовые стаканы объёмом 100–120 мл, на дно которых размещали субстрат с места

сбора и наливали воду до уровня 10–15 мм от дна, который постоянно поддерживали. Отверстие стакана затягивали бязью и закрепляли резинкой. Хищных личинок раз в 5 дней подкармливали личинками комара-звонца или нарезанными кусочками дождевого червя. Корм заменяли в среднем через 10–12 дней, а при загрязнении субстрата его заменяли свежим из места сбора личинок. После вылета взрослой особи личиночную шкурку и ротовой аппарат личинки фиксировали в 70 % спирте. Экзувий куколки подкалывали под выведенный экземпляр имаго. Часть собранных личинок погибала не доходя до стадии окукливания. Таких личинок фиксировали в 70 % спирте с целью проведения их дальнейшей видовой диагностики.

Личинки, собранные с июня по август в 2011–2013 гг., на модельном участке находились на ранних стадиях развития. Поэтому при содержании в стабильных лабораторных условиях при температуре 19–21 °С и естественном освещении (на подоконнике) до конца осени они не успевали приступить к окукливанию и проходили лишь 1–3 линьки до наступления зимнего периода. Поэтому этих личинок переводили на перезимовку. Для этого их в период с 1 декабря по 1 марта содержали в холодильной камере в темноте при температуре 4 °С. Во время зимовки личинок не кормили, а только контролировали влажность субстрата. В марте их извлекали из холодильной камеры и вновь располагали в лаборатории на подоконнике при температуре 19–21 °С. Этих личинок периодически подкармливали, меняли субстрат и контролировали его влажность. Количество зимовавших личинок составило 279 экз. Среди личинок не успевших перейти к окукливанию в год сбора и оставленных на перезимовку выжило лишь 50 экз. (18%). Особи, выжившие после зимовки и перенесённые в оптимальные условия для дальнейшего развития, приступали к окукливанию. Из этих личинок удалось вывести 30 экз. имаго, принадлежащих к 6 видам: *Atylotus f. fulvus* (1 экз.), *Hybomitra bimaculata* (4 экз.), *H. d. distinguenda* (18 экз.), *H. l. lundbecki* (4 экз.), *H. nitidifrons* c. (1 экз.) и *Tabanus bovinus* (2 экз.).

Кроме того, в мае 2011–2013 гг. производили сбор личинок за пределами модельного участка, в биотопах 7–9 и 12 (см. главу 3.2). Всего было собрано 97 экз. таких личинок. Все они находились на предкуколочной стадии развития и при содержании в стабильных лабораторных условиях при температуре 19–21 °С и естественном освещении (на подоконнике) 90 экземпляров успевали пройти цикл развития до вылета имаго, остальные личинки погибли.

В период с 2015 по 2020 гг. было собрано 946 личинок слепней. Среди них на предкуколочной стадии развития находилось 797 экземпляров, которые в стабильных лабораторных условиях, успевали пройти цикл развития до вылета имаго в год сбора. Остальные личинки погибли и были зафиксированы в 70 % спирте для дальнейшей видовой

идентификации. После окукливания личинка оставляла шкурку с ротовым аппаратом, которую фиксировали в 70 % спирте и в дальнейшем исследовали её морфологические особенности.

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), содержащих подробное описание и ключи для видового определения слепней Западной Европы и Европейской части России. Точность определений имаго слепней дополнительно проверялась по материалам фондовых коллекций Зоологического института Российской академии наук (С.-Петербург).

Видовая диагностика слепней по внешним морфологическим признакам достаточно хорошо проработана для большинства известных видов, за исключением представителей группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq. Поэтому, для уточнения видовой диагностики представителей этого рода обычно, как дополнение к внешним морфологическим признакам, используют особенности строения их терминалий. Если для самок строение терминалий изучено достаточно подробно и предложены ключи для определения их видовой принадлежности (Олсуфьев, 1937, 1962, 1977; Штакельберг, Тертерян, 1953; Виолович, 1968; Trojan, 1979; Вислевская, Гапонов, 2015; Ježek et al., 2017 и др.), то для самцов подобные сведения практически отсутствуют. Имеются лишь отдельные работы (Bonhag, 1951; Шевченко, 1960; Hennig, 1976; Олсуфьев, 1977; Тертерян, 1979; Trojan, 1979; McAlpine, 1981; Овчинникова, 1989; Wood, 1991; Sinclair et al., 1994; Rozkošný, Nagatomi, 1997; Вислевская, Гапонов, 2016а, 2016б; Ježek et al., 2017 и др.), в которых приводятся общие рисунки и схемы строения терминалий самцов без уточнения деталей, позволяющих составить определительные ключи. Поэтому, в дополнение к особенностям внешней морфологии, были детально изучены как прегенитальные сегменты и терминалии самцов слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq., выведенных нами в лабораторных условиях, так и экземпляров из фондовых коллекций ЗИН РАН и для них была составлена определительная таблица.

Всего было изучено девять видов самцов слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq.: *Hybomitra lurida* (Fällen, 1817), *H. nitidifrons confiformis* (Szilady, 1914), *H. bimaculata* (Macquart, 1826), *H. muehlfeldi* (Brauer, 1880), *H. distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909), *H. lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960), *H. ciureai* (Séguy, 1937), *H. nigricornis* (Zetterstedt, 1842), *H. montana montana* (Meigen, 1820). При этом, строение терминалий самцов всех указанных видов, за исключением *Hybomitra nigricornis* (Zetterstedt, 1842) и *H. montana montana* (Meigen, 1820), проводили как по собственному материалу, так и по материалу фондовых коллекций ЗИН РАН. Это связано с тем, что виды *Hybomitra nigricornis* и *H. montana montana* в Псковской

области встречаются единично, но достаточно часто отмечаются на территории Северо-Запада России. Среди выведенных нами самцов указанные виды отсутствовали. Всего было изучено 80 экз., из которых 55 экз. нами и 25 экз. – из фондовых коллекций ЗИН РАН. Часть выведенного и исследованного нами материала в количестве 10 экз. имаго самцов и тотальные препараты их терминалий были переданы в фондовые коллекции ЗИН РАН, а именно: *Hybomitra bimaculata* (1 экз.), *H. ciureai* (2 экз.), *H. distinguenda* (1 экз.), *H. lundbecki* (2 экз.), *H. lurida* (1 экз.), *H. muehlfeldi* (2 экз.) и *H. nitidifrons confiformis* (1 экз.).

Видовую принадлежность собранных личинок и куколок устанавливали путём определения выведенных из них имаго. В связи с тем, что особенности строения головной капсулы и ротового аппарата личинок изучены довольно слабо, но вместе с тем, они содержат важные признаки, позволяющие уточнять видовую принадлежность, начиная с 2018 года одновременно с определением личинок по вылетевшим имаго, проводили исследования строения их головной капсулы и ротового аппарата. Параллельно с этим изучали строение экзuvia куколок. Это позволило провести сравнительный анализ особенностей морфологии личинок и куколок, собранных нами, с аналогичными данными в литературе (Chvála, Ježek, 1969; Иванищук, 1970, 1977; Ježek, 1970, 1977a, 1977b, 1977c; Лутта, Быкова, 1982; Быкова, 1987; Андреева, 1990; Определитель ..., 2000; Павлова, Атнагулова, 2012) и провести видовую диагностику наших личинок и куколок, не завершивших своё развитие до вылета имаго. Ротовой аппарат личинок получали из их шкур, остающихся после окукливания. Всего удалось получить неповреждённый ротовой аппарат для личинок 10 из 17 видов выведенных имаго слепней. Для личинок семи видов найти неповреждённый ротовой аппарат не удалось, т.к. зачастую в ходе окукливания ротовой аппарат отрывается от личиночной шкурки, и некоторое время остаётся прикреплённым к краю куколки. В дальнейшем, в процессе движения куколки, он отрывается и теряется в субстрате.

Видовую принадлежность погибших личинок проводили по хетоидным полосам их покровов и особенностям строения ротового аппарата, как по данным полученным нами, так и по описанным в литературе (Chvála, Ježek, 1969; Иванищук, 1970, 1977; Ježek, 1970, 1977a, 1977b, 1977c, 1977d; Лутта, Быкова, 1982; Быкова, 1987; Андреева, 1990; Определитель ..., 2000; Пестов, Долгин, 2010). При этом, в дополнение к личинкам, из которых удалось вывести 17 видов имаго, среди погибших личинок удалось определить дополнительно 3 вида, не завершивших своё развитие до вылета в лаборатории. Таким образом, в целом, были исследованы личинки 20 видов слепней.

Экзувии куколок удалось получить для всех 17 видов выведенных слепней.

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, на наш взгляд, облегчающие работу с материалом и позволяющие получить более чёткие и надёжные результаты. В частности, в процессе сбора материала, в случае его большого объёма, часть особей, с целью сохранения, сразу после отлова фиксировали в 70 % спирте. Эти слепни в дальнейшем препарировались без кипячения в КОН. В ходе препарирования оказалось, что их мышцы, связки и межсегментные мембраны размягчаются не хуже, чем при вываривании в КОН. Таким образом, использование только спирта позволяет сократить время обработки терминалий слепней. Кроме того, в отличие от вываривания в КОН, выдерживание в спирте не приводило к изменению окраски отпрепарированного материала.

Изначально, для подбора оптимальной методики препарирования, терминалии замороженных или свежесушеных (не более одного года) слепней, без предварительного выдерживания в спирте, сразу помещали в термостат в 1 % раствор КОН при температуре 25–30 °С и выдерживали в течение суток. Последующее препарирование обработанных таким образом частей генитального аппарата и прегенитальных сегментов показало, что мышцы и связки достаточно хорошо размягчаются. Однако мембраны, связывающие тергиты между собой, размягчаются значительно хуже, что при разделении тергитов, зачастую, приводит к их повреждению. Для устранения этого затруднения слепней, предварительно, с целью размягчения покровов, накалывали на полипропиленовые пластинки или пенопласт и помещали на 2–3 часа в эксикатор, заполненный горячей водой (70–90 °С). После этого у слепней отрезали ножницами 1/3 концевой части брюшка, помещали её в пробирку (объёмом 12 мл) заполненную 70 % спиртом. Через 10–12 часов эту часть брюшка вынимали из пробирки и препарировали на часовом стекле в 70 % спирте с использованием микроскопа МБС-9. У самцов, помимо церок с эпандрием и гипандрия, также аккуратно отделяли 7 и 8-й сегменты. В этом случае, наряду с мышцами и связками достаточно хорошо размягчались и мембраны, что снижало вероятность повреждения тергитов при их разделении (Agasoї, 2021a).

Для препарирования терминалий слепней, хранящихся в сухом виде более одного года, вышеописанная методика не подходит, так как их связки, мышцы и мембраны сильно уплотняются и, как следствие, трудно размягчаются, что затрудняет разделение прегенитальных сегментов и элементов генитального аппарата. Поэтому, вначале сухие экземпляры слепней помещали на 2–3 часа в эксикатор, заполненный горячей водой (70–90 °С) для лучшего размягчения покровов тергитов, мышц, связок и мембран. Затем от брюшка слепней отрезали ножницами 1/3 от концевой части и переносили в пробирку с 70 % спиртом

на сутки, далее спирт заменяли на 1 % раствор КОН. Пробирку с материалом не кипятили, согласно методике Олсуфьева (1962), а помещали в термостат с температурой 25–30 °С. Через сутки пробирку вынимали из термостата и приступали к препарированию. В результате подобной обработки препарирование существенно облегчается, что позволяет без повреждений отделить части терминалий (Agasoï, 2021a).

С целью предотвращения повреждений при длительном хранении и многократном изучении терминалий слепней и ротового аппарата личинок изготавливали их тотальные препараты. Для этого нами была опробована монтирующая среда Cytoseal™ 60 (USA). Данная среда в настоящее время широко применяется при изготовлении гистологических препаратов, постоянных препаратов мелких насекомых и других членистоногих (Espinasa, 2015; Long, 2018). Эта прозрачная бесцветная жидкость, вязкость которой легко регулировать ксилолом. Она не меняет свой цвет с течением времени, а наличие в ней антиоксидантов препятствует выцветанию препарата. Положительным качеством среды является то, что она быстро растекается, что практически исключает образование пузырьков, а также быстро затвердевает (в течение 20–30 минут).

Перед изготовлением тотального препарата предметные и покровные стекла, с целью обезжиривания, заранее помещали в смесь раствора спирта с эфиром в соотношении 1:1. В процессе приготовления препарата на обезжиренное предметное стекло наносили небольшую каплю монтирующей среды Cytoseal™ 60 (USA) и тонким слоем распределяли на небольшом участке предметного стекла. Далее на этом участке в необходимом порядке раскладывали отдельные части терминалий, которые предварительно были выдержаны в 100 % спирте для удаления остатков воды. Предметное стекло с терминалиями выдерживали в течение 20–30 минут, в результате чего объекты, размещённые на тонком слое монтирующей среды, приклеивались к стеклу, что в дальнейшем исключало их смещение. После этого, на подготовленные таким образом части генитального аппарата, повторно наносили необходимое количество монтирующей среды, целиком покрывающей их. Это позволяло сохранить объёмным элементам терминалий свою форму и размеры, что крайне важно для дальнейшего их анализа. Через 20–30 минут, после затвердевания смолы на неё наносили необходимое количество монтирующей среды и покрывали всё покровным стеклом. Изготовленному препарату присваивали код, который указывали на этикетке под сухим экземпляром слепня, а также делали видовую и географическую этикетки (Agasoï, 2021a).

Приготовленные таким образом препараты, в ходе изучения терминалий и ротового аппарата, можно многократно использовать без опасения его повреждения. Кроме того, прозрачность монтирующей среды позволяет производить качественную фотосъёмку препаратов и использовать полученные снимки в дальнейшей работе. Методика

приготовления тотальных препаратов терминалий слепней с использованием в качестве монтирующей среды Cytoseal™ 60 (USA) предложена нами впервые.

Следует заметить, что терминалии слепней для последующего их изучения традиционно хранят в глицерине в микропробирках. В силу малых размеров пробирок и самих элементов терминалий, при многократном извлечении и помещении в них высока опасность повреждения этих структур. Поэтому для длительного хранения элементы генитального аппарата слепней и прегенитальные сегменты заключают в канадский бальзам. Кроме канадского бальзама, при изготовлении тотальных препаратов наземных членистоногих, в том числе и двукрылых, в качестве монтирующих сред используют жидкость Фора-Берлезе (Нестерова, 2008) и синтетическую смолу Euparal (Крупницкий, 2016). Однако использование канадского бальзама, жидкости Фора-Берлезе и смолы Euparal в качестве монтирующих сред при исследовании генитального аппарата слепней имеет ряд недостатков. В частности, указанные среды имеют длительный срок высыхания (1–30 суток), что вызывает сложности при размещении и сохранении положения мелких исследуемых элементов в определённом порядке на предметном стекле в процессе заливки под покровное стекло. Монтирующая среда Cytoseal™ 60 (USA) лишена этого недостатка (см. выше), поэтому мы предлагаем её в качестве альтернативы другим монтирующим средам (всего было изготовлено 55 тотальных препаратов терминалий самцов).

Для изучения головной капсулы и ротового аппарата личинок под бинокуляром аккуратно препарировали его отдельные элементы, из которых затем изготавливали тотальный препарат по методике, описанной выше для терминалий самцов (всего было изготовлено 117 тотальных препаратов головной капсулы и ротового аппарата).

Препараты терминалий и ротового аппарата личинок рассматривали под бинокуляром МБС-9 и тринокулярным микроскопом «MicMed-06» («Tr-R4»), которые были сопряжены с цифровыми камерами типа «VEC-135» (EVS) и Tourcam E3ISPM20000KPA. В процессе просмотра терминалий и ротового аппарата личинки каждый их элемент фотографировался. Все фотографии производились при одинаковом увеличении (бинокляр – объектив 2^X , микроскоп – 20^X). В дальнейшем фотографии просматривали на компьютере и распечатывали. На полученных изображениях измеряли соответствующие размерные параметры элементов генитального аппарата и проводили анализ их характеристик.

Терминалии двукрылых в фондовых коллекциях ЗИН традиционно хранятся в микропробирках с глицерином. Поэтому терминалии самцов слепней, полученных из фондовых коллекций ЗИН, препарировали и в дальнейшем размещали в капле глицерина на предметном стекле. Вокруг капли на предметное стекло накладывали кольцо из медной проволоки диаметром 0.15–0.25 мм, сверху каплю накрывали покровным стеклом, так чтобы

капля растекалась по нижней части покровного стекла. Покровное стекло при этом опиралось на проволочное кольцо, что позволяло сохранять расстояние между предметным и покровным стеклами равным диаметру проволоки. Это было необходимо для того, чтобы покровное стекло не расплющивало объёмные элементы терминалий. Изготовленный таким образом препарат изучали под микроскопом и фотографировали.

3.5 Математическая обработка данных

Для характеристики интенсивности лёта слепней на модельном участке использовалась шкала, предложенная К.В. Скуфьиным (1973). Согласно этой шкале, массовый лёт отмечается при количестве слепней свыше 50 экземпляров, пойманных сачком за 20 минут, стоя на одном месте «на себе», обильный лёт – 26–50 экземпляров, умеренный лёт – 11–25 экземпляров, слабый лёт – 4–10 экземпляров и единичный лёт – 1–3 экземпляра.

В основу подразделения видов по степени их обилия, были взяты показатели индекса доминирования, предложенные К.В. Скуфьиным (1973). Согласно этому индексу массовыми (доминирующими) считаются виды, число особей которых в сборах превышает 8 %, многочисленными (субдоминирующими) видами – от 2 до 8 %, малочисленными – от 0.5 до 2 %, редкими – от 0.1 до 0.5 % и единичные – менее 0.1 % (при сборах от 10 тыс. особей и более).

Особенности сезонной динамики лёта слепней и зависимость интенсивности лёта от абиотических факторов (температура, скорость ветра и относительная влажность ветра) изучали на основе данных мониторинговых наблюдений на модельном участке.

Во время наблюдений скорость ветра колебалась в пределах от 1 до 2.5 м/с изредка достигая 3 м/с. Вместе с тем, по литературным данным (Олсуфьев, 1977; Barros, 2001; Krčmar, 2004, 2005; и др.) нарушения в лёте слепней начинаются при скоростях ветра 3.5–4 м/с и выше. Поэтому, связь между интенсивностью лёта слепней и абиотическими факторами рассчитывали лишь для температуры и относительной влажности воздуха.

Для характеристики сезонной динамики лёта слепней использовали индекс сезонности, который рассчитывается по формуле:

$$I_s = \frac{\bar{y}_t}{\bar{y}_c}$$

где y_t – средний месячный (декадный) уровень показателя (количество особей) в конкретный месяц (декаду) за три и более года, y_c – среднегодовое значение показателя за весь период наблюдений (Громыко, 2005). Рассчитанные значения индекса сезонности сравниваются со значением 100 %. Если индекс сезонности превышает 100 % – это свидетельствует об увеличении, а если меньше 100 % – о снижении интенсивности лёта в исследуемые сроки за

весь период наблюдений. Для получения более точных результатов этот индекс нами рассчитывался не на месяц, а на декаду. Так как индекс сезонности рассчитывается для наблюдений продолжительностью не менее трёх лет (Громыко, 2005), то определение этого показателя проводилось нами для видов, которые отмечены в годовых сборах не менее трёх раз в течение периода наблюдений.

Связь суточной динамики лёта с абиотическими факторами (температура и относительная влажность воздуха) определяли с помощью коэффициента корреляции Пирсона. Согласно этой методике, высокая степень зависимости исследуемого процесса от факторов приходится на диапазон значений коэффициента корреляции от ± 1.0 до ± 0.7 , средняя – от ± 0.699 до ± 0.3 и слабая – от ± 0.299 до 0.0 (Громыко, 2005).

Оценка видового богатства, выравненности сообщества и доминирования отдельных видов слепней проводилась с использованием индексов Маргалефа, Шеннона и Бергера–Паркера.

Индекс Маргалефа отражает плотность видов на определённой территории. Чем выше индекс, тем большим видовым богатством (количеством видовов) характеризуется данная территория. Индекс рассчитывается по формуле:

$$D_{mg} = \frac{(S - 1)}{\ln N}$$

где S – общее число всех выявленных видов, N – общее число всех найденных особей (Мэгарран, 1992).

Индекс Шеннона характеризует разнообразие и выравненность сообщества. Его значение тем выше, чем больше в сообществе видов и чем меньше отличаются их численности. Индекс рассчитывается по формуле:

$$H' = - \sum p_i \times \ln p_i$$

где p_i – доля особей i -го вида;

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

(n_i – число особей i -го вида, N – общее число особей) (Мэгарран, 1992).

Для проверки значимости различий между выборочными совокупностями значений индекса Шеннона использовали параметрический критерий Стьюдента (t). Для этого предварительно определяли дисперсию индекса Шеннона ($VarH'$):

$$VarH' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2}{N} + \frac{S - 1}{2N^2}$$

Затем рассчитывали число степеней свободы по уравнению:

$$df = \frac{(Var H'_1 + Var H'_2)^2}{(Var H'_1)^2 / N_1 + (Var H'_2)^2 / N_2}$$

где N_1 и N_2 – общее число видов в двух выборках.

После этого определяли значения критерия Стьюдента:

$$t = \frac{|H'_1 - H'_2|}{(Var H'_1 + Var H'_2)^{1/2}}$$

и, по таблице критических значений t-Стьюдента, определяли уровень значимости показателя критерия Стьюдента (t) (Лакин, 1990).

На основе индекса Шеннона вычисляли показатель выравненности (E) видов в сообществе по их обилию (отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному):

$$E = \frac{H'}{\ln S}$$

где E изменяется от 0 до 1. Если $E=0$, то выравненность отсутствует, при $E = 1$ выравненность максимальная (равное обилие всех видов) (Пугачёв, 2000).

Индекс Бергера–Паркера выражает относительную значимость наиболее обильного вида:

$$d = \frac{N_{max}}{N}$$

где N_{max} – число особей самого обильного вида, N – общее число особей. Увеличение величины индекса означает уменьшение разнообразия и увеличение степени доминирования конкретного вида в сообществе (Berger, Parker, 1970).

Анализ фаунистической общности видового состава слепней исследованных территорий проводили с использованием коэффициента Жаккара. Коэффициент рассчитывается с использованием качественных данных по формуле:

$$K_j = \frac{c}{(a + b - c)}$$

где c — число видов, общее для двух сравниваемых группировок; a — число видов в первой группировке; b — то же, во второй (Песенко, 1982). Чем ближе значение коэффициента к 1, тем большим фаунистическим сходством обладают сравниваемые территории.

Для оценки комбинированного сходства двух биоценозов по обилию и видовому составу применяли коэффициент биоценологического сходства Вайнштейна (1967). Расчёт коэффициента проводится по формуле:

$$K = \frac{K_n \times K_j}{100}$$

где K_n — коэффициент общности удельного обилия, K_j — коэффициент фаунистического сходства Жаккара.

Коэффициент общности удельного обилия (K_n), представляет собой сумму минимальных значений удельных обилий каждого из видов:

$$K_n = \frac{\sum C_{min} \times 100}{a + b - \sum C_{min}}$$

где c — меньший (из двух) показатель обилия каждого вида, a — суммарное обилие всех видов в одной группировке, b — то же, в другой (Наумов, 1963; Чернов, 1975).

Поскольку сбор материала в разных районах производили в разные годы (за исключением модельного участка), то для получения максимально достоверных результатов, необходимых для сравнительного анализа, расчёт указанных выше индексов проводили для сборов, полученных в один и тот же календарный период, а именно — с первой декады июня по третью декаду июля.

Анализ зоогеографического, географического и ландшафтно-зонального распределения слепней осуществляли с использованием типологизации, предложенной С.Г. Медведевым (2009) для представителей комплекса гнуса Северо-Запада России. В соответствие с этой типологизацией названия ареалов образованы из трёх последовательно уточняющих друг друга частей. Первая часть названия ареала характеризуется терминами зоогеографических макровыделов (голарктический, транспалеарктический, западно-центральнопалеарктический, западнопалеарктический и т.п.). Вторая часть названия типа ареала сформирована из названий крупных континентов и их субрегионов (европейско-сибирский, европейско-азиатский и т.п.). Третья образуется от названия зоны, которую охватывает ареал (таёжный, неморальный, лесостепной, монтанный и т. п.).

Как отмечалось выше (см. главу 1.4.1), развитие слепней происходит во влажной или переувлажнённой среде и в значительной степени зависит от температуры. Поэтому, с целью выявления мест, благоприятных для развития и обитания слепней, территория Псковской области нами была поделена на районы, с учётом степени их увлажнения и температурных параметров. При проведении районирования анализировались факторы, влияющие на влагонасыщенность: распределение осадков, особенности рельефа и грунтов, а также водных объектов, представленных системой верховых и прочих болот, аккумулирующих и питающих различного размера водотоки, включая крупные реки, а также крупные озера. Для этого использовали возможности геоинформационной системы Q-GIS, где путём наложения слоёв карт водообеспеченности, климата, мезоклимата, грунтов, почв, растительности и рельефа Псковской области выделяли участки, наиболее подходящие для развития преимагинальных фаз. Такие участки мы, вслед за С.Г. Медведевым и Е.В. Панюковой (2005) обозначаем как гидроландшафты.

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием статистических функций редактора Excel, программ Statistica 7.0 и Past 4.0.

При анализе размерных характеристик элементов терминалий самцов слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Маск. использовали фотографии, полученные с тотальных препаратов. Фотографии предварительно распечатывали и уже по ним изучали соотношения размеров различных частей терминалий изучаемых слепней. 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) (Рисунок 13). Следует заметить, что абсолютные размеры терминалий исследованных слепней варьируют даже в пределах одного вида и поэтому не могут служить надёжным систематическим критерием. Поэтому, на наш взгляд, при проведении видовой диагностики правильнее использовать не абсолютные размеры, а соотношения различных участков исследуемых элементов. В качестве сравниваемых признаков нами были выбраны отношения расстояния от переднего края гипандрия до заднего края гонокситного шва к расстоянию от переднего края гипандрия до заднего края основания гонопод (а/б), расстояния от переднего края гипандрия до заднего края основания гонопод к длине гипандрия (б/в), длина выемки гипандрия к расстоянию от переднего края гипандрия до основания гонопод (д/в), наибольшей ширины выемки к её длине (г/д), наибольшей ширины церки к её наибольшей длине (е/ж), наибольшей длины церки к длине эпандрия (ж/з) (Рисунок 13А, Б). Все указанные размерные параметры были изучены для всех экземпляров исследованных самцов слепней (Agasoï, 2021b).

Анализ различий в соотношениях линейных размеров проводили с помощью U-критерия Манна–Уитни (Mann, Whitney, 1947):

$$U = \frac{n_1 \times n_2 + n_x \times (n_x + 1)}{2 - T_x}$$

где n_1 – объем выборки 1; n_2 – объем выборки 2; T_x – бóльшая из двух ранговых сумм; n_x – объем максимальной выборки: $n_x = \max(n_1, n_2)$.

Он представляет собой непараметрический статистический критерий, используемый для сравнения двух независимых выборок определённого количественного признака. Метод основан на определении того, достаточно ли мала зона перекрещивающихся значений между двумя вариационными рядами (ранжированным рядом значений параметра в первой выборке и таким же во второй). Чем меньше значение критерия ($U_{\text{эмл.}}$), тем вероятнее, что различия между значениями параметра в выборках достоверны. Оценка значимости критерия проводится с использованием зоны критических значений ($U_{\text{кр.}}$), границами которой служат точки X_1 и X_2 , являющиеся пределами стандартных отклонений $U_{0,05}$ и $U_{0,01}$ (Рисунок 14).

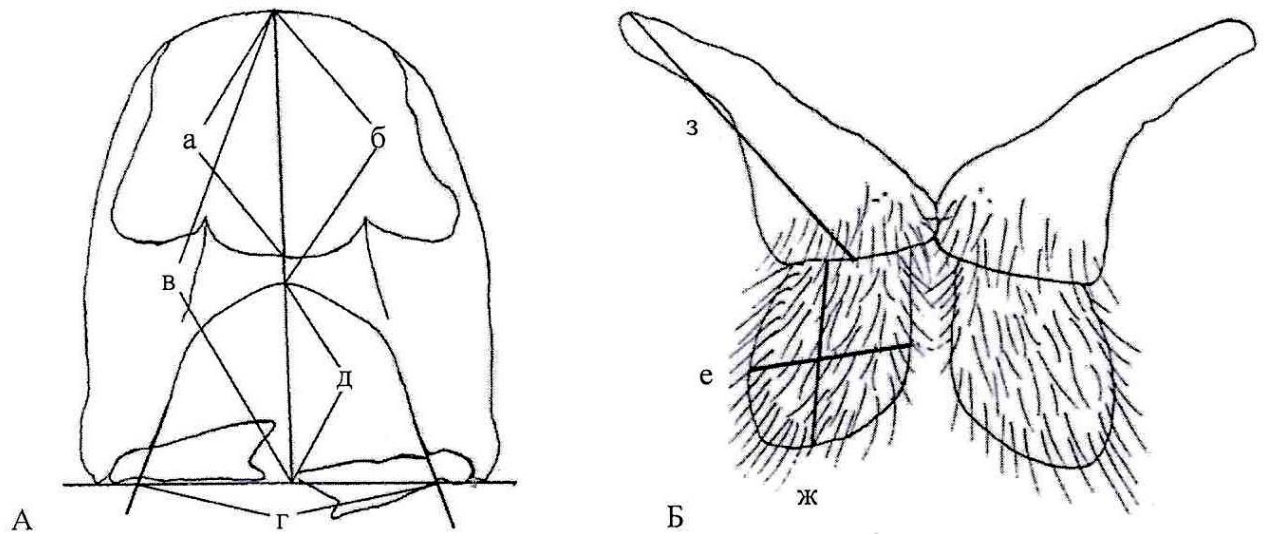


Рисунок 13 — А — Размерные параметры гипандрия (вид с дорсальной стороны), Б — Размерные параметры церок с эпандрием (вид с дорсальной стороны) (ориг.); а — расстояние от переднего края гипандрия до заднего края гонокситного шва, б — расстояние от переднего края гипандрия до заднего края основания гонопод, в — длина гипандрия, г — наибольшая ширина выемки гипандрия, д — длина выемки гипандрия, е — наибольшая ширина церки, ж — наибольшая длина церки, з — длина эпандрия.



Рисунок 14 — Ось значимости U-критерия Манна-Уитни (ориг.). Если $U_{\text{эмп.}} \geq X2$, то различия незначимы и не могут быть использованы для видовой диагностики (З. Н. Зн. — зона незначимости). Если $X1 \leq U_{\text{эмп.}} \leq X2$, то различия находятся в зоне неопределённости и могут быть использованы для видовой диагностики с осторожностью и в совокупности с другими признаками (З. Н. О. — зона неопределённости). Если $U_{\text{эмп.}} \leq X1$, то различия значимы и могут быть использованы для видовой диагностики (З. Зн. — зона значимости).

Глава 4 Результаты и их обсуждение

4.1 Фауна слепней Псковской области

4.1.1 Видовой состав

В результате проведённых исследований на территории Псковской области было отмечено 34 вида слепней, принадлежащих к шести родам, трём трибам и двум подсемействам (Таблица 1).

Таблица 1 – Объём материала, полученного в ходе изучения фауны слепней Псковской области в период с 2011 по 2020 гг.

Вид слепней	Ко-во пунктов находок вида	Личинки (экз.)	Куколки (экз.)	Имаго (экз.)
1	2	3	4	5
Подсем. Chrysopsinae				
Триба Chrysopsini				
Род Chrysops				
<i>Chrysops c. caecutiens</i> (L.,1758)	13	469	–	560
<i>C. divaricatus</i> (L.,1758)	16	–	–	53
<i>C. nigripes</i> (Ztt.,1838)	4	–	–	8
<i>C. relictus</i> (Mg.,1820)	8	85	–	31
<i>C. viduatus</i> (F.,1794)	27	25	–	777
Подсемейство Tabaninae				
Триба Haematopotini				
Род Haematopota				
<i>Haematopota crassicornis</i> (Wahlb.,1848)	9	–	–	55
<i>H. italica</i> (Mg.,1804)	5	–	–	27
<i>H. p. pluvialis</i> (L.,1758)	15	1	–	3921
<i>H. subcylindrica</i> (Pand.,1883)	15	–	–	1273
Род Heptatoma				
<i>Heptatoma p. pellucens</i> (F.,1776)	15	–	–	197
Триба Tabanini				
Род Atylotys				
<i>Atylotus f. fulvus</i> (Mg., 1820)	3	11	–	17
<i>A. rusticus</i> (L.,1767)	4	–	–	14
Род Hybomitra				
<i>Hybomitra arpad</i> (Szil.,1923)	27	1	–	284

Таблица 1 – Окончание

1	2	3	4	5
<i>H. auripila</i> (Mg.,1820)	1	–	–	12
<i>H. bimaculata</i> (Macq.,1826)	42	89	16	8038
<i>H. ciureai</i> (Ség.,1937)	40	75	2	496
<i>H. d. distinguenda</i> (Verr.,1909)	29	35	4	691
<i>H. kaurii</i> (Chv. et Lyn.,1970)	11	2	–	98
<i>H. lapponica</i> (Wahlb.,1848)	8	–	–	17
<i>H. lundbecki</i> (Lyn.,1959)	35	37	4	1362
<i>H. lurida</i> (Fl.,1817)	11	5	–	264
<i>H. m. montana</i> (Mg.,1820)	6	2	–	16
<i>H. muehlfeldi</i> (Br.,1880)	43	95	7	2807
<i>H. nigricornis</i> (Ztt.,1842)	1	–	–	1
<i>H. nitidifrons confiformis</i> (Chv. et M.,1971)	34	4	–	999
<i>H. tarandina</i> (L.,1758)	22	–	–	153
Род <i>Tabanus</i>				
<i>Tabanus a. autumnalis</i> (L.,1762)	3	1	–	3
<i>T. bovinus</i> (L.,1758)	14	4	–	81
<i>T. bromius</i> (L.,1761)	18	4	–	1344
<i>T. cordiger</i> (Mg.,1820)	4	77	–	7
<i>T. glaucopis</i> (Mg.,1820)	1	–	–	1
<i>T. maculicornis</i> (Ztt.,1842)	37	71	3	1504
<i>T. m. miki</i> (Br.,1880)	5	–	–	10
<i>T. s. sudeticus</i> (Zell.,1843)	8	–	–	41

В ходе проведённых исследований на территории Псковской области нами было отмечено 34 вида слепней. Вместе с тем, согласно литературным данным ранее в Псковской области было зарегистрировано 36 видов (Весёлкин, Костенко, 1982; Четверикова и др., 2010, 2014). При этом 33 вида, из обнаруженных нами, входят в их состав, а один лесной монтанный вид (*Hybomitra auripila*) отмечен на территории Псковской области впервые. Таким образом, в наших сборах отсутствует три вида из ранее описанных для Псковской области. Среди этих видов два (*Atylotus sublanaticornis*, *Chrysops rufipes*) не относятся к кровососам, а питаются на растениях. Поскольку в задачу настоящего исследования входило изучение лишь кровососущих слепней, соответственно мы отлавливали только их, и виды слепней,

питающиеся на растениях, в наших сборах не попадались. Согласно литературным данным таёжно-неморальный вид *Atylotus sublanaticornis* в Псковской области был отмечен всего один раз в Новоржевском районе в 1934 году (Олсуфьев, 1934), и больше этот вид на территории области не встречался. Лесостепной вид *Chrysops rufipes* единично регистрировали только в Себежском районе с 1979 по 1985 гг. (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.

Среди 33 видов, общих для отмеченных нами и описанных в литературе, таёжный вид *Hybomitra nigricornis* единично регистрировался в Локнянском районе с 2009 по 2011 гг., на территории государственного природного заповедника «Полистовский» (Медведев, Матов, 1999; Четверикова и др., 2014) и нами в 2020 г. на территории Порховского района. В тоже время, этот вид, как малочисленный, встречается на Северо-Западе России в Архангельской области (Четверикова, 2010), Ненецком автономном округе, Коми (Пестов, Долгин, 2013), Карелии (Лутта, 1970) и как редкий в Ленинградской, Новгородской и Вологодской областях (Штакельберг, 1916, 1919; Олсуфьев, 1934; Весёлкин, Костенко, 1982; Весёлкин, Константинов, 1988; Белова, Шабун, 2008). Таким образом, в целом для Северо-Запада России *Hybomitra nigricornis* нигде не встречается массово, а в его южных частях, в том числе в Псковской области, его поимки носят спорадический характер.

Неморальный вид *Tabanus glaucopis* на территории Псковской области отмечен с 1979 по 1985 гг. лишь в Себежском (Медведев, Матов, 1999) и нами в 2020 г. в Струго-Красненском районе. При этом он, как и таёжный вид *Hybomitra nigricornis*, для Северо-Запада России довольно редок и встречается как единичный (Ленинградская область, Ненецкий автономный округ, Республика Коми) либо как редкий (Новгородская область и Республика Карелия) (Лутта, 1970; Фёдорова, 2001; Айбулатов, 2009; Пестов, Долгин, 2013). Соответственно на территории Псковской области *Tabanus glaucopis* встречается крайне редко.

Лесной монтанный 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 встречается 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.

Имаго, собранные в Псковской области в 2019 г. в количестве 954 экз., были переданы для анализа на носительство туляремии в лабораторию ПЦР АО «Вектор-Бест» (г. Новосибирск) (Таблица 2).

Результаты исследования слепней, собранных нами в 2019 году (Таблица 2), проведённые в лаборатории ПЦР АО «Вектор-Бест» (г. Новосибирск), показали, что среди них на территории Псковской области, носителей туляремии не обнаружено. Вместе с тем, у них обнаружены риккетсии, видовая принадлежность которых в настоящий момент уточняется.

Таблица 2 – Видовой состав и количество слепней, отловленных в Псковской области в 2019 г. для анализа на заражённость бактерией *Francisella tularensis*

№	Вид	Количество собранных имаго (экз.)				
		Части области				
		Северная	Юго-западная		Южная	
		Административные районы				
		Струго-Красненский	Опочецкий	Себежский	Невельский	Пустошкинский
1	<i>Chrysops c.caecutiens</i>	50	—	—	—	—
2	<i>C. viduatus</i>	14	—	3	—	—
3	<i>Heptatoma p. pellucens</i>	10	—	—	—	—
4	<i>Hybomitra arpadi</i>	10	—	—	—	—
5	<i>H. bimaculata</i>	80	80	80	80	80
6	<i>H. ciureai</i>	—	10	10	10	10
7	<i>H. d. distinguenda</i>	—	10	—	6	—
8	<i>H. lundbecki</i>	30	30	30	30	10
9	<i>H. muehlfeldi</i>	30	30	30	30	30
10	<i>H. nitidifrons confiformis</i>	20	18	20	10	5
11	<i>Tabanus maculicornis</i>	20	8	20	10	—

4.1.2 Типы ареалов

Для оценки закономерностей распределения, частоты встречаемости, особенностей экологии слепней важно иметь представление о структуре их ареала. В настоящее время существуют разнообразные подходы к типологизации ареалов (Виолович, 1968; Бошко, 1973;

Олсуфьев, 1977; Медведев, 2009; Пестов, Долгин, 2013; Присный, 2019). Для описания ареалов кровососущих насекомых Северо-Запада России нами была использована типологизация, предложенная С.Г. Медведевым (2009).

В фауне исследованных нами слепней Псковской области преобладают виды с западно-центральнопалеарктическим ареалом (62 % – 18 видов). Значительно меньше видов с транспалеарктическим типом ареала (24 % – 8 видов), голарктическим (12 % – 4 вида) и западнопалеарктическим (12 % – 4 вида) типом ареала. При этом на долю слепней с западно-центральнопалеарктическим ареалом приходится 51.30 %, транспалеарктическим – 46.08 %. На долю слепней входящих в состав остальных ареалов приходится всего 2.62 % (Приложение 2, таблица 1).

Виды с западно-центральнопалеарктическим ареалом принадлежат к шести родам, представленным тремя трибами из двух подсемейств. Для слепней трибы *Chrysopsini* европейско-западносибирский подтип ареала присущ неморальному виду (*Chrysops viduatus*), а европейско-сибирский ареал таёжно-неморальному (*C. c. caecutiens*). Оба этих вида многочисленны на территории Псковской области.

В трибе *Haematopotini* из четырёх отмеченных нами видов два неморальных вида (*Heptatoma p. pellucens*, *Haematopota crassicornis*) с европейско-западносибирским подтипом ареала и два вида – лесостепной (*H. subcylindrica*) и неморальный (*H. p. pluvialis*) с европейско-сибирским. Среди этих видов доминирующим является *H. p. pluvialis*, субдоминирующим – *H. subcylindrica*, малочисленным – *Heptatoma p. pellucens*, редким – *Haematopota crassicornis*.

Слепни трибы *Tabanini* с западно-центральнопалеарктическим ареалом представлены 3 родами. В частности, род *Atylotus* содержит представителей с европейско-азиатско-североафриканским подтипом ареала (неморальный вид *A. f. fulvus*) и европейско-западносибирским (лесостепной вид *Atylotus rusticus*). Оба вида редко встречаются на территории Псковской области.

Род *Tabanus* содержит одного представителя с европейско-азиатским подтипом ареала (неморальный вид *Tabanus miki*) и трёх с европейско-западносибирским (неморальный вид *T. maculicornis*, лесостепные виды *T. bromius*, *T. autumnalis*). Неморальные виды *T. bovinus* и *T. glaucopis* с европейско-сибирским ареалом. При этом *Tabanus maculicornis* и *T. bromius* являются субдоминирующими видами, а остальные – редко встречающимися.

Триба *Tabanini* включает четыре вида из рода *Hybomitra* с европейско-сибирским подтипом западно-центральнопалеарктического ареала. Среди них три таёжно-неморальных (*Hybomitra l. lundbecki*, *H. nitidifrons confiformis*, *H. kaurii*) и один неморальный вид (*H. d.*

distinguenda). Виды *H. lundbecki*, *H. nitidifrons confiformis*, *H. d. distinguenda* отмечены как многочисленные, а *H. kaurii* как малочисленный.

Транспалеарктический ареал отмечен для восьми видов, относящихся к двум родам, двум подсемействам, двум трибам. Род *Chrysops* включает два вида – лесостепной (*C. relictus*) с европейско-сибирским подтипом ареала и таёжный (*C. divaricatus*) – с европейско-азиатским подтипом. Род *Hybomitra* содержит шесть видов, среди которых два таёжных (*Hybomitra tarandina*, *H. nigricornis*), три таёжно-неморальных вида (*H. bimaculata*, *H. muehlfeldi*, *H. montana*) с европейско-азиатским подтипом ареала и один лесостепной (*H. ciureai*) с европейско-сибирским подтипом. Виды *H. bimaculata* и *H. muehlfeldi* относятся к массовым, *H. tarandina* и *Chrysops relictus* – к малочисленным, а остальные к редко встречающимся.

Среди отмеченных на территории Псковской области слепней четыре вида из двух родов с европейско-азиатско-североамериканским подтипом голарктического ареала. К роду *Hybomitra* (Tabanini, Tabaninae) относятся два таёжных (*Hybomitra arpadi*, *H. lapponica*) и один таёжно-неморальный (*H. lurida*) виды. Род *Chrysops* включает один таёжный вид (*Chrysops nigripes*). Виды *Hybomitra lapponica* и *Chrysops nigripes* относятся к редким, а *H. arpadi* и *H. lurida* к малочисленным видам.

Из изученных видов четыре – с европейским подтипом западнопалеарктического ареала. Два из них неморальные виды (*Tabanus cordiger*, *T. sudeticus*), один – лесной монтанный (*Hybomitra auripila*). Все три вида принадлежат трибе Tabanini. Один вид относится к неморальному (*Haematopota italica*) и входит в состав трибы Haematopotini. Все из четырёх перечисленных видов на территории Псковской области относятся к редким.

Сравнение фауны слепней Северо-Запада России и Псковской области показало, что их распределение по типам ареалов сходно. Так, среди слепней Псковской области (34 вида), как и слепней Северо-Запада России (44 вида), наибольшее количество видов с западно-центральнопалеарктическим (18 видов в Псковской области и 21 на Северо-Западе России) и транспалеарктическим (8 видов в Псковской области и 9 на Северо-Западе России) ареалом (Соловей, Лиходед, 1966; Лутта, 1970; Весёлкин, Костенко, 1982; Весёлкин, Константинов, 1988; Медведев, Матов, 1990; Разнообразие ..., 2008; Четверикова, 2010; Пестов, Долгин, 2013; Агасой и др., 2020). На долю остальных трёх ареалов в Псковской области приходится 7, а на Северо-Западе России – 14 видов (Приложение 2, Таблица 2).

4.1.3 Численность

Анализ июньской фауны слепней в исследованных частях Псковской области показал, что наибольшее видовое богатство отмечено в юго-восточной (22 вида, Четверикова и др., 2014) и восточной (20 видов, наши данные), а наименьшее в северо-восточной части (8 видов, наши данные) (Агасой, 2012а, б, 2015, 2019б) (Приложение 2, таблица 3). Поскольку в июне

сборы слепней в юго-восточной части области не осуществлялись, то мы посчитали возможным для характеристики фауны слепней этого периода в данной части области использовать данные Т.Г. Четвериковой и др. (2014) за 2011 г.

Степень обилия различных видов июньской фауны слепней в исследованных частях области демонстрирует определённые закономерности. В частности, для всей исследованной территории общим является неморальный вид *Tabanus maculicornis*, который повсеместно, кроме северо-западной, северо-восточной (наши данные), а также юго-восточной (Четверикова и др., 2014) частей отмечен как многочисленный. Таёжно-неморальный вид *Hybomitra muehlfeldi* доминирует в сборах из восьми частей области и отсутствует в северо-восточной части (Приложение 2, таблица 3).

Таёжно-неморальные виды *Hybomitra bimaculata*, *H. l. lundbecki*, *H. nitidifrons confiformis* и таёжный вид *H. arpad*i встречаются повсеместно. При этом *Hybomitra bimaculata* везде встречается как доминирующий вид. Вид *H. nitidifrons confiformis* в северо-восточной части отмечается как доминирующий, в западной и южной как малочисленный, в остальных частях области как субдоминирующий. *Hybomitra l. lundbecki* доминировал в сборах из северо-восточной, западной, юго-западной и южной частей, встречался как субдоминантный в северной, центральной и восточной частях области, а в оставшихся отмечен как малочисленный. Таёжный вид *Hybomitra arpad*i в западной и юго-восточной частях принадлежит к доминирующим, в северной и южной – субдоминирующий, в северо-западной и центральной – редким, в оставшихся частях малочисленный вид.

С разной степенью обилия во всех частях области, кроме северо-восточной, встречаются неморальные виды *Chrysops viduatus*, *Hybomitra distinguenda* и лесостепной вид *H. ciureai*. Неморальный вид *Haematopota crassicornis* не отмечен в центральной части, а таёжный вид *H. tarandina* – в северо-западной части.

Ряд видов встречался лишь в отдельных частях области, при этом, как правило, они относились к редко встречающимся видам. В частности, таёжные виды *Chrysops nigripes* и *Hybomitra nigricornis* были зарегистрированы только в юго-восточной части, неморальный вид *Haematopota italica* – в центральной, лесостепной вид *Tabanus autumnalis* – в восточной части. В тоже время лесной монтанный вид *Hybomitra auripila*, который ранее на территории области не фиксировался, встречался только в наших сборах в западной части области как субдоминирующий вид.

Необходимо отметить, что в северной, центральной, юго-западной и южной частях области в 2018-2020 годах, среди отловленных нами особей таёжно-неморального вида *Hybomitra bimaculata*, единично была отмечена его редко встречающаяся тёмная форма *Hybomitra bimaculata bisignata* Macq. var. (13 из 2409 экз.).

Оценка видового разнообразия слепней исследованных районов с использованием индекса Маргалефа показала, что максимальное видовое богатство характерно для восточной ($D_{mg}=2.80$) и юго-восточной ($D_{mg}=2.80$) частей области. Наименьшее видовое богатство отмечено для северо-восточной части области ($D_{mg}=1.49$) (Рисунок 15).

Значения индекса Шеннона максимальными оказались для восточной ($H'=2.20$) и северной ($H'=2.05$) частей области, что свидетельствует об отсутствии здесь резко доминирующих видов. И, наоборот, для центральной ($H'=1.23$) и юго-западной ($H'=1.36$) частей области показатели этого индекса оказались минимальными, что указывает на слабую выравненность структуры сообщества и наличие в ней доминирующих видов (Рисунок 15).

Для сопоставления разнообразия и выравненности сообществ в разных частях области попарно рассчитывали уровни значимости различий индекса Шеннона между частями с использованием t -критерия Стьюдента. Расчёты показали, что различия между северо-западной и южной, северо-восточной и юго-западной, северо-восточной и южной, западной и юго-восточной, юго-западной и южной частями недостоверны (Приложение 2, таблица 4). Поэтому в дальнейшем при сопоставлении разнообразия и выравненности сообществ слепней между указанными частями области эти различия не учитывались.

Расчёт показателя выравненности видов по их обилию показал, что наиболее равное обилие всех видов отмечен в восточной ($E=0.74$), северо-восточной ($E=0.72$) и северной ($E=0.70$) части области, а наименьшее – в центральной ($E=0.42$) и юго-западной ($E=0.47$) частях области.

Анализ значений индекса Бергера-Паркера, в целом, подтвердил результаты, полученные с использованием индекса Шеннона, и показал, что чётко выраженное доминирование для отдельных видов имеет место в центральной ($d=0.68$) и юго-западной ($d=0.62$) частях области, где среди 19 и 22 видов на долю *Hybomitra bimaculata* приходится 68 % и 62 % (от общего количества особей) соответственно. В северной ($d=0.37$) и восточной ($d=0.32$) частях области значения индекса Бергера-Паркера оказались минимальными, что указывает на отсутствие чётко выраженных доминирующих видов, и подтверждает результаты, полученные в ходе расчёта индекса Шеннона (Рисунок 15).

Фаунистическое сходство оценивали с помощью коэффициента Жаккара. Расчёты показали, что наибольшее сходство отмечается между северной и юго-западной частями ($K_j=0.94$), северной и юго-восточной ($K_j=0.86$), западной и юго-западной ($K_j=0.84$), юго-западной и юго-восточной ($K_j=0.82$), северной и западной ($K_j=0.80$), наименьшее – между северо-восточной и центральной ($K_j=0.29$), северо-восточной и западной ($K_j=0.37$), северо-восточной и восточной ($K_j=0.40$) (Таблица 3).

Комбинированную оценку, сходства фауны слепней различных частей Псковской области по обилию и видовому составу, проводили с помощью коэффициента биоценологического сходства Вайнштейна (1967). Расчёты показали, что максимальное биоценологическое сходство отмечается лишь между юго-западной и северной ($K=0.56$), юго-западной и центральной ($K=0.51$) частями области, а минимальное – между северо-восточной и центральной ($K=0.02$) и северо-восточной и северной ($K=0.03$) частями области (Таблица 3).

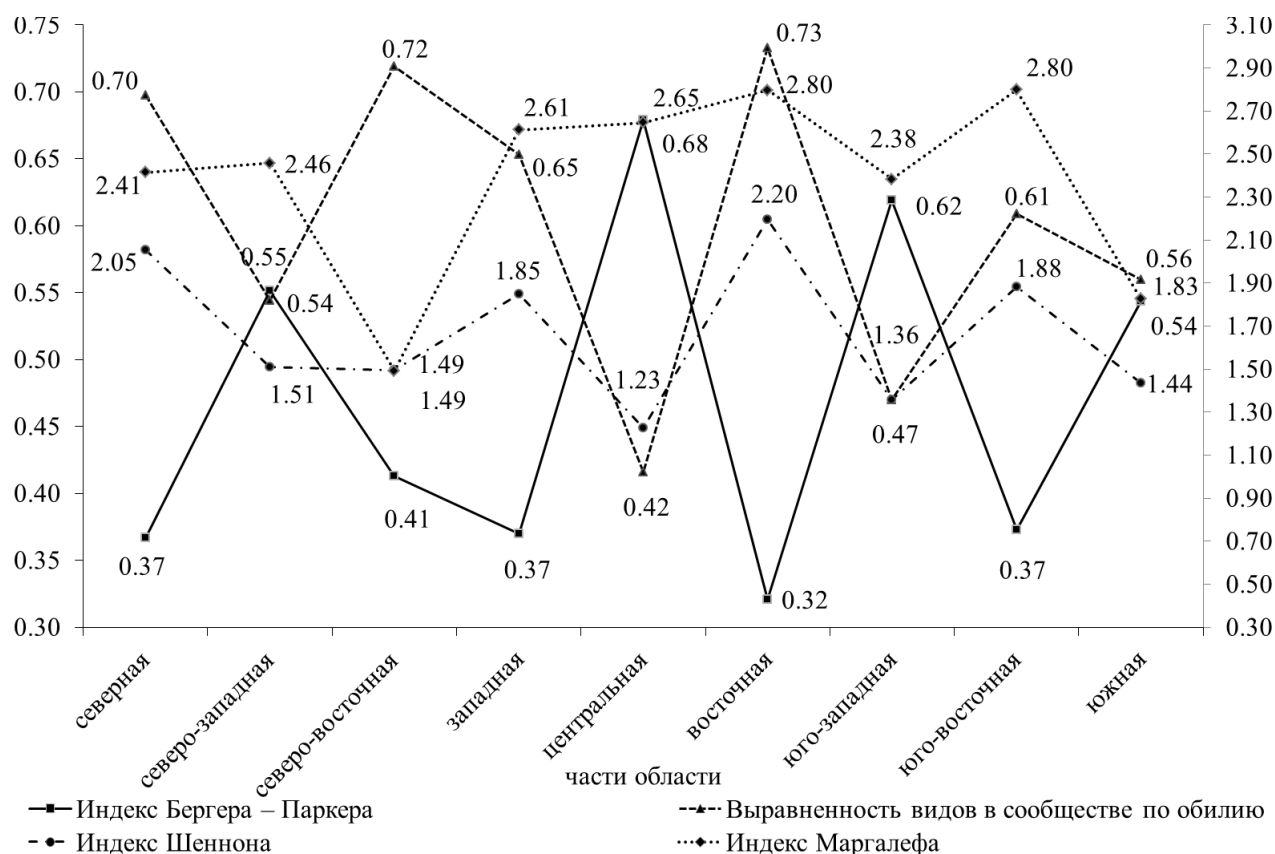


Рисунок 15 – Значения индексов Маргалефа, Шеннона, Бергера-Паркера и выравненности видов по обилию в июне для частей Псковской области. По основной оси Y указаны значения индексов Бергера-Паркера и выравненности видов в сообществе по их обилию, по вспомогательной оси Y – значения индекса Маргалефа и Шеннона. Значения индексов для юго-восточной части рассчитывали по данным Т.Г. Четвериковой и др. (2014).

Таблица 3 – Значение коэффициента фаунистической общности видового состава, общности удельного обилия и биоценологического сходства слепней в июне для частей Псковской области (левая нижняя часть – коэффициент Жаккара и общности удельного обилия, правая верхняя часть – коэффициент Вайнштейна)

Части области	Северная	Северо-западная	Северо-восточная	Западная	Центральная	Восточная	Юго-западная	Юго-восточная	Южная
Северная		0.13*	0.03*	0.20*	0.37*	0.24*	0.56*	0.39*	0.24*
Северо-западная	0.52 / 0.24		0.04	0.26*	0.23*	0.33*	0.15*	0.12*	0.28
Северо-восточная	0.42 / 0.06	0.41 / 0.10		0.05*	0.02*	0.04*	0.04	0.02*	0.05
Западная	0.80 / 0.25	0.50 / 0.53	0.37 / 0.13		0.26*	0.22*	0.26*	0.16	0.27*
Центральная	0.72 / 0.51	0.52 / 0.43	0.29 / 0.07	0.71 / 0.36		0.22*	0.51*	0.20*	0.33*
Восточная	0.69 / 0.34	0.71 / 0.46	0.40 / 0.10	0.61 / 0.36	0.56 / 0.39		0.22*	0.15*	0.27*
Юго-западная	0.94 / 0.59	0.48 / 0.32	0.44 / 0.08	0.84 / 0.30	0.76 / 0.67	0.60 / 0.34		0.27*	0.32
Юго-восточная	0.86 / 0.45	0.52 / 0.23	0.36 / 0.05	0.69 / 0.23	0.58 / 0.35	0.56 / 0.28	0.82 / 0.32		0.18*
Южная	0.6 / 0.40	0.53 / 0.54	0.52 / 0.11	0.58 / 0.47	0.52 / 0.63	0.57 / 0.46	0.57 / 0.56	0.50 / 0.34	

Примечание. * – части области достоверно различающиеся по индексу Шеннона (Приложение 2, таблица 4). Значения коэффициентов для юго-восточной части рассчитывали по данным Т.Г. Четвериковой и др. (2014).

Исследования июльской фауны северной, северо-западной, центральной, восточной, юго-западной, юго-восточной и южной частей Псковской области показали, что наибольшее видовое богатство отмечено в северной (20 видов) и центральной (19 видов) частях (Агасой, 2012а, б, 2015, 2019б;), а наименьшее в северо-западной (11 видов) части (Приложение 2, таблица 5).

При этом неморальный вид *Tabanus maculicornis* является общим для всех исследованных нами частей Псковской области и повсеместно, кроме северной и центральной частей, отмечен как многочисленный. В северной и центральной частях он был отмечен как массовый (Приложение 2, таблица 5).

Таёжно-неморальный вид *Hybomitra muehlfeldi*, неморальный вид *Chrysops viduatus* и лесостепной *H. ciureai* встречаются во всех семи частях области. Причём, *H. muehlfeldi* в восточной части принадлежит к многочисленным, в юго-восточной – к малочисленным, а в остальных частях области к доминирующим видам. Слепни *C. viduatus* доминируют в сборах из юго-западной части, в северной, северо-западной и центральной частях области встречаются как субдоминантный вид, а в остальных случаях отмечен как малочисленный или редкий. Лесостепной вид *H. ciureai* в юго-северной и юго-восточной частях принадлежит к редким видам, а в остальных частях области относится к многочисленным. Таёжно-неморальный вид *H. bimaculata* в июле был зарегистрирован во всех частях области за исключением юго-восточной. В четырёх частях он был отмечен как доминирующий, а в двух как субдоминирующий (Приложение 2, таблица 5).

Неморальный вид *Hybomitra d. distinguenda* отмечен везде, за исключением юго-восточной части области. Лесостепной вид *Tabanus bromius* отсутствовал лишь в южной части области. При этом степень обилия этих видов в разных местах наблюдений варьировала от массового до редкого вида (Приложение 2, таблица 5).

Ряд видов отмечен лишь в отдельных частях области. При этом, как правило, они относились к малочисленным или редко встречающимся видам. В частности, только в восточной части был зарегистрирован таёжный вид *Hybomitra nigricornis*. Необходимо отметить, что в северной и центральной частях области в 2018-2020 годах, среди отловленных особей таёжно-неморального вида *Hybomitra bimaculata*, нами единично была отмечена его редко встречающаяся тёмная форма *H. bimaculata bisignata* Маск. var. (5 из 389 экз.).

Оценка видового богатства слепней исследованных районов с использованием индекса Маргалефа показала, что максимальное видовое богатство характерно для северной ($D_{mg}=2.95$) и центральной ($D_{mg}=2.41$) частей области. Наименьшее видовое разнообразие отмечено для южной части области ($D_{mg}=1.83$) (Рисунок 16).

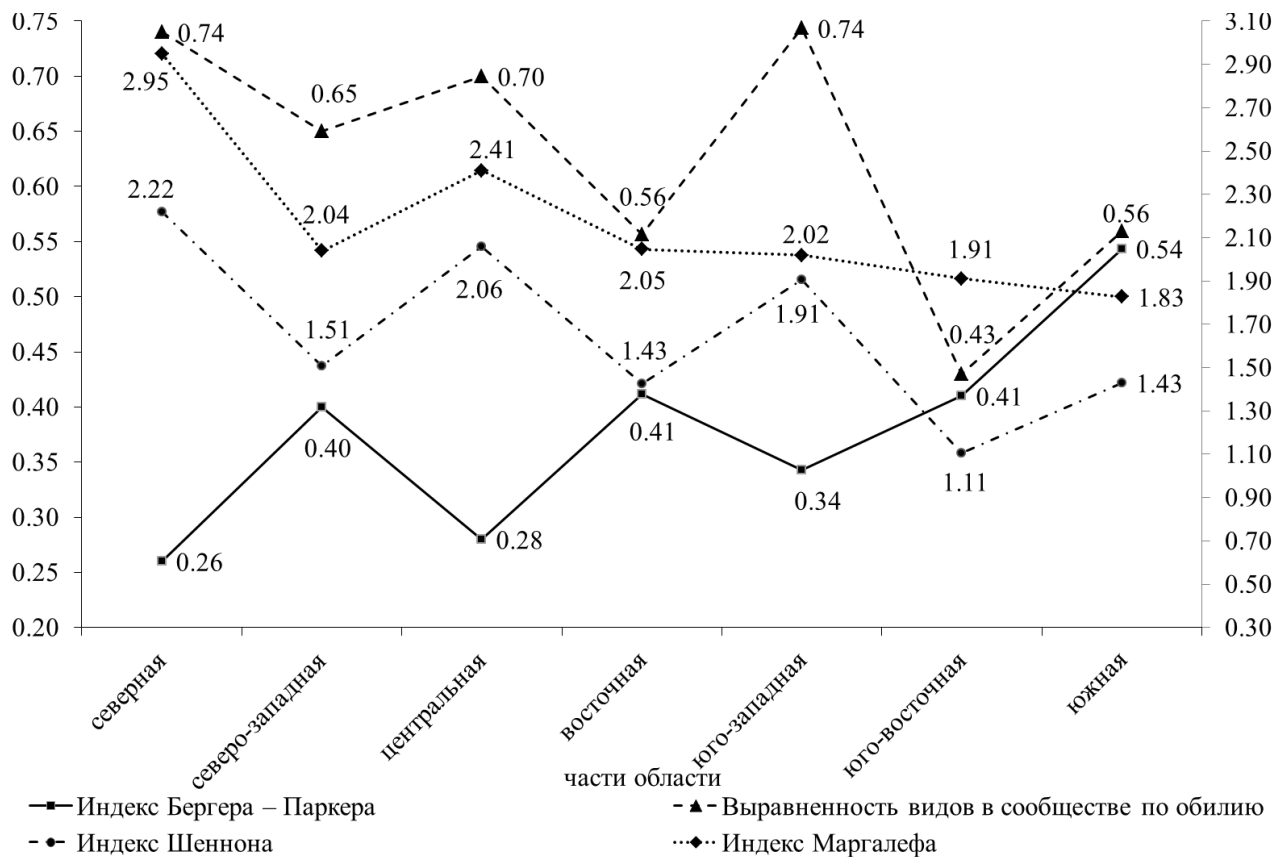


Рисунок 16 – Значения индексов Маргалефа, Шеннона, Бергера-Паркера и выравненности видов по обилию в июле для частей Псковской области. По основной оси У указаны значения индексов Бергера-Паркера и выравненности видов в сообществе по их обилию, по вспомогательной оси У – значения индекса Маргалефа и Шеннона.

Значения индекса Шеннона максимальными оказались для центральной ($H' = 2.06$) и северной ($H' = 2.22$) частей области, что свидетельствует об отсутствии здесь резко доминирующих видов. И, наоборот, для юго-восточной ($H' = 1.11$), восточной ($H' = 1.43$) и южной ($H' = 1.43$) частей области показатели этого индекса были минимальными, что указывает на слабую выравненность структуры сообщества и наличие в ней доминирующих видов (Рисунок 16).

Для сопоставления разнообразия и выравненности сообществ в разных частях области между ними попарно рассчитывали уровни значимости различий индекса Шеннона с использованием t -критерия Стьюдента. Расчёты показали, что различия между северо-западной и южной, восточной и южной частями недостоверны (Приложение 2, таблица 6). Поэтому в дальнейшем при сопоставлении разнообразия и выравненности сообществ слепней между указанными частями области эти различия не учитывались.

Расчёт показателя выравненности видов по их обилию показал, что его значение максимально в юго-западной ($E=0.74$), северной ($E=0.74$) и центральной ($E=0.70$) части области, а минимально – в юго-восточной ($E=0.43$) части области.

Анализ значений индекса Бергера-Паркера позволил отметить, что чётко выраженное доминирование отдельных видов имеет место в южной ($d=0.54$), юго-восточной ($d=0.41$) и восточной ($d=0.41$) частях области. При этом из 13 видов, отмеченных в этих районах, в южной части доминирует *Hybomitra bimaculata* (54 % от общего количества особей), в восточной - *Haematopota p. pluvialis* (41 %), в юго-восточной - *Tabanus bromius* (23 %) и *Haematopota p. pluvialis* (20 %). В центральной ($d=0.28$) и северной ($d=0.26$) частях области значения индекса Бергера-Паркера оказались минимальными, что указывает на отсутствие чётко выраженных доминирующих видов, и подтверждает результаты, полученные в ходе расчёта индекса Шеннона (Рисунок 16).

Расчёты коэффициента Жаккара показали, что наибольшее сходство отмечается между юго-восточной и юго-западной частями ($K_j=0.73$), юго-западной и восточной ($K_j=0.63$), центральной и северной ($K_j=0.63$), юго-западной и центральной ($K_j=0.60$), северной и восточной ($K_j=0.57$), юго-восточной и восточной ($K_j=0.53$), центральной и восточной ($K_j=0.52$), центральной и юго-восточной ($K_j=0.52$), наименьшее – между юго-восточной и южной ($K_j=0.30$), северо-западной и юго-восточной ($K_j=0.33$) (Таблица 4).

Расчёты коэффициента Вайнштейна (1967), показали, что максимальное биоценологическое сходство отмечается лишь между северной и восточной ($K=0.26$), а минимальное – между южной и юго-восточной ($K=0.01$) частями области (Таблица 4).

Таблица 4 – Значение коэффициента фаунистической общности видового состава, общности удельного обилия и биоценологического сходства слепней в июле для частей Псковской области (левая нижняя часть – коэффициент Жаккара и общности удельного обилия, правая верхняя часть – коэффициент Вайнштейна)

Части области	Северная	Северо-западная	Центральная	Восточная	Юго-западная	Юго-восточная	Южная
Северная		0.08*	0.19*	0.26*	0.12*	0.15*	0.05*
Северо-западная	0.40 / 0.21		0.038*	0.05*	0.11*	0.02*	0.1
Центральная	0.63 / 0.32	0.50 / 0.08		0.09*	0.09*	0.15*	0.12*
Восточная	0.57 / 0.45	0.41 / 0.13	0.52 / 0.18		0.13*	0.18*	0.02*
Юго-западная	0.50 / 0.25	0.50 / 0.23	0.60 / 0.15	0.63 / 0.21		0.09*	0.08*
Юго-восточная	0.44 / 0.35	0.33 / 0.47	0.52 / 0.29	0.53 / 0.34	0.73 / 0.13		0.01*
Южная	0.38 / 0.14	0.60 / 0.17	0.45 / 0.27	0.37 / 0.06	0.44 / 0.17	0.30 / 0.03	

Примечание. * – части области достоверно различающиеся по индексу Шеннона (Приложение 2, таблица 6).

Сведения о видовом составе и частоте встречаемости разных видов слепней в различных частях Псковской области, приводимые в работах более ранних авторов, малочисленны и крайне фрагментарны. Так, в литературе относительно подробно описан видовой состав лишь Локнянского (Четверикова и др., 2012, 2014) и Себежского районов (Весёлкин, Костенко, 1982; Медведев, Матов, 1999). Сопоставление сведений о фауне слепней этих районов, полученных в ходе наших исследований с литературными данными, позволило выявить как сходство, так и различия.

Сравнительный анализ видового состава слепней Локнянского района отловленных нами во второй декаде июля, с аналогичными данными, приведёнными в литературе (Четверикова и др., 2012, 2014), показал, что общими здесь являются 11 видов – два таёжных (*Chrysops divaricatus*, *C. nigripes*), два таёжно-неморальных (*Hybomitra muehlfeldi*, *Tabanus bromius*), четыре неморальных (*C. viduatus*, *Haematopota p. pluvialis*, *T. bovinus*, *T. maculicornis*) и три лесостепных (*C. relictus*, *Haematopota subcylindrica*, *Hybomitra ciureai*). Среди них в обоих случаях всегда доминировал неморальный вид *Haematopota p. pluvialis*. Вместе с тем, по данным Т.Г. Четвериковой и др. (2012, 2014), во второй декаде июля на территории Локнянского района доминирующим был также таёжно-неморальный вид *Hybomitra bimaculata*, а по нашим данным в этот период этот вид здесь отсутствовал, но доминировали лесостепные виды *H. subcylindrica* и *T. bromius*. Кроме того, в наших сборах, по сравнению с данными Четвериковой и др. (2012, 2014), отсутствуют ещё три неморальных (*Atylotys f. fulvus*, *Haematopota crassicornis*, *Hm. italica*), два таёжно-неморальных (*Hybomitra lurida*, *H. nitidifrons confiformis*), один лесостепной (*Atylotys rusticus*) и один таёжный (*Hybomitra arpadi*) вид. При этом нами отмечены два таёжно-неморальных вида (*Chrysops c. caecutiens*, *T. s. sudeticus*), которые в сборах Т.Г. Четвериковой и др. не фигурируют. На наш взгляд, указанные различия в видовом составе слепней связаны с тем, что: во-первых, большинство видов слепней Локнянского района, которые отсутствуют в наших сборах, относятся к малочисленным или редким; во-вторых, отсутствие в наших сборах слепней рода *Hybomitra* связано с различиями в погодных условиях во время наблюдений Т.Г. Четвериковой и др. (2012, 2014) и наших. Во время проведения сборов Т.Г. Четвериковой температура воздуха была на 2–3 °C выше, а относительная влажность на 8–11 % ниже, чем в период наших сборов. По нашим наблюдениям представители рода *Hybomitra* активнее летят во время тёплой и сухой погоды.

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 общими здесь являются 20 видов, из которых три таёжных вида (*Chrysops divaricatus*, *Hybomitra arpadi*, *H. tarandina*), шесть таёжно-неморальных (*C. c. caecutiens*, *H. bimaculata*, *H. l. lundbecki*, *H. lurida*, *H. muehlfeldi*, *H. nitidifrons confiformis*), семь неморальных (*C. viduatus*, *Haematopota p.*

pluvialis, *Heptatoma p. pellucens*, *Hybomitra distinguenda*, *Tabanus bovinus*, *T. maculicornis*, *T. s. sudeticus*) и четыре лесостепных (*C. relictus*, *Haematopota subcylindrica*, *Hybomitra ciureai*, *T. bromius*). Среди них в обоих случаях, как и в Локнянском районе, доминировал таёжно-неморальный вид *Hybomitra bimaculata*. При этом в 1980 г. в Себежском районе также доминирующими были таёжно-неморальный вид *H. l. lundbecki* и неморальный – *Haematopota italica*. По нашим данным (2019, 2020 г.) здесь доминировали таёжно-неморальный вид *H. muehlfeldi* и неморальный — *C. viduatus*, в то время как *H. l. lundbecki* был субдоминирующим, а *Haematopota italica* вообще отсутствовал (Приложение 2, таблица 7).

В целом, в наших сборах, по сравнению с данными Весёлкина и Костенко (1982), отсутствуют четыре неморальных (*Atylotys f. fulvus*, *Haematopota crassicornis*, *H. italica*, *Tabanus miki*), два лесостепных (*A. rusticus*, *Tabanus a. autumnalis*), один таёжный (*H. l. lundbecki*) и один таёжно-неморальный (*H. m. montana*) вид, но присутствует другой таёжно-неморальный вид *H. kaurii*, который в сборах А.Г. Весёлкина и Л.А. Костенко не отмечен. Таким образом, 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 %). На наш взгляд, указанные различия в видовом составе слепней связаны с тем, что: во-первых, большинство видов слепней Себежского района, которые отсутствуют в наших сборах, относятся к редким или единично встречающимся видам и нам просто не попались; во-вторых, в работе А.Г. Весёлкина и Л.А. Костенко (1982) не указаны чёткие сроки сборов, и поэтому связать приведённые выше отличия с учётом погодных условий не получается. Можно только предположить, что эти различия связаны с общим изменением климата (потеплением), а также ухудшением условий для выплода личинок, обусловленных вырубками леса, зарастанием лугов, осушением или, наоборот, заболачиванием территорий (Приложение 2, таблица 7).

Сравнение видового состава и степени обилия слепней между подзонами южной тайги (наши данные, модельный участок) и смешанных лесов (Медведев, Матов, 1990) в Псковской области, позволило установить, что в подзоне южной тайги отсутствуют таёжный вид *Hybomitra nigricornis*, лесостепной *Chrysops relictus* и неморальный *Tabanus sudeticus*, которые в подзоне смешанных лесов встречаются как редкие. Неморальный вид *Haematopota italica* доминирующий в подзоне смешанных лесов в подзоне южной тайги отмечен как редкий. Результаты проведённого сравнения позволяют сделать, что в подзоне смешанных лесов Псковской области условия для развития слепней более благоприятны, чем в подзоне южной тайги.

4.1.4 Особенности региональной фауны

Для сравнения видового состава и степени обилия слепней, полученных нами, с уже имеющимися данными по другим субъектами Северо-Запада России использовали литературные данные по Псковской области (Медведев, Матов, 1990; Агасой и др., 2020), Ленинградской обл. (Весёлкин, Костенко, 1982), Новгородской обл. (Весёлкин, Константинов, 1988), Вологодской обл. (Разнообразие ..., 2008), Архангельской обл. (Четверикова, 2010), Мурманской обл. (Соловей, Лиходед, 1966), Ненецкому автономному округу (далее Ненецком А.О.), Республике Коми (Пестов, Долгин, 2013) и Республике Карелия (Лутта, 1970).

Так же, как и в целом на Северо-Западе России, в фауне слепней Псковской области преобладают неморальные (13 в Псковской области и 15 на Северо-Западе России) и таёжно-неморальные (8 в Псковской области и 10 на Северо-Западе России) виды. Среди них можно выделить виды, которые встречаются на Северо-Западе России повсеместно, либо на определённых участках или на отдельных ограниченных территориях. Доминирующими видами 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.

В свою очередь, таёжно-неморальный вид *Chrysops c. caecutiens* является доминирующим видом лишь в Вологодской области, субдоминирующим – в Псковской и Архангельской областях, Ненецком А.О., Республиках Коми и Карелии, малочисленным – в Ленинградской и Новгородской областях. Неморальный вид *Chrysops viduatus* принадлежит к доминирующим видам только в Вологодской области, субдоминирующим – в Псковской, малочисленным – в Новгородской области, Ненецком А.О., Республиках Коми и Карелии, редким – в Ленинградской области. Таёжно-неморальный вид *Hybomitra lundbecki* многочисленен лишь на территории Псковской области, редко встречается – в Ленинградской области, на остальной территории Северо-Запада России он относится к доминирующим видам. Неморальный вид *Hybomitra distinguenda* отмечен как субдоминирующий в Псковской и Новгородской областях, малочисленный – в Ненецком А.О., Республиках Коми и Карелии, редкий – в Ленинградской, Вологодской и Архангельской областях. Таёжно-неморальный вид *Hybomitra nitidifrons confiformis* относится к субдоминирующим видам в Псковской, Ленинградской областях, Ненецком А.О., Республиках Коми и Карелии, доминирующим – в Архангельской, малочисленным – в Новгородской области и редким – в Вологодской. Неморальный вид *Tabanus maculicornis* на территории Псковской, Ленинградской,

Вологодской областей, Ненецкого А.О. и Республики Коми принадлежит к многочисленным, в то время как на остальной территории Северо-Запада России этот вид входит в состав доминирующих (Приложение 2, таблица 2).

Неморальный вид *Heptatoma p. pellucens* является малочисленным в Псковской области, Ненецком автономном округе, Республике Коми, редким – в Ленинградской, Новгородской и Вологодской областях, Республике Карелия, единичным – в Архангельской области. Таёжно-неморальный вид *Hybomitra lurida* принадлежит к малочисленным видам на территории Псковской области, Ненецкого автономного округа, Республик Коми и Карелии, редким – в Новгородской и Вологодской областях, субдоминирующим – в Ленинградской и доминирующим – в Архангельской областях.

Таёжно-неморальный вид *Hybomitra kaurii* на территории Псковской области отмечен как редкий, субдоминирующий в Архангельской и единичный – в Вологодской области. На остальной территории Северо-Запада России он относится к малочисленным видам. Неморальный вид *Haematopota crassicornis* редко встречается в Псковской области и Республике Карелии, единично – в Вологодской области и малочисленен – в Ленинградской, Новгородской областях, Ненецком А.О. и Республике Коми. Неморальный вид *Tabanus bovinus* как редкий отмечен в Псковской, Ленинградской областях и Республике Карелии, малочисленный – в Новгородской области, многочисленный – в Вологодской области, Ненецком А.О., Республике Коми и единично зарегистрирован в Архангельской области. Неморальный вид *Haematopota italica* является редким видом на территории Псковской, Новгородской, Вологодской областей, Ненецкого А.О., Республики Коми и Карелии. Неморальный вид *T. s. sudeticus* отмечен только в Псковской, Ленинградской и Новгородской областях как редкий.

Hybomitra m. montana относящаяся к таёжно-неморальным видам на территории Псковской области встречается как единичный, редкий – для Вологодской области, малочисленный – для Ленинградской и Новгородской областей, многочисленный – для Ненецкого А.О., Республик Коми и Карелии. Неморальный вид *Tabanus m. miki* в Псковской области, Ненецком автономном округе и Республике Коми регистрируется как единичный, в Новгородской, Вологодской областях и Республике Карелии как редкий. Неморальный вид *Atylotus f. fulvus* единично встречается только в Псковской области, как малочисленный отмечается в Ненецком А.О., Республиках Коми и Карелии, а на остальной территории Северо-Запада России относится к редко встречающимся (Приложение 2, таблица 2).

Необходимо заметить, что среди слепней, встречающихся на территории Псковской и Новгородской областей (Фёдорова, 2001), есть виды, которые отмечены только здесь и больше на Северо-Западе России нигде не обнаружены. К таким видам относится лесостепной вид

Tabanus a. autumnalis входящий в состав западно-центральнопалеарктического ареала. Нами этот вид зарегистрирован как единичный в северной (Струго-Красненский р-н) и восточной (Порховский р-н) частях области. На юго-западе области (Палкинский р-н) удалось найти лишь одну его личинку и вывести из неё имаго. Согласно литературным данным крайней северной границей ареала этого вида на Северо-Западе России является Псковская область, в частности г. Псков (Олсуфьев, 1977).

Видом, отмеченным нами на Северо-Западе России только на территории Псковской области, является лесной монтанный вид *Hybomitra auripila*. Причины столь редкой встречаемости этого вида обсуждены выше.

Анализ литературных данных, позволяющих оценить особенности фауны слепней территорий сопредельных с Псковской областью, показал, что подобные сведения имеются лишь для Новгородской области (Весёлкин, Константинов, 1988; Фёдорова, 2001). Сопоставление этих данных для Псковской (Весёлкин, Костенко, 1982) и Новгородской (Весёлкин, Константинов, 1988) областей в 1980-1982 гг. показало, что в Псковской области количество зарегистрированных видов слепней больше на один вид. Соответственно видовое богатство слепней Псковской области, по сравнению с Новгородской было выше ($D_{mg}=3.29$ и $D_{mg}=2.95$, соответственно). При этом в обеих областях количество неморальных видов (11) одинаково при практически одинаковой степени обилия (28.45 % в Псковской и 29.33 % в Новгородской областях). Количество таёжных видов в обеих областях было одинаково (4), в то время как, лесостепных видов в Псковской области отмечено больше, чем в Новгородской (6 и 4 вида, соответственно). В тоже время, степень обилия таёжных и лесостепных видов в Псковской области ниже на 1.72 % и 3.8 %, соответственно по сравнению с Новгородской. Обратная картина отмечается относительно таёжно-неморальных видов, количество которых в Псковской области ниже, чем в Новгородской (7 и 8 видов, соответственно), а степень их обилия в Псковской области на 6.4 % выше, чем в Новгородской области (Приложение 2, таблица 8).

Сравнительный анализ особенностей фауны слепней Псковской области (Четверикова и др., 2012, 2014) с Новгородской (Фёдорова, 2001) в период с 1999 по 2010 гг. показал, что видовое богатство слепней Псковской области, по сравнению с Новгородской, также оказалось выше (20 и 12 видов, $D_{mg}=3.13$ и $D_{mg}=2.02$, соответственно). В обеих областях доминируют неморальные виды (*Haematopota pluvialis* в Псковской обл. и *Haematopota crassicornis* в Новгородской обл.), причем в Псковской области степень их обилия на 19.44 % ниже, чем в Новгородской. Количество лесостепных видов (6 видов) в Псковской области больше, по сравнению с Новгородской (3 вида). Причём степень их обилия в Псковской области на 10 % выше, чем в Новгородской. Сходная картина отмечена и для таёжно-

неморальных видов, количество которых в Псковской области равно четырём, в Новгородской – одному виду. Соответственно, степень их обилия в Псковской области на 3.24 % выше, чем в Новгородской. Кроме того, в Псковской области отмечены три таёжных вида (*Chrysops divaricatus*, *C. nigripes* и *Hybomitra arpadii*), которые отсутствовали в Новгородской. В тоже время, среди неморальных видов один (*Haematopota italica*) отмечены лишь в Псковской области, а два (*Hybomitra distinguenda* и *Tabanus miki*) – только в Новгородской (Приложение 2, таблица 8).

Анализ фауны слепней Псковской области (Агасой и др., 2020) и Новгородской (Фёдорова, 2001) показал, что, как и в предыдущих случаях, 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 %) (Приложение 2, таблица 8).

Таким образом, сравнительный анализ фауны слепней Псковской и Новгородской областей позволяет сделать ряд заключений. Во-первых, в целом фауна слепней в Псковской области богаче, чем в Новгородской, что, по нашему мнению, связано с бóльшим разнообразием ландшафтов и гидроландшафтов Псковской области благоприятных для развития разных видов слепней по сравнению с Новгородской. Во-вторых, в Новгородской области, несмотря на меньшее видовое богатство по сравнению с Псковской, выделяются виды, степень обилия которых выше. К ним относятся лесостепные виды (Приложение 2, таблица 8). Такое положение, по-видимому, связано с тем, что в Новгородской области преобладают биотопы с избыточным увлажнением (низинный луг, заболоченные берега рек, низинные и переходные болота и т.п.), которые благоприятны для развития лесостепных видов.

При сравнении видового состава и степени обилия кровососущих слепней Псковской области (наши данные) с Тюменской (Атнагулова, 2006), которая, как и наш модельный участок, входит в подзону южной тайги, установлены следующие отличия. В Псковской области по сравнению с Тюменской отмечено большее видовое богатство (32 и 26 видов, соответственно). При этом, один таёжно-неморальный (*Hybomitra lapponica*) и шесть неморальных видов (*Chrysops viduatus*, *Haematopota crassicornis*, *H. italica*, *Hybomitra distinguenda*, *Tabanus cordiger*, *T. sudeticus*) характерных для Псковской области отсутствуют в Тюменской. И наоборот, таёжный вид *Hybomitra nigricornis* отмечен в Тюменской области, но

не зарегистрирован на модельном участке в Струго-Красненском районе, хотя встречался в северной части Порховского района Псковской области (наши данные), входящей в подзону южной тайги.

Следует отметить, что в обеих областях в количественном отношении преобладают слепни таёжно-неморальных видов. Среди слепней с другими ландшафтно-зональными типами ареалов в Псковской области отмечена большая численность неморальных видов, а в Тюменской – лесостепных. Помимо этого, сравниваемые территории различаются доминирующими и субдоминирующими видами. Так, в Псковской области к доминирующим принадлежат два вида – таёжно-неморальный (*Hybomitra bimaculata*) и неморальный (*Haematopota pluvialis*) вид, а в Тюменской пять видов – один таёжный (*Hybomitra arpadi*), два таёжно-неморальных (*Hybomitra muehlfeldi*, *H. nitidifrons confiformis*), один лесостепной (*Hybomitra ciureai*) и один неморальный (*Tabanus bovinus*) вид. При этом 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*, таёжно-неморальный вид *Hybomitra 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, где отмечен 31 вид представителей сем. Tabanidae (Приложение 2, таблица 9). Это связано с тем, что здесь имеется большое разнообразие мест, благоприятных для развития и выплода слепней (низинные и переходные болота, берег и заболоченная пойма реки). Массовыми видами для данного типа гидроландшафта служат неморальный (*Haematopota p. pluvialis*) и два таёжно-неморальных вида (*Hybomitra bimaculata*, *H. muehlfeldi*), многочисленными – три таёжно-неморальных (*Chrysops c. caecutiens*, *H. l. lundbecki*, *H. nitidifrons confiformis*), три неморальных (*Ch. viduatus*, *H. d. distinguenda*, *Tabanus maculicornis*) и два лесостепных (*Haematopota subcylindrica*, *T. bromius*) вида. К малочисленным видам относятся три таёжных (*Chrysops nigripes*, *Hybomitra arpadi*, *H. tarandina*), два таёжно-неморальных (*H. kaurii*, *H. lurida*), один неморальный (*Heptatoma p. pellucens*) и один лесостепной (*H. ciureai*) виды.

Единично отмечено 14 видов слепней – два таёжных (*Chrysops divaricatus*, *Hybomitra lapponica*), один таёжно-неморальный (*H. m. montana*), семь неморальных (*Atylotus f. fulvus*, *Haematopota crassicornis*, *H. italica*, *Tabanus bovinus*, *T. cordiger*, *T. m. miki*, *T. s. sudeticus*) и три лесостепных (*A. rusticus*, *Ch. relictus*, *T. a. autumnalis*) вида (Agasoï et. al., 2021).

Меньшее количество видов отмечено для низменно-болотно-речного (23 вида) гидроландшафта. Основными биотопами, для обитания и развития преимагинальных стадий слепней, здесь являются низинные болота и заболоченные берега рек, которые занимают большую часть его территории. Доминируют два таёжно-неморальных вида (*Hybomitra bimaculata*, *H. muehlfeldi*) и один лесостепной (*Tabanus bromius*), субдоминируют – два неморальных (*Haematopota p. pluvialis*, *Tabanus maculicornis*) и один лесостепной (*Hybomirta ciureai*) вид.

К немногочисленным видам относятся один таёжный (*Chrysops divaricatus*), два таёжно-неморальных (*Hybomitra l. lundbecki*, *H. nitidifrons confiformis*), четыре неморальных (*Ch. viduatus*, *Heptatoma p. pellucens*, *H. d. distinguenda*, *Tabanus s. sudeticus*) и один лесостепной (*Haematopota subcylindrica*) вид. Редкими для низменно-болотного-речного гидроландшафта являются два таёжных (*Hybomitra arpadi*, *H. tarandina*) и таёжно-неморальных (*Chrysops c. caecutiens*, *H. kaurii*), четыре неморальных (*Atylotus f. fulvus*, *Haematopota italica*, *Tabanus bovinus*, *T. m. miki*) и один лесостепной (*Ch. relictus*) вид (Agasoï et. al., 2021).

Для равнинно-озёрно-зандрового гидроландшафта было отмечено 22 вида слепней. Типичными местами для обитания личинок и выплода слепней здесь являются берега озер, поймы рек и заболоченные понижения микрорельефа. Массовыми видами слепней являются три таёжно-неморальных (*Hybomitra bimaculata*, *H. l. lundbecki* и *H. muehlfeldi*) вида, многочисленными – один таёжно-неморальный (*Hybomitra nitidifrons confiformis*), три неморальных (*Chrysops viduatus*, *Haematopota p. pluvialis*, *Tabanus maculicornis*) и один лесостепной (*H. ciureai*) вид. К малочисленным относятся один таёжный (*Hybomitra arpadi*) и два неморальных (*H. d. distinguenda*, *Tabanus s. sudeticus*) вида. Единично были отмечены 11 видов слепней – два таёжных (*Chrysops divaricatus*, *Hybomitra tarandina*), три таёжно-неморальных (*C. c. caecutiens*, *H. kaurii*, *H. lurida*), три неморальных (*Haematopota crassicornis*, *Heptatoma p. pellucens*, *Tabanus bovinus*) и один лесостепной (*C. relicrus*, *H. subcylindrica*, *T. bromius*) вид (Agasoï et. al., 2021).

В условиях равнинно-болотно-междуречного гидроландшафта (21 вид) массовые виды представлены двумя таёжно-неморальными (*Hybomitra bimaculata*, *H. muehlfeldi*), многочисленными – двумя таёжно-неморальными (*H. l. lundbecki*, *H. nitidifrons confiformis*), одним неморальным (*H. d. distinguenda*) и лесостепным (*Hybomitra ciureai*) видами. Кроме

того, в небольшом количестве встречались четыре неморальных (*Chrysops viduatus*, *Haematopota crassicornis*, *H. p. pluvialis*, *Tabanus maculicornis*) и два лесостепных (*C. relictus*, *H. subcylindrica*) вида. Единичными экземплярами в сборах были представлены три таёжных (*Chrysops divaricatus*, *Hybomitra arpadi*, *H. tarandina*), четыре таёжно-неморальных (*C. s. caecutiens*, *H. kaurii*, *H. lurida*, *H. m. montana*), два неморальных (*Heptatoma p. pellucens*, *Tabanus bovinus*) вида (Agasoï et. al., 2021).

Для равнинно-междуречного гидроландшафта было отмечено 21 видов слепней. К массовым видам здесь принадлежат два таёжно-неморальных (*Hybomitra bimaculata*, *H. nitidifrons confiformis*), один неморальный (*Haematopota p. pluvialis*) и лесостепной (*H. subcylindrica*), к многочисленным — три таёжно-неморальных (*Chrysops s. caecutiens*, *H. l. lundbecki*, *H. nitidifrons confiformis*), два неморальных (*C. viduatus*, *Tabanus maculicornis*) и один лесостепной (*Hybomitra ciureai*) вид. К немногочисленным видам относятся два таёжных (*Hybomitra arpadi*, *H. tarandina*), один таёжно-неморальный (*Hybomitra lurida*) и неморальный (*Tabanus bovinus*) вид. Таёжно-неморальный вид (*Hybomitra m. montana*), три неморальных (*Haematopota crassicornis*, *H. d. distinguenda*, *T. s. sudeticus*) и два лесостепных (*Tabanus a. autumnalis*, *T. bromius*) являются редкими.

На территории возвышенно-холмисто-озёрно-речного гидроландшафта наиболее типичными местами для развития слепней являются берега озёр, рек и низинные (гидрофильные) луга. Здесь было отмечено 18 видов слепней, из которых четыре доминирующие — два таёжно-неморальных (*Hybomitra bimaculata*, *H. muehlfeldi*), один неморальный (*Haematopota p. pluvialis*) и лесостепной (*H. subcylindrica*), шесть субдоминирующие — три таёжно-неморальных (*Chrysops s. caecutiens*, *Hybomitra l. lundbecki*, *H. nitidifrons confiformis*), два неморальных (*Ch. viduatus*, *T. maculicornis*) и один лесостепной (*Tabanus bromius*), три малочисленные — три неморальных (*Hybomitra d. distinguenda*, *Haematopota italica*), один лесостепной (*H. ciureai*) и редко встречающиеся виды — три таёжных (*Chrysops divaricatus*, *Hybomitra arpadi*, *H. tarandina*) и два неморальных (*Heptatoma p. pellucens*, *Tabanus bovinus*) вида (Agasoï et. al., 2021).

Наименьшее видовое богатство отмечено в двух гидроландшафтах — возвышенно-холмистом (14 видов) и равнинно-пойменно-междуречном (11 видов) гидроландшафтах. Массовыми видами для возвышенно-холмистого гидроландшафта служат один таёжный (*Hybomitra arpadi*) и три таёжно-неморальных (*Hybomitra bimaculata*, *H. l. lundbecki*, *H. muehlfeldi*) вида и многочисленными — таёжно-неморальный (*Hybomitra nitidifrons confiformis*), неморальный (*Tabanus maculicornis*) и лесной монтанный (*H. auripila*) вид. К малочисленным видам относятся один таёжный (*Hybomitra tarandina*), два неморальных (*Chrysops viduatus*, *H. d. distinguenda*) и один лесостепной (*Haematopota subcylindrica*). Единично отмечено 3 вида

слепней – таёжно-неморальный (*Hybomitra kaurii*), неморальный (*Tabanus bovinus*) и лесостепной (*T. bromius*) вид. В условиях равнинно-пойменно-междуречного гидроландшафта доминируют таёжно-неморальные виды (*Hybomitra bimaculata*, *H. muehlfeldi*), субдоминирующие – два таёжных (*Hybomitra arpadi*, *H. tarandina*), три таёжно-неморальных (*H. l. lundbecki*, *H. nitidifrons confiformis*) и один неморальный (*H. d. distinguenda*) вид. К немногочисленным видам здесь относятся таёжный вид (*Hybomitra lapponica*), лесостепной (*H. ciureai*) и к редко встречающимся – два неморальных (*Chrysops viduatus*, *Tabanus maculicornis*) (Приложение 2, таблица 9) (Agasoï et. al., 2021).

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 arpadi*, *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 *Hybomitra nigricornis*, в низменно-болотном и равнинно-пойменно-междуречном — таёжный *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*.

Оценка видового разнообразия с использованием индекса Маргалефа в выделенных нами гидроландшафтах показала, что наибольшее видовое богатство слепней отмечается в низменно-болотном ($D_{mg}=3.18$), равнинно-болотно-междуречном ($D_{mg}=3.05$) и низменно-болотно-речном ($D_{mg}=2.85$) гидроландшафтах, а наименьшее – в равнинно-пойменно-междуречном ($D_{mg}=1.61$) и возвышенно-холмистом ($D_{mg}=2.26$) гидроландшафтах (Рисунок 16).

Наибольшее значение индекса Шеннона отмечено для низменно-болотного ($H'=2.36$), возвышенно-холмисто-озёрно-речного ($H'=2.21$), равнинно-междуречного ($H'=2.16$) и возвышенно-холмистого ($H'=1.92$) гидроландшафта, а наименьшее – для равнинно-пойменно-междуречного ($H'=1.28$) и равнинно-болотно-междуречного ($H'=1.43$) гидроландшафтов (Рисунок 17).

Для сопоставления разнообразия и выравненности сообществ в гидроландшафтах попарно рассчитывали уровни значимости различий индекса Шеннона между гидроландшафтами с использованием t-критерия Стьюдента. Рассчёты показали, что различия между равнинно-пойменно-междуречным гидроландшафтом и равнинно-болотно-междуречным, возвышенно-холмистым и низменно-болотно-речным, равнинно-междуречным и возвышенно-холмисто-озёрно-речным гидроландшафтом недостоверны (Приложение 2,

таблица 10). Поэтому в дальнейшем при сопоставлении разнообразия и выравненности сообществ слепней между указанными частями области эти различия не учитывались.

Наибольшее значение показателя выравненности видов по их обилию отмечено в возвышенно-холмисто-озёрно-речном ($E=0.77$), возвышенно-холмистом ($E=0.73$) и равнинно-междуречном ($E=0.72$) гидроландшафте, а наименьшее – в равнинно-болотно-междуречном ($E=0.47$) и равнинно-пойменно-междуречном ($E=0.53$) гидроландшафте (Рисунок 17).

Анализ значений индекса Бергера-Паркера, в целом, подтвердил результаты, полученные с использованием индекса Шеннона, и показал, что чётко выраженное доминирование для таёжно-неморальных видов *Hybomitra bimaculata* и *H. muehlfeldi* отмечено в равнинно-пойменно-междуречном ($d=0.66$), равнинно-болотно-междуречном ($d=0.62$) и равнинно-озёрно-зандровом ($d=0.50$), а слабое – в равнинно-междуречном ($d=0.24$), возвышенно-холмисто-озёрно-речном ($d=0.25$), возвышенно-холмистом ($d=0.28$) и низменно-болотном ($d=0.28$) гидроландшафтах, что подтверждает результаты, полученные в ходе расчёта индекса Шеннона (Рисунок 17).

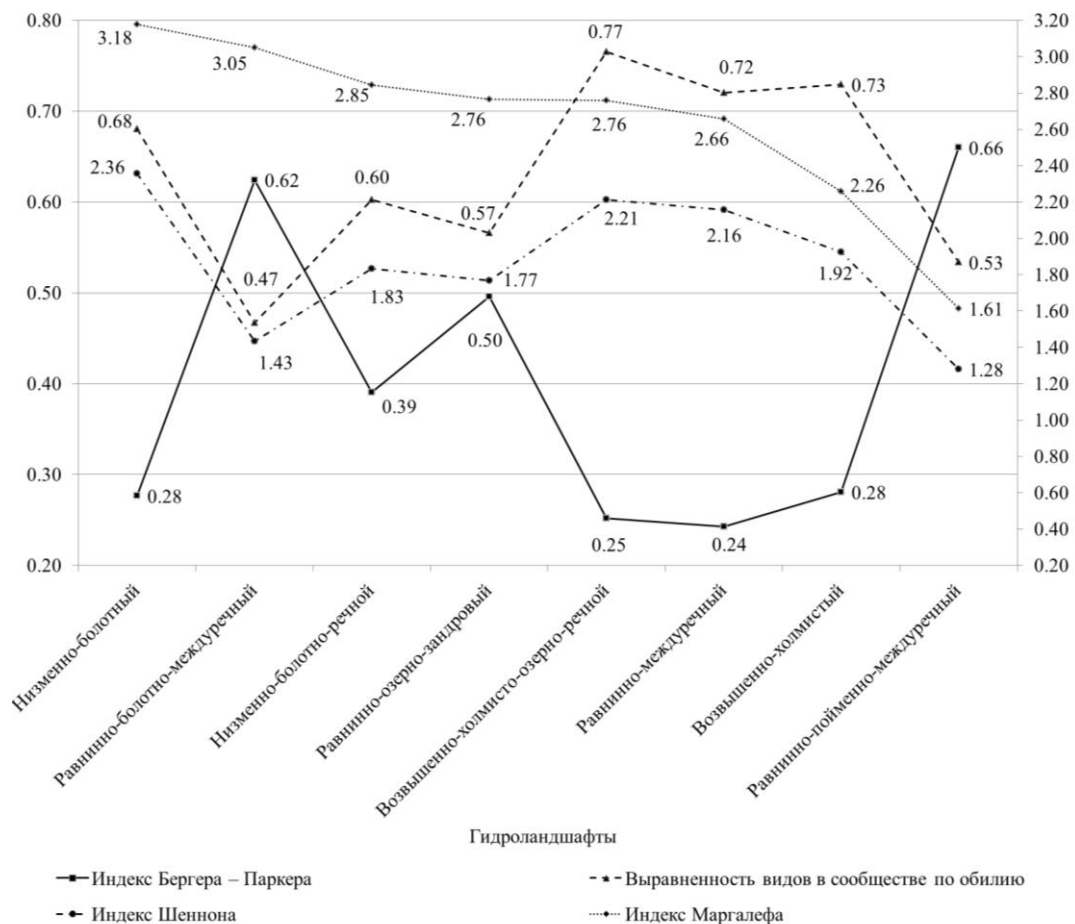


Рисунок 17 – Значения индексов Маргалефа, Шеннона, Бергера-Паркера и выравненности видов по обилию для гидроландшафтов Псковской области. По основной оси Y указаны значения индексов Бергера-Паркера и выравненности видов в сообществе по их обилию, по вспомогательной оси Y – значения индекса Маргалефа и Шеннона.

Таблица 5 – Значение коэффициента фаунистической общности видового состава, общности удельного обилия и биоценологического сходства слепней для гидроландшафтов Псковской области (левая нижняя часть – коэффициент Жаккара и общности удельного обилия, правая верхняя часть – коэффициент Вайнштейна)

Гидроландшафт	Низменно-болотный	Равнинно-болотно-междуречный	Низменно-болотно-речной	Равнинно-озёрно-зандровый	Возвышенно-холмисто-озёрно-речной	Равнинно-междуречный	Возвышенно-холмистый	Равнинно-пойменно-междуречный
Низменно-болотный		0.03*	0.10*	0.08*	0.02*	0.05*	0.01*	0.01*
Равнинно-болотно-междуречный	0.68 / 0.04		0.20*	0.30*	0.19*	0.27*	0.14*	0.26
Низменно-болотно-речной	0.74 / 0.13	0.69 / 0.29		0.46*	0.13*	0.16*	0.05	0.08*
Равнинно-озёрно-зандровый	0.71 / 0.11	0.87 / 0.34	0.80 / 0.58		0.11*	0.23*	0.07*	0.10*
Возвышенно-холмисто-озёрно-речной	0.58 / 0.03	0.70 / 0.27	0.78 / 0.16	0.74 / 0.15		0.22	0.19*	0.14*
Равнинно-междуречный	0.65 / 0.07	0.71 / 0.38	0.59 / 0.28	0.75 / 0.31	0.65 / 0.34		0.10*	0.16*
Возвышенно-холмистый	0.41 / 0.02	0.52 / 0.26	0.54 / 0.10	0.57 / 0.13	0.60 / 0.31	0.55 / 0.18		0.17*
Равнинно-пойменно-междуречный	0.35 / 0.03	0.45 / 0.58	0.42 / 0.18	0.43 / 0.23	0.53 / 0.27	0.48 / 0.34	0.67 / 0.26	

Примечание. * – гидроландшафты достоверно различающиеся по индексу Шеннона (Приложение 2, таблица 9).

4.3 Морфология имаго и преимагинальных фаз

4.3.1 Морфология терминалий самцов группы *Hybomitra bimaculata* с определительной таблицей видов

Определение видовой принадлежности самцов слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Маск. чаще всего проводят по форме и окраске концевых члеников усика, окраске и градусной мере дорсального угла 3-го членика усика, длине волосков на 1-ом членике усика, отношению линии соприкосновения глаз к высоте лобного треугольника, величине нижних фасеток глаз (Виолович, 1968; Chvála et al., 1972; Олсуфьев, 1977). При этом рядом авторов была отмечена внутривидовая изменчивость этих признаков у самцов *Hybomitra muehlfeldi*, *H. ciureai*, *H. distinguenda* и *H. nitidifrons confiformis* (Вислевская, Гапонов, 2016 а, б). Такой признак, как превышение линии соприкосновения глаз в два раза высоты лобного треугольника не соответствует у 21.4% (*H. distinguenda*), 26.5% (*H. ciureai*) и 35.5% (*H. muehlfeldi*) от общего количества изученных видов, а превышение не более чем в 1.5 раза – 34.6% (*H. nitidifrons confiformis*). Длина волосков 1-го членика усика не равна длине первому и второму членикам вместе взятым у 40.9% (*H. muehlfeldi*) и 28.6% (*H. distinguenda*). Величина фасеток в верхней части глаз больше нижних в два раза не отмечена у 64.3% самцов *H. distinguenda*, в 3-4 раза – 40.2% *H. muehlfeldi* и в 5-6 раз – 41.1% *H. ciureai* (Вислевская, Гапонов, 2016 а, б). Поэтому, для уточнения видовой принадлежности самцов видов группы «*bimaculata*», как и в случае с самками, предлагают использовать диагностические признаки их терминалий. При этом в литературе имеется ряд работ, посвящённых изучению терминалий самцов группы «*bimaculata*» в которых приводятся их рисунки и описания (Тертерян, 1979; Троян, 1979; Вислевская, Гапонов, 2016а, 2016б). Так А.Е. Тертерян (1979) при характеристике строения терминалий палеарктических видов слепней дал описание размеров и расположения хетотаксии на гонококситов (гоноподах), пигментации эпандрия, формы церок и направления щетинок на них, размеров и пигментации аподемы и эдеагуса (Приложение 3, рисунок 1). В монографии П. Трояна (Trojan, 1979) приведены только иллюстрации терминалий самцов (Приложение 3, рисунок 2). В работе Е.Ю. Вислевской и С.П. Гапонова (2016 а, б) отмечено, что наиболее выраженные диагностические признаки имеются у терминалий самцов *Hybomitra muehlfeldi*, *H. ciureai*, *H. distinguenda* и *H. nitidifrons confiformis*, иллюстрации которых приведены (Приложение 3, рисунок 3). Также описывается нижний край VIII тергита, нижняя часть и форма церок, форма базальной лопасти IX стернита и отношение высоты гонококситов к общей высоте. Таким образом, в литературе в основном приводятся лишь рисунки и описание терминалий без попытки создать определительную таблицу, основанную на особенностях их строения.

Поэтому нами был изучен ряд признаков строения терминалий самцов слепней, которые могут быть использованы как дополнительные диагностические признаки к основным в определительных ключах (Chvála et al., 1972; Олсуфьев, 1977; Виолович, 1968), где эти признаки отсутствуют. Такими признаками служат форма VIII стернита, церок и выемки гипандрия, соотношения размерных параметров эпандрия, гипандрия и церок (см. глава 1.3.2, рисунок 7; глава 3.5, рисунок 13). Анализ отношений линейных размеров гипандрия, эпандрия и церок выявил статистически достоверные различия в их строении, у исследованных видов (Приложение 3, таблица 1). Это позволило нам предложить определительную таблицу для самцов слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq.

Сопоставление особенностей строения терминалий слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq., собранных нами и другими авторами, позволило выявить некоторые особенности. Морфологические особенности прегенитальных сегментов этих слепней оказались практически идентичными, в то время как генитальные имели как сходства, так и отличия. Так, для самцов *Hybomitra lurida*, собранных Ф.Д. Плеске (Ленинградская обл.: станция Преображенская, 02.05.1897; Ленинградская обл., Лужский р-н, дер. Раковичи, 02.05.1897) и представленных в фондовых коллекциях ЗИН РАН, диапазон отношения длины эпандрия к длине церок составил 1.50–1.72, а по нашим данным – 2.22–2.50. При этом разброс значения этого показателя оказался практически одинаковым (0.22 и 0.28, соответственно).

Определённый разброс был отмечен нами и для значений отношения ширины выемки гипандрия к её длине у видов *Hybomitra muehlfeldi* и *H. bimaculata*. Для особей *H. muehlfeldi* и *H. bimaculata*, собранных Н.Г. Олсуфьевым (Ленинградская обл.: станция Сиверская, 21 и 24.06.1930), это отношение составило от 1.06 до 1.16, соответственно, а по нашим данным для *H. muehlfeldi* оно находилось в пределах 1.21–1.55, а для *H. bimaculata* – 1.36–1.65. При этом разброс значения этого показателя в наших наблюдениях оказался выше и составил 0.34 для *H. muehlfeldi*, 0.29 для *H. bimaculata*. В то время как разброс значения отношения ширины выемки гипандрия к её длине, по данным Н.Г. Олсуфьева для *H. muehlfeldi* отсутствует, а для *H. bimaculata* составляет всего 0.1.

Указанные выше отличия в размерных показателях генитальных сегментов слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq., на наш взгляд, могут быть связаны с внутривидовыми вариациями. Несомненно, что указанные различия требуют дополнительного более подробного и тщательного исследования и обоснования.

Ниже приведено описание терминалий самцов исследованных нами слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq.

Hybomitra lurida (Fallén, 1817)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 25 и 27.05.2017 (В.В. Агасой), 2 ♂; Ленинградская обл.: станция Преображенская, 02.05.1897 (Ф.Д. Плеске), 2 ♂; Ленинградская обл., Лужский р-н, дер. Раковичи, 02.05.1897 (Ф.Д. Плеске), 1 ♂.

Описание. VIII тергит в форме дуги с отношением длины его выемки к её ширине, равным 0.50–0.57 (Приложение 3, рисунок 4А). VIII стернит трапецевидной формы, с закруглёнными латеральными углами и отношением длины к ширине 0.52–0.60. Щетинки располагаются вдоль медиальной линии стернита, достигая наибольшего количества на его вершине. На латеральных краях стернита щетинки отсутствуют (Приложение 3, рисунок 4Б). Гипандрий имеет глубокую овальную выемку, длина которой составляет 0.44–0.50 от его длины. Ширина выемки равна 0.59–0.71 от ширины гипандрия (Приложение 3, рисунок 4В). В центральной части эпандрия расположены 1–3 щетинки. Длина эпандрия составляет 1.50–2.50 от длины церок. Край эпандрия, соединяющийся с церками, густо покрыт щетинками. Церки практически квадратные, с отношением ширины к длине 0.90–1.09. Медиальные края церок закруглены. Длинные щетинки располагаются по краям церок. Наибольшее количество щетинок в вершинной части церок (Приложение 3, рисунок 4Г) (Agasoï, 2021b).

Hybomitra nitidifrons confiformis (Chvála et Moucha, 1971)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 21.05.2011, 25.05.2015 (В.В. Агасой), 2 ♂; Ленинградская обл., Лужский р-н, дер. Раковичи, 04.05.1897 (Ф.Д. Плеске), 1 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 11.06.1929 (Н.Г. Олсуфьев), 2 ♂, и 23, 24.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 2 ♂.

Описание. VIII тергит имеет форму дуги, его задний край в центральной части имеет выступ, длина которого составляет 0.31 от ширины дуги тергита. Отношение длины выемки тергита к её ширине равно 0.46–0.48. В центре выступа VIII тергит имеется углубление, в котором может быть сквозная перфорация. Край выемки тергита ровный, без видимых выступов или углублений (Приложение 3, рисунок 5А). VIII стернит имеет форму полуовала с отношением длины к ширине 0.54–0.60. Передний край стернита ровный, без выступов, углублений и скосов (Приложение 3, рисунок 5Б). Гипандрий имеет выемку, форма которой близка к треугольной. Отношение длины выемки к длине гипандрия 0.47–0.49. Ширина выемки составляет 0.61–0.67 от ширины гипандрия. Отношение ширины выемки к её длине равно 1.09–1.16 (Приложение 3, рисунок 5В). Щетинки эпандрия располагаются лишь в части, граничащей с церками. Длина эпандрия составляет 1.89–2.26 длины церок. Форма церок близка к квадратной с отношением ширины к длине 0.92–1.09. Латеральные и медиальные углы церок слегка скошенные (Приложение 3, рисунок 5Г) (Agasoï, 2021b).

Hybomitra bimaculata (Macquart, 1826)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 26 и 29.05.2017, 23.50.2018, 20.05.2019 (В.В. Агасой), 6 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 21.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 2 ♂.

Описание. VIII тергит имеет форму дуги. Передний край выемки тергита ровный, без видимых утолщений или сужений. Задний край в медиальной части имеет выступ, длина которого составляет 0.29–0.42 от ширины дуги. Концы дуги тергита несут по 3 округлые выемки. Отношение длины выемки тергита к её ширине находится в пределах 0.47–0.65 (Приложение 3, рисунок 6А). VIII стернит имеет форму, близкую к треугольной с закруглёнными углами. Отношение длины стернита к его ширине составляет 0.44–0.68. Щетинки располагаются на его вершине (Приложение 3, рисунок 6Б). Гипандрий имеет дугообразную выемку, длина которой составляет 0.41–0.49 от длины гипандрия. Отношение ширины выемки к ширине гипандрия 0.61–0.85. Отношение ширины выемки к её длине составляет 1.08–1.58. Гипандрий имеет форму, близкую к трапецевидной (Приложение 3, рисунок 6В). В центральной части эпандрия имеется от трёх до семи щетинок, расположенных в линию параллельно его латеральному краю. Наибольшее количество щетинок сосредоточено в части эпандрия, которая граничит с церками. Длина эпандрия составляет 2.12–2.64 длины церок. Церки имеют форму, близкую к прямоугольной, с отношением ширины к длине, равным 1.10–1.32. Латеральные углы церок немного заострённые. Щетинки равномерно располагаются по всей поверхности церок. Наиболее длинные щетинки находятся на латеральных краях и углах (Приложение 3, рисунок 6Г) (Agasoì, 2021b).

Hybomitra muehlfeldi (Brauer, 1880)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 01.06.2015, (В.В. Агасой), 3 ♂, 23.05. и 02, 09.06.2016, 24, 27, 28, 29.05. и 15.06.2017, 25.05. и 02.06.2018 (В.В. Агасой), 15 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 24.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 1 ♂.

Описание. VIII тергит в форме дуги. Передний край тергита без видимых утолщений или сужений. Задний край в медиальной части имеет небольшой выступ, длина которого составляет 0.13–0.40 от ширины тергита. В центре дуги VIII тергита расположено небольшое углубление. На концах дуги тергита имеется по три небольшие выемки. Отношение длины выемки тергита к её ширине 0.36–0.58 (Приложение 3, рисунок 7А). VIII стернит имеет форму полукруга с отношением длины к ширине равным 0.40–0.61. Щетинки равномерно располагаются по поверхности стернита, но отсутствуют на его латеральных краях (Приложение 3, рисунок 7Б). Гипандрий имеет дугообразную выемку, длина которой составляет 0.42–0.50 от длины гипандрия. Отношение ширины выемки к ширине гипандрия

равно 0.62–0.77. Отношение ширины выемки к её длине составляет 1.06–1.55 (Приложение 3, рисунок 7В). Щетинки на эпандрии располагаются только в части, которая граничит с церками. Длина эпандрия составляет 1.41–1.78 длины церок. Церки имеют форму удлинённого прямоугольника с отношением длины к ширине 1.13–1.36. Длинные щетинки равномерно располагаются по всей поверхности церок, кроме медиального края, где щетинки короткие. Церки с оттянутыми кзади латеральными краями (Приложение 3, рисунок 7Г) (Agasoï, 2021b).

Hybomitra distinguenda distinguenda (Verrall, 1909)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 14, 17, 29.06.2011 и 07, 12.07.2011, 05.07.2012, 09.07.2017 (В.В. Агасой), 10 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 21 и 24.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 2 ♂.

Описание. VIII тергит в форме дуги с отношением длины выемки к её ширине, равным 0.37–0.48. В медиальной части заднего края тергита имеется выступ, длина которого составляет 0.23–0.38 от ширины тергита. В центральной части тергита располагается углубление (Приложение 3, рисунок 8А). VIII стернит имеет форму, близкую к полукругу, с отношением длины к ширине, равным 0.45–0.59. Передний край стернита несёт широкую дугообразную выемку, длина которой составляет 0.08–0.12 от длины стернита. Ширина этой выемки составляет 0.55–0.67 от ширины стернита (Приложение 3, рисунок 8Б). Гипандрий имеет дугообразную выемку, длина которой равна 0.44–0.55 от длины гипандрия. Ширина выемки составляет 0.65–0.86 от ширины гипандрия. Отношение ширины выемки к её длине 1.12–1.52 (Приложение 3, рисунок 8В). Наибольшее количество щетинок сосредоточено в части эпандрия, которая граничит с церками. В центральной части эпандрия имеется от одной до двух щетинок, расположенных ближе к его латеральному краю. Длина эпандрия составляет 1.67–2.04 от длины церок. Форма церок близка к квадратной с отношением ширины к длине 0.83–1.04. Медиальные края церок закруглённые, а их латеральные углы скошенные (Приложение 3, рисунок 8Г) (Agasoï, 2021b).

Hybomitra lundbecki lundbecki (Lyneborg, 1960)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 26, 28.08.2011, 15.06.2015, 29.05.2017, 20 и 21.05.2019 (В.В. Агасой), 7 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 24.06.1929 (Н.Г. Олсуфьев), 1 ♂.

Описание. VIII тергит имеет форму дуги. Его задний край изорванный и утончённый, передний край ровный и утолщён в медиальной части. В центральной и латеральной частях тергита имеется поперечная исчерченность. Отношение длины выемки тергита к её ширине

равно 0.35–0.48 (Приложение 3, рисунок 9А). VIII стернит имеет форму полукруга. Его щетинки располагаются по медиальной линии и отсутствуют на латеральных краях. Отношение длины VIII тергита к его ширине составляет 0.49–0.66 (Приложение 3, рисунок 9Б). Гипандрий имеет дугообразную выемку, длина которой составляет 0.45–0.54 от длины гипандрия, а её ширина – 0.52–0.67 от ширины гипандрия. Отношение ширины выемки к её длине 0.89–1.43 (Приложение 3, рисунок 9В). В центральной части эпандрия имеется одна или две щетинки. Длина эпандрия составляет 2.32–2.83 от длины церок. Форма церок близка к округлой с закруглённым латеральным углом и медиальным краем. Отношение ширины церок к их длине 1.05–1.22. Щетинки равномерно покрывают всю поверхность церок. Наиболее длинные щетинки располагаются на их латеральном крае (Приложение 3, рисунок 9Г) (Agasoï, 2021b).

Hybomitra ciureai (Séguy, 1937)

Материал. Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 06.06.2013, 31.05.2015, 03.06.2015, 06.06.2016, 29.05.2018, 07.06.2019 (В.В. Агасой), 7 ♂; Псковская обл., Палкинский р-н, дер. Палкино, 07.06.2019 (В.В. Агасой), 2 ♂; Псковская обл., Островский р-н, дер. Грызавино, 29.05.2018 (В.В. Агасой), 1 ♂; Ленинградская обл.: станция Сиверская, 21.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 1 ♂; Респ. Башкортостан, г. Бирск, 1918 (Коссаковский), 1 ♂.

Описание. VIII тергит имеет форму подковы. Задний край тергита неровный, без видимых утолщений или сужений. Отношение длины выемки тергита к её ширине лежит в пределах 0.42–0.63 (Приложение 3, рисунок 10А). VIII стернит имеет форму, близкую к полукругу, с отношением длины к ширине, равным 0.51–0.63. Щетинки равномерно располагаются по поверхности стернита, но отсутствуют на латеральных краях (Приложение 3, рисунок 10Б). Гипандрий имеет дугообразную выемку. Отношение длины выемки к длине гипандрия 0.40–0.48. Ширина выемки составляет 0.60–0.78 от ширины гипандрия. Отношение ширины выемки к её длине равно 1.00–1.68 (Приложение 3, рисунок 10В). Часть эпандрия, которая граничит с церками, покрыта щетинками. В его центральной части щетинки отсутствуют. Длина эпандрия составляет 1.69–2.14 от длины церок. Форма церок близка к квадратной, с оттянутыми кзади латеральными краями. Отношение ширины церок к их длине равно 0.90–0.96. Щетинки равномерно располагаются по всей поверхности церок. Наиболее длинные щетинки расположены по латеральным краям (Приложение 3, рисунок 10Г) (Agasoï, 2021b).

Hybomitra nigricornis (Zetterstedt, 1842)

Материал. Россия. Кемеровская обл., р. Федоровка, 20.07.1908 (Хворов), 2 ♂; Респ. Алтай: дол. Бухтармы, 15.07.1899 (А.Н. Казнаков), 1 ♂; Респ. Хакасия: р. Малый Кызаев, г. Абакан, 05.07.1997 (Вагнер), 1 ♂.

Описание. VIII тергит в форме серпа. Задний край тергита неровный, утончённый, передний (в медиальной части) утолщён. Отношение длины выемки тергита к её ширине составляет 0.53–0.62 (Приложение 3, рисунок 11А). VIII стернит имеет форму, близкую к полукругу, с отношением длины к ширине, равным 0.49–0.57. На заднем крае стернита имеется медиально расположенная выемка. Щетинки равномерно распределяются в медиальной части стернита и отсутствуют на его латеральных краях (Приложение 3, рисунок 11Б). Гипандрий имеет овальнообразную выемку вытянутой овальной формы, длина которой составляет 0.51–0.53 от длины гипандрия. Ширина выемки равна 0.63–0.70 от ширины гипандрия. Отношение ширины выемки к её длине 0.90–1.20 (Приложение 3, рисунок 11В). Часть эпандрия, соединяющаяся с церками, густо покрыта щетинками. Длина эпандрия составляет 1.72–1.87 от длины церок. Форма церок близка к квадратной со слегка округлым вершинным краем. Отношение ширины церок к их длине равно 0.90–1.00. Щетинки равномерно распределяются по всей поверхности церок (Приложение 3, рисунок 11Г) (Agasoï, 2021b).

Hybomitra montana montana (Meigen, 1820)

Материал. Россия. Ленинградская обл.: станция Сиверская, 22 и 24.06.1930 (Н.Г. Олсуфьев), 3 ♂; Псковская обл., Гдовский р-н, дер. Хтины, 20.06.1896 (Ф.Д. Плеске), 2 ♂; Псковская обл., Новоржевский р-н, оз. Дубенец, 13 и 24.08.1915 (Н. Н. Кузнецов), 2 ♂.

Описание. VIII тергит в форме дуги с ровными краями и немного утолщённым передним краем. Отношение длины выемки тергита к её ширине составляет 0.39–0.56 (Приложение 3, рисунок 12А). VIII стернит имеет форму, близкую к полукругу, с отношением его длины к ширине 0.54–0.64. Основное количество щетинок располагается в вершинной и центральной частях половине стернита (Приложение 3, рисунок 12Б). Гипандрий имеет воронкообразную выемку, длина которой составляет 0.47–0.52 от его длины. Отношение ширины выемки к ширине гипандрия равно 0.61–0.71. В передней части гипандрия на его абдоминальной стенке имеется чашеобразное утолщение. Отношение ширины выемки к длине составляет 0.94–1.31 (Приложение 3, рисунок 12В). Длина эпандрия 1.84–2.23 от длины церок. Задняя часть эпандрия покрыта небольшим количеством щетинок. В его центральной части располагается 1 или 2 длинные щетинки. Церки более или менее округлые. Их вершина с небольшой выемкой, расположенной вблизи латерального края. Отношение сторон (ширины к длине) церок составляет 0.88–1.06. Короткие щетинки располагаются в центральной части

церок. По латеральному краю имеются длинные щетинки (Приложение 3, рисунок 12Г) (Agasoï, 2021b).

Различий в строении эдеагуса у исследованных видов слепней выявить не удалось.

На основании составленных описаний нами была разработана определительная таблица для самцов слепней группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq. (Agasoï, 2021b). При этом в таблице размерные показатели прегенитальных и генитальных сегментов видов *Hybomitra nigricornis* и *H. m. montana* приводятся для экземпляров из фондовых коллекций ЗИН РАН, остальные – для самцов, собранных нами.

В предлагаемой таблице в качестве определительных признаков использованы особенности строения терминалий и морфометрических характеристик их частей.

1(2) Ширина задней части эпандрия приблизительно равна его ширине в центральной части. Церки имеют близкую к квадратной форму с закруглёнными медиальным и латеральным углами. Эпандрий в передней и центральной частях лишён щетинок. Выемка гипандрия по форме близка к вытянутой овальной, длина которой составляет 0.51–0.53 от длины гипандрия (Приложение 3, рисунок 11А–Г).....***H. nigricornis*** Zetterstedt, 1842

2(1) Ширина задней части эпандрия заметно больше ширины его центральной части. Прочие признаки иные.

3(12) В центральной части эпандрия щетинки отсутствуют

4(7) Церки квадратной или прямоугольной формы

5(6) Церки удлинённой прямоугольной формы с отношением длины к ширине 1.54–1.78. Церки с оттянутыми кзади латеральными углами и закруглёнными медиальными. VIII тергит в форме дуги. Его задний край в медиальной части имеет небольшой выступ, в центре которого имеется небольшое округлое углубление. Гипандрий имеет дугообразную выемку, с отношением ширины выемки к её длине 1.06–1.55 (Приложение 3, рисунок 7А–Г).....***H. muehlfeldi*** Brauer, 1880

6(5) Церки квадратной формы с отношением длины к ширине 0.83–1.10. VIII тергит подковообразной формы с неровным без видимых утолщений или сужений задним краем. Гипандрий имеет выемку вытянутой овальной формы. VIII стернит имеет полукруглую форму (Приложение 3, рисунок 10А–Г).....***H. ciureai*** Ségué, 1937

7(4) Церки имеют округлую форму

8(9) В передней части гипандрия на его абдоминальной стенке имеется утолщение чашеобразной формы. Выемка гипандрия воронкообразной формы, длина которой 0.47–0.52 от его длины (Приложение 3, рисунок 12А–Г).....***H. montana montana*** Meigen, 1820

9(8) В передней части гипандрия на его абдоминальной стенке утолщение отсутствует

10(11) На концах дуги VIII тергита имеются 3 округлые выемки, расположенные последовательно друг за другом. Гипандрий имеет глубокую овальной формы выемку. VIII стернит имеет трапецевидную форму с закруглёнными углами (Приложение 3, рисунок 4А–Г).....***H. lurida*** Fallén, 1817

11(10) На концах дуги VIII тергита округлые выемки отсутствуют. Латеральные и медиальные углы церок округлой формы. Выемка гипандрия имеет форму близкую к треугольной с сильно закруглённой вершиной. VIII стернит имеет форму полуокружности (Приложение 3, рисунок 9А–Г).....***H. lundbecki lundbecki*** Lyneborg, 1960

12(3) В центральной части эпандрия имеются щетинки

13(14) В центральной части эпандрия имеется от 4 до 7 щетинок, расположенных вдоль латерального края. VIII стернит имеет треугольную форму с закруглёнными углами. Щетинки располагаются в виде вытянутого треугольного, направленного вершиной к переднему краю стернита. В передней части VIII тергита на концах дуги имеются по 3–5 округлых выемок. Гипандрий имеет выемку дугообразной формы (Приложение 3, рисунок 6А–Г).....***H. bimaculata*** Macquart, 1826

14(13) В центральной части эпандрия имеется 1-3 щетинки расположенные ближе к латеральному краю

15(16) VIII стернит имеет форму близкую к полукругу, и его передний край имеет широкую дугообразную выемку, длина которой составляет 0.08–0.12 от длины стернита. VIII тергит дугообразной формы и на заднем крае в центральной части имеется выступ, длина которого составляет не более 0.38 от длины дуги. В центре этого выступа имеется углубление в виде борозды. Выемка гипандрия дугообразной формы (Приложение 3, рисунок 8А–Г).....***H. distinguenda distinguenda*** Verrall, 1909

16(15) VIII стернит имеет форму полуовала, и на его переднем крае дугообразная выемка отсутствует. VIII тергит дугообразной формы, и на заднем крае в центральной части имеется небольшой выступ, длина которого составляет 0.53–0.60 от длины тергита. В центральной части дуги VIII тергита имеется крупное углубление, в котором может быть сквозная перфорация. Выемка гипандрия треугольной формы (Приложение 3, рисунок 5А–Г).....***H. nitidifrons confiformis*** Chvála et Moucha, 1971

4.3.2 Особенности строения личинок и куколок слепней

Из 1093 собранных личинок в лабораторных условиях удалось вывести 917 имаго, по которым определяли видовую принадлежность личинок. Особи, определённые по выведенным имаго, принадлежали к 17 видам. Видовую диагностику погибших личинок (556) осуществляли по особенностям их морфологии (строение ротового аппарата, хетоидных полос, анальных бугров и др.) с использованием монографий А.С. Лутта и Х.И. Быковой (1982), К.В. Скуфьина (1973), Р.В. Андреевой (1990), С.В. Пестова и М.М. Долгина (2013) и работ М. Хвалы и Й. Ежека (Chvála, Ježek, 1969; Ježek (1970, 1977a, 1977b, 1977c, 1977d), П.П. Иванищука (1970, 1977) и определителя пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий (2000). Среди этих личинок, полностью сохранивших весь набор признаков, необходимых для определения, оказалось 176 особей. В этой группе удалось выделить личинок ещё 3 видов слепней (*Tabanus bromius*, *Hybomitra kaurii* и *H. m. montana*). Таким образом, в целом, собранные личинки принадлежали к 20 видам из 5 родов слепней (Приложение 4, таблица 1).

В лабораторных условиях из личинок было выведено 917 куколок, из которых вылетело 917 имаго. Кроме того, 37 куколок были собраны в природе и из них было выведено 37 имаго (Приложение 4, таблица 2).

Результаты исследований показали, что наибольшее количество среди собранных личинок, приходится на *Chrysops c. caecutiens* (42.9 %), наименьшее – на *Haematopota p. pluvialis*, *Hybomitra arpadi* и *Tabanus a. autumnalis* (по 0.1 %). Личинки *Chrysops relictus*, *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. muehlfeldi*, *Tabanus cordiger* и *T. maculicornis* в количественном плане занимают среднее положение (6.5–8.7 %). Численность остальных видов составляет от 0.2 до 3.4 % (Приложение 4, таблица 1).

При описании личинок дополнительными морфологическими признаками, которые могут быть использованы для их видовой диагностики, служат особенности строения головной капсулы и ротового аппарата (Приложение 4, рисунок 1).

Для личинок, изученных нами, в литературе при описании головной капсулы и ротового аппарата, приводятся данные и рисунки не для всех элементов (Приложение 4, рисунок 2, 3). Так, в описании головных капсул личинок *Atylotus f. fulvus*, *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. distinguenda*, *H. lundbecki*, *Tabanus maculicornis*, *H. nitidifrons confiformis* и *H. muehlfeldi* отсутствуют рисунки их субментумов (Лутта, Быкова, 1982; Ježek, 1977a). Для личинки *Tabanus cordiger* приведены лишь рисунки латерального склерита, мандибулы (Иванищук, 1977) и лабрума (Андреева, 1990), а описание остальных элементов головной капсулы в литературе отсутствует. Полное описание с фотографиями головной капсулы и ротового аппарата *Tabanus cordiger* впервые приводится в настоящей работе.

Кроме того, результаты, полученные нами в процессе изучения головной капсулы и ротового аппарата исследованных личинок, показали, что для видовой диагностики последних помимо особенностей строения лабрума, мандибулы, антенны и латерального склерита, могут использоваться особенности строения максиллы, максиллярного щупика и субментума. В частности, особенности строения субментума у исследованных нами личинок могут различаться. Так, например, у всех личинок *Atylotys f. fulvus*, *Hybomitra ciureai*, *Hybomitra distinguenda*, *Tabanus cordiger*, *T. maculicornis* субментум в задней части закруглён, но отличаются отношение его ширины к длине, глубина выемки и степень хитинизации (Приложение 4, рисунок 5Г, 9Г, 11Г, 21Г, 23Г). У личинок *Atylotys f. fulvus*, *Hybomitra ciureai*, *Hybomitra distinguenda* ширина субментума составляет 1/2 его длины, *Tabanus maculicornis* – 2/3, *Tabanus cordiger* – чуть меньше половины. При этом у *Atylotys f. fulvus* и *Hybomitra ciureai* выемка в передней части занимает 1/3 длины субментума, у *Hybomitra distinguenda* – 1/5. На субментуме личинок *Hybomitra ciureai* по бокам от выемки имеется более интенсивная пигментация в виде овальных пятен. Таким образом, по нашему мнению, особенности строения субментума можно использовать в качестве дополнительного определительного признака, так как они чётко различаются у разных видов.

Сравнение фотографий строения головной капсулы и ротового аппарата, исследованных нами личинок с иллюстративным описанием, приведённым в литературе, позволило выявить как черты сходства, так и некоторые отличия. Так, например, описание и рисунки головной капсулы личинки *Hybomitra bimaculata* (Лутта, Быкова, 1982) практически полностью совпадают с нашими данными. Вместе с тем, расположение и количество волосков первого членика максиллярного щупика у личинок *Atylotus f. fulvus*, *Hybomitra ciureai* и *H. lundbecki* изученных нами (Приложение 4, рисунок 2Ж, 4Ж, 6Ж) различаются с данными, приведёнными А.С. Лутта и Х.И. Быковой (1982). Отличия отмечены и в особенностях строения максиллы (расположение каналов), бокового склерита (форма) для личинок *Hybomitra nitidifrons confiformis*, изученных нами и описанных в работе Й. Ежека (Ježek, 1977a) (Приложение 4, рисунок 3А). Для личинки *Hybomitra lurida* имеется лишь одна работа с описанием и иллюстрациями головной капсулы и ротового аппарата (Быкова, 1992) (Приложение 4, рисунок 3Б). Особенности строения головной капсулы и ротового аппарата (количество волосков лабрума, количество зубцов мандибулы, количество каналов максиллы, отсутствие волосков на первом членике антенны, форма субментума), полученные нами для личинки *Hybomitra lurida*, отличаются от аналогичных сведений, приведённых в работе Быковой (1992).

Видовая диагностика куколок возможна по особенностям строения их экзuvia (Приложение 4, рисунок 4).

Также как и в случае с личинками, при описании куколок изученных нами слепней, в литературных источниках не всегда приводятся рисунки и описание всех элементов. Так, для куколок *Hybomitra arpadi*, *H. bimaculata*, *H. ciureai*, *H. lundbecki*, *Tabanus a. autumnalis* не приводятся рисунки их брюшных дыхалец (Лутта, Быкова, 1982; Ježek, 1977a, 1977b; Chvála, Ježek, 1969). Описание куколки *Hybomitra nitidifrons confiformis* имеется лишь в одной работе и только для самки (Ježek, 1977a). Поэтому полное описание куколки самца *Hybomitra nitidifrons confiformis* с фотографиями экзувия в настоящей работе приводится впервые.

Результаты, полученные нами в процессе изучения куколок, показали, что для их видовой диагностики можно использовать особенности строения брюшного дыхальца, которые в литературе обычно не приводятся. Так, например, у *Chrysops viduatus* площадка дыхальца имеет форму конусовидного выступа, на вершине которого располагается перитрема, смещённая в одну из сторон, у *C. relictus* площадка дыхальца также имеет форму конусовидного выступа, в центре которого на вершине располагается перитрема (Приложение 4, рисунок 26В, 26В). У куколок *Chrysops c. caecutiens* площадка дыхальца представлена невысоким округлым выступом с перитремой, расположенной на вершине в центре (Приложение 4, рисунок 25В). Подобные особенности формы площадки дыхальца и расположения перитремы, по нашим наблюдениям, чётко различаются у изученных нами видов. Поэтому, особенности строения брюшного дыхальца, наряду с другими признаками, могут использоваться для видовой диагностики куколок слепней.

Сравнение фотографий экзувиев исследованных нами видов слепней с их иллюстративным описанием в литературе позволило выявить как черты сходства, так и некоторые отличия. Например, описание и рисунки куколок *Chrysops c. caecutiens*, *C. relictus*, *C. viduatus*, *Haematopota p. pluvialis* (Лутта, Быкова, 1982; Ježek, 1977d), *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. tarandina* (Лутта, Быкова, 1982; Chvála, Ježek, 1969; Ježek, 1977a, 1977d; Иванищук, 1977) практически полностью совпадают с нашими данными. Вместе с тем, интенсивность и расположение пятен пигментации на головном щите с фронтальной стороны у куколок *Hybomitra arpadi*, *H. lundbecki*, *H. lurida*, *H. muehlfeldi* изученных нами (Приложение 4, рисунок 14А, 16А, 18А, 29А) и представленных в литературе (Лутта, Быкова, 1982; Chvála, Ježek, 1969; Ježek, 1977b, 1977d) различаются. Отличия отмечены и в форме головного щита с фронтальной стороны для куколок *Tabanus a. autumnalis* и *T. bovinus*, изученных нами и описанных в работе Й. Ежека (Ježek, 1977 b), А.С. Лутта и Х.И. Быковой (1982), П.П. Иванищука (1977). Для *Tabanus cordiger* приводится описание только куколки самца (Иванищук, 1977). Особенности строения среднегрудного и брюшного дыхалец (форма площадки, перитремы и морщинистость) на полученных нами фотографиях для этой куколки отличаются от сведений, приведённых в работе П.П. Иванищука (1977). Описание куколки

самки *Tabanus cordiger* в литературе нам найти не удалось, поэтому в настоящей работе приводится её полная морфологическая характеристика с фотографиями экзувия.

Указанные выше различия в строении личинок и куколок между нашими данными и литературными могут быть связаны с тем, что в литературе, как правило, приводятся рисунки и схемы, в то время как, в настоящей работе представлены фотографии. На наш взгляд при описании формы, цвета, количества и расположения мелких деталей и др., фотографии имеют преимущество перед рисунками и схемами с точки зрения информативности. Неслучайно в последнее время в зарубежных работах при описании особенностей строения различных элементов личинок и куколок слепней, как правило, приводятся именно фотографии (Squitier, 2011; Mullens, 2019).

Описание строения головной капсулы и ротового аппарата, исследованных нами личинок (Приложение 4, таблица 1) проводилось лишь с использованием шкурок личинок, перешедших к окукливанию. Особенности строения личинок и экзувиев куколок слепней приводится ниже.

Atylotus fulvus fulvus (Meigen, 1820)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 01.06.2013, 08.05.2017, 01 и 08.05.2019 (В.В. Агасой), 10 экз.; Псковский р-н, г. Псков, микрор-н Орлецы, 04.05.2020 (В.В. Агасой), 1 экз. Из исследованных личинок изготовлено 5 тотальных препарата головной капсулы и ротового аппарата.

Описание личинки. Окраска личинок бежевая или бежево-желтоватая. Длина личиночной шкурки в вытянутом состоянии составляет 24–26 мм.

Верхняя губа (лабрум) хитинизирована и имеет светло-коричневый цвет, при этом её верхний край и 1/3 верхней части переднего края окрашены более интенсивно за счёт большей хитинизации. На выпуклой поверхности лабрума имеется одна пара волосков, его апикальный зубец заострённый, угловатый и отделён от дорсального края выемкой. Передний край верхней губы образует с дорсальным краем угол 80° (Приложение 4, рисунок 5А).

Верхняя челюсть (мандибула) несёт 4–5 округлых зубчика, которые нечётко выделяются на вершине челюсти снизу. Зубчики занимают 1/5 длины челюсти (Приложение 4, рисунок 5Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (Приложение 4, рисунок 5Д), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (Приложение 4, рисунок 5З). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в два раза меньше длины её второго

членика. На нижней стороне в верхней половине первого членика антенны имеются два волоска, которые на фотографии, направлены на наблюдателя.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части первого членика располагаются три волоска, два из которых расположены рядом и выходят практически из одной точки, а третий смещён вперёд на расстояние примерно равное длине первого и второго волосков (Приложение 4, рисунок 5Ж).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают максиллы светло-коричневого цвета, с более интенсивной окраской верхнего края за счёт более сильной хитинизации. От основания максиллы отходят два канала. Один канал в 1/3 верхней части разветвляется на три канала. Из этих трёх каналов два почти достигают верхнего края губы, а один сильно укорочен. Второй канал не ветвится и составляет половину длины первого (Приложение 4, рисунок 5Е).

Латеральный склерит с явно выраженным заострённым передним концом и выемкой. Склерит слабо хитинизирован и имеет светло-коричневую окраску, при этом его передняя треть темно-коричневая за счёт более интенсивной хитинизации, которая достигает максимума в верхнем крае склерита, цвет которого доходит до чёрного. Медиальная линия склерита слегка хитинизирована и имеет более тёмную окраску, чем окружающие участки. В верхней половине пластинки склерита, сразу после более сильно пигментированного участка, вдоль верхнего края располагается светлый полупрозрачный участок, практически лишённый хитинизации, который мы определяем, как светлое пятно (Приложение 4, рисунок 5В).

Субментум в задней части закруглён. Его ширина равна половине длины. В центре переднего края имеется слабо выраженная выемка, переходящая в борозду, длина которой составляет $1/2.8 - 1/3.2$ от длины субментума (Приложение 4, рисунок 5Г).

Описание куколки. Экзувий желтовато-коричневого цвета, длиной 19–22 мм. На головном щите с фронтальной стороны между фронтальными и теменными бугорками имеется сильная морщинистость в форме овала. Каждый теменной бугорок с одной щетинкой и с морщинистым основанием. Расстояние между их основанием равно $1/4$ их диаметра у основания. Расстояние между концами антеннальных покрывок в 1.3–1.4 раза превышает высоту щита. Антеннальные покрывки незначительно выражены, треугольной формы, не выступают за пределы головы, своими концами не достигают эпикраниального шва и более интенсивно пигментированы. Внутренние и внешние фронтальные бугры латерально не разделены. Щель между внутренними буграми узкая. Головной щит с вентральной стороны без пигментированных пятен (Приложение 4, рисунок 6А, Б).

Площадка среднегрудного дыхальца с двумя бороздами. Перитрема слабо изогнутая, её длина немного превышает половину длины дыхальцевой площадки (Приложение 4, рисунок

6Е). Брюшное дыхальце имеет округлую форму, лежит непосредственно на поверхности сегмента. Перитрема изогнутая, её длина составляет $1/3-1/4$ длины окружности дыхальца (Приложение 4, рисунок 6В). Бахрома шипов на вентральной стороне из двух тесно сомкнутых рядов, при этом шипы переднего ряда короче шипов заднего ряда. Бахрома шипов на дорсальной стороне однорядная с чередующимися участками с длинными и короткими шипами (Приложение 4, рисунок 6Г, Д). Вентральная преанальная бахрома самки с 9–12 шипами с каждой стороны и латеральные гребни с 8–11 шипами. Преанальная бахрома самца с 20–22 шипами, латеральные гребни с 6–8 шипами (Приложение 4, рисунок 6Ж, З).

Hybomitra bimaculata (Macquart, 1826)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 04 и 09.05.2015, 08.05.2016, 07.05.2017, 05 и 09.05.2018, 01 и 08.05.2019, 10.05.2020 (В.В. Агасой), 23 экз.; г. Псков, микрор-н Орлецы, 04.05.2020 (В.В. Агасой), 3 экз.; Островский р-н, д. Грызавино, 05.05.2020 (В.В. Агасой), 4 экз. Из исследованных личинок изготовлено 30 тотальных препарата головной капсулы и ротового аппарата.

Описание личинки. Окраска личинки варьирует от коричневой до красновато-коричневой или зелёной. Личиночная шкурка длиной 26–32 мм.

Верхняя губа светло-коричневого цвета с более интенсивной окраской первой трети верхнего края и вершины переднего края за счёт более сильной хитинизации. На выпуклой поверхности лабрума, в его передней и центральной частях, а также и чуть позади от центра губы имеется по одной паре волосков. Апикальный зубец с округлой вершиной и отделён от дорсального края выемкой. Дорсальный и передний края образуют угол в 90° (Приложение 4, рисунок 7А).

Мандибула на нижней стороне несёт 8–11 зубчиков, из которых первые 6–8 хорошо развиты, последние 1–3 редуцированы и слабо выражены. Зубчики занимают половину длины челюсти. Верхняя челюсть к вершине сужается (Приложение 4, рисунок 7Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (Приложение 4, рисунок 7Д), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (Приложение 4, рисунок 7З). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 2–2.5 раза меньше длины второго членика. На нижней стороне в верхней половине первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части его первого членика, вблизи основания второго, имеется три волоска. Два волоска примыкают

друг к другу, а третий находится от них на расстоянии в 1.4–1.5 раза превышающем его диаметр у основания (Приложение 4, рисунок 7Ж).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают максиллы светло-коричневого цвета. От основания максиллы отходит канал, который в верхней трети разветвляется на три части (Приложение 4, рисунок 7Е).

Передний край латерального склерита в нижней части заострённый, в верхней имеет выемку. Окраска склерита изменяется от светло-коричневой до тёмно-коричневой. В центральной части верхнего края и по медиальной линии склерит более сильно хитинизирован и имеет чёрный цвет. В верхней половине пластинки склерита, сразу после более сильно пигментированного участка, ближе к верхнему краю располагается небольшое светлое пятно овальной формы (Приложение 4, рисунок 7В).

Субментум в задней части заострён. Ширина субментума равна $2/3$ его длины. Выемка в передней части субментума занимает $1/8.8$ – $1/9.1$ его длины (Приложение 4, рисунок 7Г) (Агасой, Прокофьев, 2022).

Описание куколки. Экзувий длиной 20–23 мм и имеет тёмно-коричневый цвет. Головной щит с фронтальной стороны в верхней части над теменными бугорками пигментирован. При этом у самок пигментация представлена в виде трёх отдельных пятен, из которых одно вершинное и два латеральных. У самцов пятно тянется вдоль эпикраниального шва и почти достигает концов антеннальных покрывшек. Каждый теменной бугорок с одной щетинкой, округлой формы. Расстояние между основаниями бугорков приблизительно равно их диаметру у основания. Антеннальные покрывшки вершинами достигают края эпикраниального шва. Расстояние между концами антеннальных покрывшек в 1.5–1.6 раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры с продольной морщинистостью и нечётко разделены на внутренние и внешние. Щель между буграми заметная, но неглубокая и узкая. Головной щит с вентральной стороны наиболее интенсивно пигментирован под фронтальными бугорками в области лобных швов, на покрывшках хоботка, нижнечелюстных щупиков, нижней и верхней челюстей (Приложение 4, рисунок 8А, Б)

Площадка среднегрудного дыхальца морщинистая у края. Длина перитремы значительно превышает половину длины дыхальцевой площадки (Приложение 4, рисунок 8Г). Брюшное дыхальце располагается на округлом выступе. Перитрема удлинённой скобообразной формы (Приложение 4, рисунок 8В). Бахрома шипов на брюшных сегментах с вентральной стороны двурядная, при этом передний ряд состоит из тонких коротких шипов, задний – из тонких и длинных шипов. Бахрома шипов с дорсальной стороны однорядная и представлена чередующимися короткими и длинными шипами (Приложение 4, рисунок 8Д, Е). Преанальные дорсолатеральные и латеральные гребни с 5–6 зубцам. Вентральная

преанальная бахрома самки с 6–8 шипами с каждой стороны, самца с 21–23 шипами (Приложение 4, рисунок 8Ж, 3).

Hybomitra ciureai (Séguy, 1937)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 09.05.2015, 22.05.2016, 09.05.2018, 08.05.2019, 10.05.2020 (В.В. Агасой), 8 экз.; Палкинский р-н, д. Палкино, деревня, 12.05.2019 (В.В. Агасой), 4 экз.; Псковский р-н, д. Корытово, 19.05.2019 (В.В. Агасой), 2 экз.; Островский р-н, д. Грызавино, 05.05.2020 (В.В. Агасой), 2 экз. Из исследованных личинок изготовлено 10 тотальных препарата головной капсулы и ротового аппарата.

Описание личинки. Окраска личинки может изменяться от светло-коричневой до красновато-коричневой. Длина личиночной шкурки 28–30 мм.

Верхняя губа с более хитинизированным верхним краем в его центральной части. На выпуклой поверхности лабрума волоски отсутствуют. Апикальный зубец закруглённый и отделён от дорсального края выемкой. Передний край верхней губы образует с дорсальным краем угол 80° (Приложение 4, рисунок 9А).

Мандибулы на нижней стороне с 7–9 зубчиками, при этом первые 6–7 чётко выражены, а последние 1–2 редуцированы. Зубчики занимают почти половину длины верхней челюсти (Приложение 4, рисунок 9Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (Приложение 4, рисунок 9Д), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (Приложение 4, рисунок 9З). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. В верхней половине первого членика имеются два волоска, которые на фотографии, направлены на наблюдателя.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части его первого членика, вблизи основания второго, имеется четыре волоска. Три волоска располагаются в ряд и соприкасаются друг с другом, а четвёртый находится от них на расстоянии равном его диаметру у основания (Приложение 4, рисунок 9Ж).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают максиллы светло-коричневого цвета. От основания максиллы отходит канал, который на середине своей длины разветвляется на три части (Приложение 4, рисунок 9Е).

Латеральный склерит светло-коричневого цвета, овальной формы с заострёнными передним и задним концами. Верхний край в своей задней половине сильно хитинизирован и имеет почти чёрную окраску. В верхней половине пластинки склерита, сразу после более

сильно пигментированного участка, располагается светлое пятно в виде изогнутой линии (Приложение 4, рисунок 9В).

Субментум в задней части закруглён. Ширина субментума равна половине его длины. Выемка в передней части субментума занимает $1/2.6$ – $1/3.2$ его длины (Приложение 4, рисунок 9Г) (Агасой, Прокофьев, 2022).

Описание куколки. Длина экзuvia 18–22 мм, его окраска жёлто-коричневая. Головной щит с фронтальной стороны, над теменными бугорками, с тёмным пятном на вершине. Каждый теменной бугорок овальной формы и имеет по одной щетинке. Расстояние между основаниями бугорков равно половине их диаметра у основания. Концы покрывок антенн достигают края эпикраниального шва. Расстояние между концами антеннальных покрывок в 1.3–1.4 раза превышает высоту головного щита. Фронтальные бугры морщинистые и чётко разделяются на внутренние и внешние. Щель между внутренними буграми неглубокая и узкая. Головной щит с вентральной стороны наиболее интенсивно пигментирован под фронтальными бугорками в виде поперечной полосы до основания покрывок антенн, а также на покрывках хоботка, нижней и верхней челюстей (Приложение 4, рисунок 10А, Б)

Площадка среднегрудного дыхальца, под перитремой, чёрного цвета за счёт интенсивной пигментации и имеет складки. Длина перитремы более половины длины площадки дыхальца (Приложение 4, рисунок 10Е). Брюшное дыхальце на небольшом выступе с перитремой округлой формы (Приложение 4, рисунок 10Е). Бахрома шипов на брюшных сегментах с вентральной стороны двурядная, причём первый ряд представлен тонкими и короткими шипами, второй – тонкими и длинными. Бахрома шипов с дорсальной стороны однорядная, состоящая из длинных тонких шипиков и коротких утолщённых в основании (Приложение 4, рисунок 10Г, Д). Преанальные дорсолатеральные гребни с 4–5 шипами, латеральные – с 6–7 шипами. Вентральная преанальная бахрома самки с 8–9 шипами с каждой стороны, самца с 19–21 (Приложение 4, рисунок 10Ж, З).

Hybomitra distinguenda distinguenda (Verrall, 1909)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 17.06.2015 и (В.В. Агасой), 6 экз. Из исследованных личинок изготовлено 6 тотальных препарата головной капсулы и ротового аппарата.

Описание личинки. Окраска тела личинки от тёмно-коричневой до красновато-коричневой. Личиночная шкурка длиной 26–29 мм.

Верхняя губа с более хитинизированным верхним краем в передней части и на вершине переднего края. На выпуклой поверхности лабрума в его передней и задней частях имеется по одной паре волосков, в центральной части – один короткий волосок. Апикальный зубец

округлый и отделён от дорсального края небольшой выемкой (нечётко выраженной). Передний край верхней губы образует с дорсальным краем прямой угол (Приложение 4, рисунок 11А).

Мандибула на нижней стороне имеет семь или восемь зубчиков, из которых первый и последний слабозаметны, остальные пять чётко выражены. Зубчики занимают первую треть длины челюсти (Приложение 4, рисунок 11Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (Приложение 4, рисунок 11Д), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (Приложение 4, рисунок 11З). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 2.5 раза меньше длины второго членика. На нижней стороне в верхней половине первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части его первого членика, вблизи основания второго, имеется четыре волоска. Три волоска примыкают друг к другу, а четвёртый находится от них на расстоянии в 2.5–3.0 раза превышающим диаметр его основания (Приложение 4, рисунок 11Ж).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают максиллы светло-коричневого цвета. От основания максиллы отходит канал, который в своей средней части начинает разветвляться на три канала (Приложение 4, рисунок 11Е).

Латеральный склерит тёмно-коричневого цвета с закруглённым передним концом. Его верхняя часть и медиальная линия имеют окраску близкую к чёрной за счёт более сильной хитинизации. В верхней трети пластинки склерита располагается светлое пятно овальной формы (Приложение 4, рисунок 11В).

Субментум в задней части закруглён. Ширина субментума равна половине его длины. Выемка в передней части субментума занимает $1/4.6$ – $1/5$ его длины (Приложение 4, рисунок 11Г) (Агасой, Прокофьев, 2022).

Описание куколки. Экзувий длиной 20–24 мм, его окраска желтовато-коричневая. Головной щит с фронтальной стороны в верхней части над теменными бугорками пигментирован в виде трёх отдельных пятен, из которых одно вершинное и два латеральных. При этом у некоторых самцов латеральные пятна начинаются почти от основания теменных бугорков и тянутся до эпикраниального шва. На головном щите самок имеется только слабо выраженное вершинное пятно над теменными бугорками. У самок расстояние между основаниями теменных бугорков в 1.5 раза больше диаметра основания бугорка, у самцов – приблизительно равно диаметру основания бугорка. Вершины антеннальных покрывок не достигают эпикраниального шва. Расстояние между концами антенн в 1.3 раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры с морщинистостью и нечётко разделены на внутренние и

внешние. Щель между внутренними буграми узкая и неглубокая. Головной щит с вентральной стороны наиболее интенсивно пигментирован под фронтальными бугорками в области лобных швов, на покрывках хоботка, половине покрывок нижнечелюстных щупиков, нижнечелюстных и верхнечелюстных покрывках (Приложение 4, рисунок 12А, Б).

Площадка среднегрудного дыхальца в центральной части морщинистая под перитремой (Приложение 4, рисунок 12Г). Перитрема сильноизогнутая, её длина составляет 2/3 длины дыхальцевой площадки. Передний конец перитремы не достигает вершины дыхальцевого холмика (Приложение 4, рисунок 12В). Бахрома шипов на брюшных сегментах с вентральной стороны двурядная и её первый ряд состоит из коротких тонких шипов, второй – длинных тонких шипов. Бахрома шипов с дорсальной стороны однорядная и представлена двумя видами шипов – длинными тонкими и короткими с утолщённым основанием (Приложение 4, рисунок 12Д, Е). Преанальные дорсолатеральные гребни с 6 шипами, латеральные – с 8–9 шипами. Вентральная преанальная бахрома самца с 20–21 шипом (Приложение 4, рисунок 12Ж, З).

Hybomitra lundbecki lundbecki (Lyneborg, 1959)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 09.05.2015, 08.05.2016, 07.05.2017, 05.05.2018, 08.05.2019, 10.05.2020 (В.В. Агасой), 21 экз. Из исследованных личинок изготовлено 16 тотальных препарата головной капсулы и ротового аппарата.

Описание личинки. Цвет личинки от светло-коричневого до тёмно-коричневого или зелёный. Длина личиночной шкурки 24–27 мм.

Верхняя губа светло-коричневого цвета с более интенсивной окраской верхнего края и верхней трети переднего края за счёт сильной хитинизации. На выпуклой поверхности лабрума имеется три пары волосков. Апикальный зубец ширококонический и отделён от дорсального края широкой выемкой. Передний край верхней губы образует с дорсальным краем угол 90° (Приложение 4, рисунок 13А).

Мандибула на нижней стороне с 8–10 зубчиками, из которых первые 6–8 чётко выраженные и последние два слабозаметные. Зубчики занимают половину длины верхней челюсти (Приложение 4, рисунок 13Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (Приложение 4, рисунок 13Д), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (Приложение 4, рисунок 13З). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 3–3.5 раза меньше длины второго

членика. На нижней стороне в верхней половине первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части первого членика, вблизи основания второго, имеется три волоска. Два волоска примыкают друг к другу, а третий находится от них на расстоянии в 3 раза превышающим его диаметр у основания (Приложение 4, рисунок 13Ж).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают максиллы светло-коричневого цвета. От основания максиллы отходит канал, который в середине и верхней трети имеет по одному ответвлению, на самой вершине ещё разветвляется на два канала. Три ветви канала почти достигают верхнего края нижней челюсти (Приложение 4, рисунок 13Е).

Латеральный склерит в передней части с тремя зубцами, из которых чётко выражены боковые и слабо выражен средний. Склерит светло-коричневого цвета с более сильной хитинизацией в его передней трети и вдоль верхнего края. В верхней половине пластинки склерита, сразу после более сильно пигментированного участка, располагается слабо выраженное светлое пятно (Приложение 4, рисунок 13В).

Субментум к задней части сужается и закругляется на вершине. Ширина субментума равна $2/2.7-2/3.1$ его длины. Выемка в передней части субментума треугольной формы и занимает $1/6.4-1/7$ его длины (Приложение 4, рисунок 13Г) (Агасой, Прокофьев, 2022).

Описание куколки. Экзувий коричневого цвета, его длина 17–19 мм. Головной щит с фронтальной стороны, над теменными бугорками, у самцов пигментирован в виде четырёх отдельных пятен. При этом два латеральных пятна в виде поперечных полосок располагаются прямо над бугорками, а два других пятна удлинённые и тянутся от основания теменных бугорков, вдоль покрывок антенн, до края эпикраниального шва. У самок, помимо четырёх пигментных пятен как у самцов, под теменными бугорками имеется пигментация в форме волнообразной линии. Теменные бугорки маленькие, овальной формы. Расстояние между основаниями бугорков в 4–4.5 раза превышает их диаметра у основания. Антеннальные покрывки не достигают края эпикраниального шва. Расстояние между кончиками антеннальных покрывок в 1.3 раза больше высоты головного щита с фронтальной стороны. Фронтальные бугры с чёткой выраженной продольной морщинистостью. Щель между буграми узкая и глубокая. Головной щит с вентральной стороны наиболее интенсивно пигментирован под фронтальными бугорками в виде поперечной полосы до основания покрывок антенн, а также на покрывках хоботка, нижнечелюстного щупика, нижней и верхней челюстей (Приложение 4, рисунок 14А, Б).

Площадка среднегрудного дыхальца слабо пигментирована с продольными складками у шва под перитремой. Перитрема занимает немного больше половины длины площадки и

своим передним концом не достигает вершины дыхальцевого холмика (Приложение 4, рисунок 14Е). Брюшное дыхальце на округлом выступе со слабо изогнутой перитремой (Приложение 4, рисунок 14В). Бахрома шипов на брюшных сегментах с вентральной стороны двурядная. Её передний ряд представлен тонкими короткими шипами, задний – тонкими длинными шипами. Бахрома шипов с дорсальной стороны однорядная и состоит из сменяющихся тонких длинных шипов и коротких, утолщённых в основании (Приложение 4, рисунок 14Г, Д). Преанальные дорсолатеральные гребни с 6–8 шипами, латеральные – с 7–9 шипами. Вентральная преанальная бахрома самки с 9–10 шипами с каждой стороны, самца с 23–24 шипами (Приложение 4, рисунок 14Ж, З).

Hybomitra lurida (Fallén, 1817)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 08.05.2017 и 01.05.2019 (В.В. Агасой), 5 экз. Из исследованных личинок изготовлено 2 тотальных препарата головной капсулы и ротового аппарата.

Всего за всё время наблюдений удалось собрать лишь пять экземпляров личинок *Hybomitra lurida*. Из них получить, практически целую, шкурку удалось только для двух. Поэтому описание строения ротового аппарата *H. lurida* приводиться на примере только двух особей.

Описание личинки. Личинка светло-коричневого цвета. Личиночная шкурка длиной 23–25мм.

Верхняя губа светло-коричневого цвета с более хитинизированным верхним краем и верхней третью переднего края. На выпуклой поверхности лабрума имеется три пары волосков. Апикальный зубец закруглённый и отделён от дорсального края широкой выемкой. Передний край верхней губы образует с дорсальным краем угол 80° (Приложение 4, рисунок 15А).

Мандибула слабо изогнутая с 11 зубчиками на нижней стороне, из которых восемь чётко и три нечётко выражены. Зубчики занимают половину длины челюсти (Приложение 4, рисунок 15Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (Приложение 4, рисунок 15Д), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (Приложение 4, рисунок 15З). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 2.5 раза меньше длины второго членика. На нижней стороне в верхней половине первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части первого членика, вблизи основания второго, имеется четыре волоска. Три волоска

располагаются в ряд и соприкасаются друг с другом, а четвёртый находится от них на расстоянии в 3.5–4.0 раза превышающим его диаметр у основания (Приложение 4, рисунок 15Ж).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают максиллы светло-коричневого цвета. От основания максиллы отходит канал, который в своей середине даёт одно ответвление и в верхней трети разветвляется ещё на два канала. Три ветви почти достигают верхнего края нижней челюсти (Приложение 4, рисунок 15Е).

Латеральный склерит эллипсовидной формы с сильно вытянутым и заострённым передним концом. Верхний край склерита сильно хитинизирован и имеет тёмно-коричневую окраску. В верхней половине пластинки, под пигментированным участком, находится светлое пятно в виде слегка изогнутой полоски, повторяющей форму верхнего края склерита (Приложение 4, рисунок 15В).

Субментум светло-коричневого цвета с сильно заострённым задним концом копьевидной формы. Ширина субментума равна $\frac{2}{3}$ его длины. Выемка в передней части субментума занимает $\frac{1}{8}$ его длины (Приложение 4, рисунок 15Г) (Агасой, Прокофьев, 2022).

Описание куколки. Длина экзувия 17–19 мм, его окраска желтовато-коричневая. Головной щит с фронтальной стороны, над теменными бугорками, имеет интенсивную пигментацию и в виде треугольнообразных пятен, которые располагаются вдоль края эпикраниального шва до вершин покрышек антенн. Теменные бугорки слабо выражены, имеют округлую форму и находятся друг от друга на расстоянии в 7.0–7.5 раз превышающим их диаметр у основания. Антеннальные покрышки своими концами достигают края эпикраниального шва. Расстояние между кончиками антеннальных покрышек в 1.3–1.4 раза больше высоты головного щита с фронтальной стороны. Фронтальные бугры развиты слабо, морщинистые и не разделены на внешние и внутренние. Щель между буграми довольно хорошо заметная, но неглубокая. Головной щит с вентральной стороны сильно пигментирован под фронтальными бугорками в виде поперечной полосы до основания покрышек антенн, а также на покрышках хоботка, нижнечелюстного щупика, нижней и верхней челюстей (Приложение 4, рисунок 16А, Б).

Среднегрудное дыхальце с широкой, массивной площадкой. Перитрема слабо изогнутая, косо расположенная по отношению ко шву и её длина примерно составляет половину длины площадки дыхальца (Приложение 4, рисунок 16В). Брюшное дыхальце находится на округлом выступе с палочкообразной перитремой (Приложение 4, рисунок 16Е). Бахрома шипов на брюшных сегментах двурядная. При этом с вентральной стороны бахромы состоит из длинных и коротких тонких шипов, с дорсальной – из длинных и коротких, утолщённых в основании шипов (Приложение 4, рисунок 16Г, Д). Преанальные

дорсолатеральные гребни с 8–9 шипами, латеральные – с 6–7 шипами. Вентральная преанальная бахрома самца с 21–22 шипами (Приложение 4, рисунок 16Ж, 3).

Hybomitra muehlfeldi (Brauer, 1880)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 04 и 09.05.2015, 08.05.2016, 07 и 08.05.2017, 05.05.2018, 01 и 08.05.2019, 10.05.2020 (В.В. Агасой), 14 экз.; г. Псков, микрор-н Орлецы, 19.05.2019 (В.В. Агасой), 4 экз.; Островский р-н, д. Грызавино, 26.05.2018 (В.В. Агасой), 7 экз. Из исследованных личинок изготовлено 20 тотальных препаратов головной капсулы и ротового аппарата.

Описание личинки. Окраска личинки варьирует от красновато-коричневой до бурой. Длина личиночной шкурки 28–32 мм.

Верхняя губа светло-коричневого цвета, при этом её верхний край и верхняя треть переднего края окрашены более интенсивно за счёт большей хитинизации. На выпуклой поверхности лабрума имеется три пары волосков. Апикальный зубец ширококонический и отделён от дорсального края широкой выемкой. Передний край верхней губы образует с дорсальным краем угол 80° (Приложение 4, рисунок 17А).

Мандибула на нижней стороне несёт 9–10 зубчиков, из которых 7 чётко выраженные и 2–3 редуцированные. Зубчики занимают половину длины верхней челюсти (Приложение 4, рисунок 17Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (Приложение 4, рисунок 17Д), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (Приложение 4, рисунок 17З). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 2.7–3.0 раза меньше длины второго членика. На нижней стороне в верхней половине первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части первого членика, вблизи основания второго, имеется четыре волоска. Три волоска примыкают друг к другу, а четвёртый находится от них на расстоянии равном его диаметру у основания (Приложение 4, рисунок 17Ж).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают максиллы светло-коричневого цвета. От основания максиллы отходит канал, который в своей середине разветвляется на четыре части. Первая ветвь изгибается вдоль переднего края нижней челюсти, вторая и третья ветви достигают её верхнего края, а четвёртая ветвь сильно укороченная (Приложение 4, рисунок 17Е).

Латеральный склерит на переднем конце с тройным зубцом, в котором боковые выступы короткие, а средний длинный заострённый. Склерит тёмно-коричневого цвета с сильной хитинизацией по верхнему краю и в его передней трети. В верхней половине пластинки склерита, сразу после более сильно пигментированного участка, вдоль верхнего края располагается светлое пятно в виде полосы (Приложение 4, рисунок 17В).

Субментум удлинённой формы с овальным задним концом. Ширина субментума в области выемки равна половине его длины. Субментум светло-коричневого цвета и на переднем конце вокруг выемки более сильно хитинизирован. Выемка в передней части субментума треугольной формы и занимает $1/7.6$ – $1/8.3$ его длины (Приложение 4, рисунок 17Г) (Агасой, Прокофьев, 2022).

Описание куколки. Экзувий длиной 18–20 мм, его окраска желтовато-коричневая. Головной щит с фронтальной стороны, над теменными бугорками, с небольшим пигментированным пятном округлой формы на вершине, которое у самцов окрашено более интенсивно, чем у самок. Теменные бугорки выпуклые, округлые, расстояние между их основаниями приблизительно равно их диаметру у основания. Вершины антеннальных покрывок доходят до края эпикраниального шва. Расстояние между концами антеннальных покрывок в 1.4 раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры с продольной морщинистостью, почти соприкасаются друг с другом и не разделены на внутренние и внешние. Щель между буграми узкая и неглубокая. Головной щит с вентральной стороны наиболее интенсивно пигментирован под фронтальными бугорками в области лобных швов, на покрывках хоботка, половине покрывок нижнечелюстных щупиков, нижнечелюстных и верхнечелюстных покрывках (Приложение 4, рисунок 18А, Б).

Площадка среднегрудного дыхальца морщинистая и слегка пигментирована в центральной части под перитремой. Перитрема слабо изогнутая, в длину занимает больше половины длины площадки и не достигает дыхальцевого холмика (Приложение 4, рисунок 18Е). Брюшное дыхальце расположено на округлом выступе со скобообразной перитремой (Приложение 4, рисунок 18В). Бахрома шипов на брюшных сегментах с вентральной стороны двурядная. Первый ряд бахромы представлен сильно укороченными тонкими шипами, второй – длинными тонкими. Бахрома шипов на дорсальной стороне однорядная и состоит из чередующихся длинных тонких шипов и коротких, которые утолщены в основании (Приложение 4, рисунок 18Г, Д). Преанальные дорсолатеральные гребни с 5–6 шипами, латеральные – с 6–7 шипами. Вентральная преанальная бахрома самки с 7–10 шипами с каждой стороны, самца с 22–23 шипами (Приложение 4, рисунок 18Ж, З).

Hybomitra nitidifrons confiformis (Chvála and Moucha, 1971)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 04.05.2015 и 09.05.2018 (В.В. Агасой), 4 экз. Из исследованных личинок изготовлено 4 тотальных препарата головной капсулы и ротового аппарата.

Описание личинки. Личинки красновато-коричневого цвета. Личиночная шкурка длиной 26–28 мм

Верхняя губа с более хитинизированным верхним краем и верхней третью переднего края. На выпуклой поверхности лабрума в передней и центральной частях имеется две пары волосков. Апикальный зубец закруглённый и отделён от дорсального края широкой выемкой. Передний край верхней губы образует с дорсальным краем угол 80° (Приложение 4, рисунок 19А).

Мандибулы несут 9–11 зубчиков, из которых первый недоразвитый, далее следуют 7–8 чётко выраженные и последний один редуцированный. Зубчики занимают половину длины верхней челюсти (Приложение 4, рисунок 19Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (Приложение 4, рисунок 19Д), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (Приложение 4, рисунок 19З). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 2.4–2.5 раза меньше длины второго членика. На нижней стороне в верхней половине первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной располагается трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части первого членика у основания второго имеется четыре волоска. Три волоска примыкают друг к другу, а четвёртый находится от них на расстоянии превышающим в 1.5–2 раза его диаметр у основания (Приложение 4, рисунок 19Ж).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают максиллы светло-коричневого цвета. От основания каждой максиллы отходит канал, который в своей середине разветвляется на одну ветвь и в верхней трети ещё на три. Три ветви достигают верхнего края нижней челюсти и одна ветвь укороченная (Приложение 4, рисунок 19Е).

Латеральный склерит на переднем конце с заострённым выступом. Склерит светло-коричневого цвета с более сильной хитинизацией по верхнему краю в его задней части. В центральной части склерита по медиальной линии располагается тёмно-коричневая линия. В верхней половине пластинки склерита, сразу после более сильно пигментированного участка, вдоль верхнего края располагается слабо выраженное светлое пятно (Приложение 4, рисунок 19В).

Субментум светло-коричневого цвета, к задней части сужается и заостряется на вершине. Ширина субментума равна $\frac{3}{5}$ его длины. Выемка в передней части субментума занимает $\frac{1}{6}$ его длины (Приложение 4, рисунок 19Г) (Агасой, Прокофьев, 2022).

Описание куколки. Экзувий желтовато-коричневого цвета, длиной 21–23 мм. Головной щит с фронтальной стороны, над теменными бугорками, имеет интенсивную пигментацию в виде треугольнообразных пятен, которые располагаются вдоль края эпикраниального шва до вершин покровов антенн. Также между теменными бугорками и под ними располагаются пигментные пятна. Теменные бугорки слабо выражены, имеют округлую форму и находятся друг от друга на расстоянии 2.0–2.5 раз превышающим их диаметр у основания. Антеннальные покровы своими концами не доходят до края эпикраниального шва. Расстояние между концами антеннальных покровов в 1.6 раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры с продольной морщинистостью, почти соприкасаются и не разделены на внешние и внутренние. Щель между буграми узкая и глубокая. Головной щит с вентральной стороны сильно пигментирован под фронтальными бугорками в виде поперечной полосы до основания покровов антенн, а также на покровках хоботка, нижнечелюстного щупика, нижней и верхней челюстей (Приложение 4, рисунок 20А, Б).

Среднегрудное дыхальце с широкой площадкой и продольной складкой, тянущейся вдоль шва. Перитрема сильно изогнутая и её длина равна половине длины площадки дыхальца (Приложение 4, рисунок 20Е). Брюшное дыхальце находится на округлом выступе со слабо изогнутой перитремой, которая смещена на боковую поверхность дыхальца (Приложение 4, рисунок 20В). Бахрома шипов на брюшных сегментах с вентральной стороны двурядная, причём первый ряд состоит из тонких коротких шипов, второй – из тонких длинных шипов. Бахрома шипов с дорсальной стороны состоит из длинных и коротких шипов, утолщённых в основании (Приложение 4, рисунок 20Г, Д). Преанальные дорсолатеральные гребни с 7–8 шипами, латеральные – с 8–9 шипами. Вентральная преанальная бахрома самца с 22–23 шипами (Приложение 4, рисунок 20Ж, З).

Tabanus cordiger (Meigen, 1820)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 23.05.2020 (В.В. Агасой), 22 экз. Из исследованных личинок изготовлено 10 тотальных препаратов головной капсулы и ротового аппарата.

Описание личинки. Личинка от молочно-белого до кремового цвета. Длина личиночной шкурки 28–30 мм.

Верхняя губа слабосклеротизированная с более хитинизированным верхним краем и верхней половиной переднего края. На выпуклой поверхности лабрума имеется три пары

волосков. Апикальный зубец закруглённый и отделён от дорсального края широкой округлой выемкой. Передний край верхней губы образует с дорсальным краем угол 75° (Приложение 4, рисунок 21А).

Мандибула сильно изогнутая тёмно-коричневого цвета. По всей длине нижней стороны верхней челюсти располагаются 13 зубчиков (Приложение 4, рисунок 21Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (Приложение 4, рисунок 21Д), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (Приложение 4, рисунок 21З). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 2.8–3 раза меньше длины второго членика. На нижней стороне в верхней половине первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части первого членика, вблизи основания второго, имеется четыре волоска. Три волоска расположены в ряд и соприкасаются друг с другом, а четвёртый находится от них на расстоянии превышающим в 3 раза его диаметр у основания (Приложение 4, рисунок 21Ж).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают максиллы светло-коричневого цвета. От основания максиллы отходит канал, который в середине разветвляется на одну ветвь и ближе к верхнему краю расходится ещё на две ветви. Две ветви почти достигают верхнего края нижней челюсти (Приложение 4, рисунок 21Е).

Латеральный склерит на переднем конце с заострённым небольшим выступом. Склерит тёмно-коричневого цвета с более сильной хитинизацией верхнего края в задней части и вдоль медиальной линии (Приложение 4, рисунок 21В).

Субментум светло-коричневого цвета, к задней части сужается и закругляется на вершине. Его задняя часть в участки начала сужения и до вершины более сильно хитинизирована. Ширина субментума составляет чуть меньше половины его длины. Выемка в передней части субментума занимает $1/4.8$ – $1/5.3$ его длины (Приложение 4, рисунок 21Г).

Описание куколки. Длина экзuvia 22–24 мм, его окраска жёлто-коричневая. Головной щит с фронтальной и вентральной стороны не имеет пигментированных пятен. Наиболее сильная пигментация имеется на морщинистом основании теменных бугорков, на краях фронтальных бугорков и на покрышках антенн. На головном щите с фронтальной стороны между фронтальными и теменными бугорками имеется морщинистостью округлой формы. Теменные бугорки уплощённые и расстояние между их основаниями приблизительно равно их диаметру у основания. Антеннальные покрышки своими концами не доходят до края эпикраниального шва. У самки расстояние между концами антеннальных покрышек в 1.5 раза превышает высоту щита, у самца – в 1.3 раза. Фронтальные бугры с морщинистостью и

разделены на внутренние и внешние, причём у самки внутренние бугры вытянутой формы и выражены сильнее, чем у самца. Щель между внутренними фронтальными буграми у самки равна их диаметру, у самца – половине их диаметра. Головной щит с вентральной стороны желтовато-коричневый без интенсивной пигментации и в области лобных ямок имеются продольные дугообразные выступы коричневого цвета (Приложение 4, рисунок 22А, Б).

Площадка среднегрудного дыхальца морщинистая с сильно изогнутой перитремой, которая передним концом достигает вершины дыхальцевого холмика. Длина перитремы равна половине длины площадки (Приложение 4, рисунок 22В). Брюшное дыхальце расположено на округлом небольшом выступе со слабо изогнутой перитремой (Приложение 4, рисунок 22Е). Бахрома шипов на брюшных сегментах с вентральной и дорсальной сторон двурядная, состоящая из тонких коротких и длинных шипов (Приложение 4, рисунок 22Г, Д). Преанальные дорсолатеральные гребни с 4–5 шипами, латеральные – с 8–9 шипами. Вентральная преанальная бахрома самки с 9–10 с каждой стороны, самца с 19–21 шипами (Приложение 4, рисунок 22Ж, З).

Tabanus maculicornis (Zetterstedt, 1842)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 07 и 08.05.2017, 05 и 09.05.2018, 08.05.2019, 10.05.2020 (В.В. Агасой), 30 экз. Из исследованных личинок изготовлено 14 тотальных препаратов головной капсулы и ротового аппарата.

Описание личинки. Окраска тела личинки от кремового до жёлто-белой с хорошо выраженными светло-коричневыми хетоидными полосами. Длина личиночной шкурки 19-21 мм.

Верхняя губа светло-коричневого цвета с более хитинизированным верхним краем в передней части и верхней половиной переднего края. На выпуклой поверхности лабрума имеется три пары волосков. Апикальный зубец угловатый и отделён от дорсального края выемкой. Передний край верхней губы образует с дорсальным краем угол 85° (Приложение 4, рисунок 23А).

Мандибула по всей длине нижнего края несёт 16–18 зубчиков (Приложение 4, рисунок 23Б).

У заднего края мандибул располагается щётка (Приложение 4, рисунок 23Д), под которой находится основание трёхчлениковой антенны (Приложение 4, рисунок 23З). Третий членик антенны представлен двумя остроконечными образованиями, одно из которых немного длиннее другого. Длина третьего членика антенны в 2–2.5 раза меньше длины второго членика. На нижней стороне в верхней половине первого членика антенны имеются два волоска.

Под антенной находится трёхчлениковый максиллярный щупик. В апикальной части первого членика, вблизи основания второго, имеется четыре волоска. Три волоска расположены в ряд и соприкасаются друг с другом, а четвёртый находится от них на расстоянии превышающим в 2.2–2.5 раза его диаметр у основания (Приложение 4, рисунок 23Ж).

С внутренней стороны к мандибулам примыкают максиллы светло-коричневого цвета. От основания максиллы отходит канал, который в середине разветвляется на одну ветвь и ближе к верхнему краю расходится ещё на две ветви (Приложение 4, рисунок 23Е).

Латеральный склерит светло-коричневого цвета с сильно хитинизированным передним концом и верхним краем. Его передний край заостряется к нижней стороне, образуя зубец. В верхней половине пластинки склерита, вдоль пигментированного участка верхнего края, располагается слабо выраженное светлое пятно (Приложение 4, рисунок 23В).

Субментум светло-коричневого цвета с закруглённым краем на вершине. Ширина субментума составляет $2/2.7$ – $2/3.1$ его длины. Выемка в передней части субментума занимает $1/6$ его длины (Приложение 4, рисунок 23Г).

Описание куколки. Экзувий желтовато-коричневого цвета, длиной 14–19 мм. Головной щит с фронтальной стороны имеет слабую пигментацию на вершине, над теменными бугорками. Более интенсивно пигментировано основание теменных бугорков, края фронтальных бугорков и вершины антеннальных покрывок. На головном щите с фронтальной стороны между фронтальными и теменными бугорками имеется морщинистостью каплевидной формы, которая сильно пигментирована. Теменные бугорки уплощённые и округлой формы. Расстояние между их основаниями приблизительно равно их диаметру у основания. Антеннальные покрывки своими вершинами достигают эпикраниального шва. Расстояние между концами антеннальных покрывок в 1.6 раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры с морщинистостью и разделены на внутренние и внешние. Щель между внутренними фронтальными буграми по длине равна их диаметру у основания. Головной щит с вентральной стороны слабо пигментирован на покрывке хоботка, верхнечелюстных и нижнечелюстных покрывках (Приложение 4, рисунок 24А, Б).

Площадка среднегрудного дыхальца округлой формы со слабо морщинистой областью перед перитремой. Длина перитремы составляет приблизительно половину длины площадки. Верхний конец перитремы не достигает верхнего края дыхальцевого холмика (Приложение 4, рисунок 24В). Брюшное дыхальце расположено на небольшом округлом выступе со скобообразной перитремой (Приложение 4, рисунок 24Е). Бахрома шипов на брюшных сегментах с вентральной и дорсальной сторон двурядная. Шипы переднего ряда тонкие короткие, второго – тонкие длинные (Приложение 4, рисунок 24Г, Д).

Преанальные дорсолатеральные гребни с 4–5 шипами, латеральные – с 7–8 шипами. Вентральная преанальная бахрома самки с 8–10 с каждой стороны, самца с 19–21 шипами (Приложение 4, рисунок 24Ж, З).

Chrysops caecutiens caecutiens (Linnaeus, 1758)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 08.05.2017, 10.05.2019, 23.05.2020 (В.В. Агасой), 25 экз.; Струго-Красненский р-н, дер. Палицы, 06.05.2018 (В.В. Агасой), 25 экз.

Описание куколки. Длина экзувия 9–12 мм, окраска желтовато-коричневая без пятен. Головной щит с фронтальной стороны со слабой пигментацией над теменными бугорками. Теменные бугорки с морщинистым и сильно пигментированным основанием. Расстояние между их основанием в 1.5 раза превышает их диаметр у основания. Антеннальные покрывки сильноизогнуты, вытянуты, более сильно пигментированы и своими концами заходят за пределы эпикраниального шва. Расстояние между концами антеннальных покрывок в 2.0–2.2 раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры поперечно исчерчены, разделены на наружные и внутренние. Между внутренними фронтальными буграми имеется щель, ширина которой составляет 1/2 ширины бугра. Головной щит с вентральной стороны без пигментированных пятен (Приложение 4, рисунок 25А, Б).

Среднегрудное дыхальце с тремя чётко выраженными складками по переднему краю дыхательной площадки. Перитрема слабоизогнута (Приложение 4, рисунок 25Е). Брюшное дыхальце расположено на конусообразном выступе. Перитрема имеет вытянутую форму и расположена на дыхальцевой площадке. Края перитремы расширены, причём один край округлой формы, другой – серповидной (Приложение 4, рисунок 25В). Бахрома шипов на брюшных сегментах однорядная и состоит из шипов, форма и длина которых примерно одинакова (Приложение 4, рисунок 25Г, Д). Вентральная преанальная бахрома самки с 4–5 по обе стороны тела, самца с 16–18 шипами (Приложение 4, рисунок 25Ж, З).

Chrysops relictus (Meigen, 1820)

Материал: Россия. Псковская обл., Гдовский р-н, дер. Пнево, 25.05.2011 (В.В. Агасой), 25 экз.

Описание куколки. Экзувий серовато-жёлтого цвета, длиной 10–13 мм. Головной щит с фронтальной стороны над фронтальными буграми имеет продольную морщинистость. Теменные бугорки с морщинистым и сильно пигментированным основанием. Расстояние между их основанием в 1.5 раза превышает их диаметр у основания. Антеннальные покрывки сильноизогнуты, вытянуты, более сильно пигментированы и своими концами заходят за пределы эпикраниального шва. Расстояние между концами антеннальных покрывок в 1.9–2.0

раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры разделены чёткими извилинами на внутренние и наружные бугры. Щель между внутренними буграми чётко выражена и широкая. Головной щит с вентральной стороны без пигментированных пятен (Приложение 4, рисунок 26А, Б).

Среднегрудное дыхальце с незначительными складками по переднему краю дыхательной площадки. Перитрема слабоизогнута (Приложение 4, рисунок 26Е). Брюшное дыхальце расположено на конусообразном выступе. Перитрема имеет форму восьмёрки (Приложение 4, рисунок 26В). Бахрома шипов на брюшных сегментах однорядная, состоящая из чередующихся длинных и коротких шипов на всех сторонах сегмента (Приложение 4, рисунок 26Г, Д). Вентральная преанальная бахрома самца с 24–27, самки с 5 шипами с каждой стороны (Приложение 4, рисунок 26Ж, З).

Chrysops viduatus (Fabricius, 1794)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 05.05.2018, 08.05.2019, 10.05.2020 (В.В. Агасой), 6 экз.; Струго-Красненский р-н, дер. Палицы, 06.05.2018 (В.В. Агасой), 8 экз.; г. Псков, микрор-н Орлецы, 04.05.2020 (В.В. Агасой), 2 экз.; Островский р-н, д. Грызавино, 05.05.2020 (В.В. Агасой), 4 экз.

Описание куколки. Экзувия светло-жёлтого цвета, длиной 12–18 мм. В верхней части головного щита с фронтальной стороны над теменными бугорками незначительная пигментация. Теменные бугорки с морщинистым и сильно пигментированным основанием. Расстояние между их основанием равно их диаметр у основания. Антеннальные покрывки сильноизогнуты, вытянуты, более сильно пигментированы и своими концами заходят за пределы эпикраниального шва. Расстояние между концами антеннальных покрывок в 2.0 раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры вытянутые, окаймлены узким пигментированным краем и не разделены на внешние и внутренние. Щель между буграми узкая. Каждый теменной бугорок несёт по две щетинки, близко расположенные друг к другу. Головной щит с вентральной стороны без пигментированных пятен (Приложение 4, рисунок 27А, Б).

Среднегрудное дыхальце с сильно изогнутой перитремой, длина которой немного превышает половину длины дыхальцевой площадки (Приложение 4, рисунок 27Е). Брюшное дыхальце располагается на вершине небольшого бугорка. Перитрема незначительных размеров и имеет форму окружности, диаметр которой в 3–4 раза меньше диаметра основания возвышенности (Приложение 4, рисунок 27В). Бахрома шипов на брюшных сегментах однорядная и шипы плотно прилегают друг к другу. Бахрома шипов состоит из чередующихся длинных, утолщённых в основании и укороченных, тонких (Приложение 4, рисунок 27Г, Д).

Вентральная преанальная бахрома самца с 14–15 шипами, самки с 4 с каждой стороны (Приложение 4, рисунок 27Ж, З).

Haematopota pluvialis pluvialis (Linnaeus, 1758)

Материал: Россия. Псковская обл., г. Псков, микрор-н Орлецы, 04.05.2020 (В.В. Агасой), 1 экз.

Описание куколки. Экзувий желтовато-коричневый, длиной 11 мм. Головной щит слабо пигментирован, с более сильной хитинизацией на его вершине, над теменными бугорками. Теменные бугорки с морщинистым и сильно пигментированным основанием. Расстояние между их основанием в 2.0 раза превышает их диаметр у основания. Антеннальные покрывки слабоизогнутые, своими концами достигают эпикраниального шва и более сильно пигментированы. Расстояние между концами антеннальных покрывок в 2.0 раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры разделены на внутренние и внешние. Между внутренними буграми щель, ширина которой равна четверти длины бугра. Каждый теменной бугорок с неровным краем и одной щетинкой. Головной щит с вентральной стороны без пигментированных пятен (Приложение 4, рисунок 28А, Б).

На площадке среднегрудного дыхальца четыре глубокие борозды. Перитрема занимает немного больше половины длины площадки дыхальца (Приложение 4, рисунок 28В). Брюшное дыхальце расположено на шарообразном выступе. Перитрема округлой формы и чёрного цвета за счёт более интенсивной пигментации (Приложение 4, рисунок 28Г). Бахрома шипов однорядная с чередующимися длинными и короткими по длине шипами (Приложение 4, рисунок 28Д, Е). Вентральная преанальная бахрома самца с 19–20 шипами (Приложение 4, рисунок 28Ж, З).

Hybomitra arpad (Szilády, 1923)

Материал: Россия. Псковская обл., Островский р-н, д. Грызавино, 26.05.2018 (В.В. Агасой), 1 экз.

Вид относится к малочисленным на территории Псковской области и к редко встречающимся на модельном участке. За всё время наблюдений нам удалось найти одну личинку, из которой в лаборатории была выведена одна особь взрослого слепня (самка). Поэтому, описание экзувия *Hybomitra arpad* в настоящей работе приводится по единственному экземпляру.

Описание куколки. Длина экзувия 24 мм, окраска светло-коричневая. Головной щит с фронтальной стороны в верхней части, над теменными бугорками, имеет чёрное пятно за счёт более интенсивной пигментации. Каждый теменной бугорок с одной щетинкой и

располагаются друг от друга на расстоянии равном половине диаметра бугорка. Антеннальные покрывки своими концами достигают края эпикраниального шва. Расстояние между концами антеннальных покрывок в 1.5 раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры морщинистые и разделены на внутренние и внешние. Щель между внутренними буграми узкая. Головной щит с вентральной стороны окрашен в чёрный цвет под фронтальными бугорками в области лобных швов, на покрывках хоботка, половине длины покрывок и нижнечелюстных щупиков, на нижнечелюстных и верхнечелюстных покрывках (Приложение 4, рисунок 29А, Б)

Площадка среднегрудного дыхальца в верхней трети со складками. Перитрема изогнутая, длинная, занимает больше половины длины площадки (Приложение 4, рисунок 29В). Брюшное дыхальце находится на небольшом округлом выступе. Его перитрема овальной формы (Приложение 4, рисунок 29Г). Бахрома шипов на брюшных сегментах с вентральной стороны состоит из двух тесно сомкнутых рядов, при этом первый ряд представлен короткими шипами, второй – длинными. Бахрома шипов на дорсальной стороне однорядная и состоит из чередующихся тонких длинных шипов с длинными и короткими шипами, которые широкие в основании (Приложение 4, рисунок 29Д, Е). Анальная розетка оказалась повреждённой и поэтому здесь её описание не приводится.

Tabanus autumnalis autumnalis (Linnaeus, 1762)

Материал: Россия. Псковская обл., Палкинский р-н, д. Палкино, деревня, 12.05.2019 (В.В. Агасой), 1 экз.

Вид относится к редко встречающимся на территории Псковской области. За всё время наблюдений нам удалось отловить всего три экземпляра имаго и найти одну личинку, из которой в лаборатории была выведена одна особь взрослого слепня (самец). Поэтому, описание экзuvia *Tabanus a. autumnalis* в настоящей работе приводится по единственному экземпляру.

Описание куколки. Длина экзuvia 28 мм, его окраска светло-коричневая. Головной щит с фронтальной и вентральной сторон не имеет пигментированных пятен. Каждый теменной бугорок с одной щетинкой и морщинистым основанием. Бугорки расположены друг от друга на расстоянии немного большим, чем половина их диаметра у основания. Антеннальные покрывки более интенсивно пигментированы и своими вершинами не доходят до края эпикраниального шва. Расстояние между концами антеннальных покрывок в 1.3–1.4 раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры с продольной морщинистостью, сильно пигментированным краем и разделены на внешние и внутренние. Внутренние бугры соприкасаются, щель между ними отсутствует (Приложение 4, рисунок 30А, Б).

Площадка среднегрудного дыхальца широкая и морщинистая. Перитрема сильно изогнутая и её длина почти равна длине площадки дыхальца (Приложение 4, рисунок 30Г). Брюшное дыхальце находится на округлом выступе со скобообразной перитремой (Приложение 4, рисунок 30В). Бахрома шипов на брюшных сегментах с вентральной стороны двурядная, причём первый ряд состоит из тонких коротких шипов, второй – из тонких длинных шипов. Бахрома шипов с дорсальной стороны также двурядная, но первый ряд представлен сильно укороченными шипами, которые располагаются в основании длинных тонких шипов второго ряда (Приложение 4, рисунок 30Д, Е). Преанальные дорсолатеральные гребни с 7 шипами, вентральная преанальная бахрома самца с 21 шипом (Приложение 4, рисунок 30Ж, З).

Tabanus bovinus (Linnaeus, 1758)

Материал: Россия. Псковская обл., Струго-Красненский р-н, дер. Молоди, 21.07.2011, 26.08.2011, 23.05.2015 (В.В. Агасой), 3 экз.

Описание куколки. Экзувий желтовато-коричневый и его длина 29–30 мм. Головной щит с фронтальной стороны не имеет пигментированных пятен. Теменные бугорки уплощённые, с морщинистым и интенсивно пигментированным основанием. Расстояние между их основаниями приблизительно равно половине их диаметра у основания. Покрышки антенн коричневого цвета за счёт более сильно пигментации и вершинами не доходят до края эпикраниального шва. Расстояние между концами антеннальных покрышек в 1.3–1.4 раза превышает высоту щита. Фронтальные бугры тёмно-коричневыми краями и с морщинистостью такого же цвета за счёт интенсивной пигментации. Бугры разделены на внутренние и внешние. Щель между внутренними фронтальными буграми равна половине их диаметра. Головной щит с вентральной стороны желтовато-коричневый со слабой пигментацией под фронтальными бугорками в области лобных швов (Приложение 4, рисунок 31А, Б).

Площадка среднегрудного дыхальца сильно пигментирована и морщинистая под перитремой, длина которой превышает половину длины площадки. Передний конец перитремы достигает вершины дыхальцевого холмика (Приложение 4, рисунок 31Е). Брюшное дыхальце расположено на округлом выступе с пигментированной площадкой и слабо изогнутой перитремой (Приложение 4, рисунок 31В). Бахрома шипов на брюшных сегментах с вентральной стороны состоит из плотно примыкающих двух рядов тонких коротких и длинных шипов. Бахрома шипов с дорсальной стороны в центральной части отсутствует, а по бокам однорядная, состоящая из коротких и длинных шипов с утолщённым основанием (Приложение 4, рисунок 31Г, Д). Преанальные дорсолатеральные гребни с 5–6

шипами, латеральные – с 4–5 шипами. Вентральная преанальная бахрома самки с 9–10 с каждой стороны, самца с 22–23 шипами (Приложение 4, рисунок 31Ж, 3).

4.3.3 Определительная таблица личинок слепней группы *Hybomitra bimaculata*

Наибольшее количество изученных личинок принадлежат к видам группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq. (7 видов), для личинок которой характерен ряд общих признаков. Так, на дорсальной стороне личинки со второго грудного сегмента и по седьмой брюшной сегмент располагаются дорсолатеральные чёрные или слабовыраженные коричневые пятна. Базальное хетоидное поле имеется только на преанальном и анальном сегментах. 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 у личинок видов группы «*bimaculata*» различаются и могут быть использованы в качестве одного из дополнительных диагностических признаков. На основании полученных нами и имеющихся литературных данных (Chvála, Ježek, 1969; Ježek, 1970, 1977a, 1977b, 1977c, 1977d, Иванищук, 1970, 1977; Скуфьин, 1973; Лутта, Быкова, 1982; Андреева, 1990; Пестов, Долгин, 2013) была составлена определительная таблица для личинок этой группы, включающая в себя особенности строения субментума.

1(9) Вершинное концентрическое поле переднегруди с тремя или пятью тонкими удлинёнными выступами.

2(13) Гофрировка с чётко выраженной ребристостью отсутствует на грудных сегментах с дорсальной и вентральной сторон

3(6) Дорсолатеральные и латеральные тяжи чётко выраженные

4(5) Отношение расстояния между дорсолатеральными и средними латеральными бороздками к расстоянию между двумя средними латеральными бороздками как 1.5:1. На дорсальной стороне среднегруди вершинное хетоидное поле с угловидной выемкой, на заднегруди – ровное и занимает 1/8–1/10 часть длины сегмента. Латеральный склерит на переднем конце с зубцом закруглённым на вершине и чётко выраженным светлым пятном. Субментум в задней части закруглён. Ширина субментума равна половине его длины. Выемка занимает 1/4.6–1/5 его длины (Приложение 4, рисунок 9Г, рисунок 32).....

.....***H. d. distinguenda*** Verrall, 1909

5 (4) Отношение расстояния между дорсолатеральным и средним латеральным тяжами к расстоянию между двумя средними латеральными тяжами как 2:1. На дорсальной стороне среднегруди вершинное хетоидное поле дуговидно-выемчатое и занимает 1/18 от длины

сегмента, на заднегруди – дуговидное и занимает $1/8.8-1/9.1$. Субментум в задней части заострён. Ширина субментума равна $2/3$ его длины. Выемка субментума занимает $1/9$ его длины (Приложение 4, рисунок 5Г, рисунок 30).....***H. bimaculata*** Macquart, 1826

6(3) Дорсолатеральные и латеральные борозды слабо выраженные или отсутствуют

7(8) Вершинное хетоидное поле на дорсальной стороне средне- и заднегруди дуговидное и занимает $1/6$ часть длины сегмента. Латеральный склерит на переднем конце с длинным срединным зубцом и двумя короткими боковыми. Выемка в передней части субментума занимает $1/7.6-1/8.3$ его длины. Субментум вокруг выемки сильно хитинизирован (Приложение 4, рисунок 15Г, рисунок 35)***H. muehlfeldi*** Brauer, 1880

8(7) На дорсальной стороне среднегруди вершинное хетоидное поле дугообразное и занимает $1/8$ часть сегмента, на заднегрудном – ровное и занимает $1/6$. Латеральный склерит широкий с зубцом на переднем конце. Ширина субментума равна половине его длины. Выемка субментума занимает $1/2.6-1/3.2$ его длины. (Приложение 4, рисунок 7Г, рисунок 31).....***H. ciureai*** Ségué, 1937

9(1) На переднегруди имеется вершинное концентрическое поле без выступов. Ширина субментума равна $2/3$ его длины

10 (12) Базальное хетоидное поле в виде тонкой полоски имеется только на преданальном сегменте. Субментум в задней части заострён.

11 (10) Вершинное хетоидное поле среднегрудного и заднегрудного сегментов на дорсальной стороне слабо выражено, дугообразное и занимает $1/13$ и $1/10$ часть сегмента соответственно. Выемка в передней части субментума занимает $1/8$ его длины (Приложение 4, рисунок 13В, рисунок 34).....***H. lurida*** Fallén, 1817

12 (10) Базальное хетоидное поле на анальном сегменте хорошо развито. Вершинное хетоидное поле на дорсальной стороне средне- и заднегруди имеет угловидную выемку, которая посередине поля занимает $1/11-1/12$ часть длины сегмента. Латеральный склерит на переднем и заднем концах имеет чётко выраженную выемку. Субментум в задней части закруглён. Выемка занимает $1/6.4-1/7$ его длины. (Приложение 4, рисунок 11Г, рисунок 33).....***H. l. lundbecki*** Lyneborg, 1960

13(2) Гофрировка с чётко выраженной ребристостью на всех сегментах. На дорсальной стороне средне- и заднегруди вершинное хетоидное поле имеет форму дуги и занимает $1/7$ и $1/5$ часть от длины сегмента соответственно. Выемка в передней части субментума занимает $1/6$ его длины (Приложение 4, рисунок 17Г, рисунок 36).....
.....***H. nitidifrons confiformis*** Chvála et Moucha, 1971

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.

В 2013, 2018 и 2019 г. начало лёта слепней пришлось на третью декаду мая. При этом, среднедневные температуры воздуха в дни наблюдений составили, соответственно, 20.7, 20.6 и 17.7 °С. В 2011, 2012 и 2016 г. вылет слепней начинался в первой декаде июня, при среднедневной температуре воздуха равной, соответственно, 23.7, 16.3 и 24.4 °С. В 2017 и 2020 г. лёт слепней начался ещё позже, во второй декаде июня, при среднедневной температуре воздуха равной, соответственно, 21.9 и 26.5 °С.

На наш взгляд, указанные различия связаны с тем, что оптимальные среднесуточные температуры для развития личинок и их перехода к окукливанию (см. главу 1.4.1) приходились на разные периоды. В частности, в 2013, 2018 и 2019 г. среднедекадная температура воздуха декады передшествующей вылету составила, соответственно, 18.5, 16.8, 14.5 °С, в 2011, 2012 и 2016 г. – 14.4, 14.0, 16.8 °С, в 2017 и 2020 г. – 12.2 и 16.2 °С. Поэтому в 2013, 2018 и 2019 г. лёт начинался раньше, чем в остальные годы.

Массовый лёт слепней был отмечен в первой декаде июня 2019 г. при среднедневной температуре воздуха 28.4 °С, во второй декаде июня 2012 и 2016 гг. – 22.6 и 19.2 °С, в третьей декаде июня 2013, 2018 и 2020 гг. – 21.2, 23.9 и 27.1 °С, соответственно, во второй декаде июля 2011 г. – 24.6 °С и в третьей декаде июля 2017 г. – 21.7 °С.

Завершение лёта приходилось на первую декаду августа в 2011, 2013 и 2016 гг. при среднедневной температуре воздуха 19.0, 22.7, 21.6 °С, соответственно, на вторую декаду августа в 2012, 2017, 2018 и 2019 гг. при среднедневной температуре воздуха 20.1, 24.9, 20.4 и 19.9 °С и на вторую декаду июля в 2020 г. при среднедневной температуре воздуха 26.1 °С. Следует отметить, что в декаду, следующую за завершением лёта, лёт прекращается в условиях снижения среднедекадной температуры воздуха и повышения среднедекадной относительной влажности воздуха. Так, в 2011, 2013 и 2016 гг. во вторую декаду августа среднедекадная температура воздуха составила, 17.4, 16.7, 15.0 °С, соответственно, а среднедекадная относительная влажность воздуха – 85.3, 79.5, 84.6 %; в третью декаду августа 2012, 2017, 2018 и 2019 гг. температура – 16.9, 13.7, 21.2, 17.5 °С, влажность – 81.1, 84.5, 77.7,

76.7 %; во вторую декаду июля 2020 г. температура – 16.3 °С, влажность – 79.1 % (Приложение 5, таблица 1, 2) (Agasoï et. al, 2020).

Сравнительный анализ полученных нами данных о характере лёта слепней на модельном участке с аналогичными литературными сведениями для Ленинградской и Новгородской областей (Весёлкин, 1985б), 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, 1985б). И, наоборот, при ранней и тёплой весне первые слепни появляются уже в третьей декаде мая при среднесуточной температуре воздуха 17–21 °С (Псковская область, наши данные).

Наиболее часто лёт слепней достигает максимума во вторую декаду июня при среднесуточной температуре 19–23 °С, в третью декаду июня – 21–23 °С и во вторую декаду июля – 23–25 °С (Весёлкин, 1985б; Атнагулова, 2008; наши 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 тоже 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 (наши 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 температуры показатели 4.5–10.7 °С, наши данные), либо сочетанием пониженной температуры с интенсивными осадками (наши 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, 1985б; 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 (Приложение 5, рисунок 1).

Подобная зависимость была отмечена нами и для других лет наблюдений. В частности, в 2019 г. лёта слепней характеризовался определёнными особенностями (Приложение 5, рисунок 2). Лёт проходил с разрывами. Он начинался в третьей декаде мая и прекращался во второй декаде июня, затем лёт возобновился лишь в первой декаде августа. В промежутке между двумя периодами лёта, со второй декады июня по третью декаду июля, имели место дожди или ливни с грозами, которые повторялись в течение 2–4 дней. Также в первую декаду июля, наблюдались самые низкие среднесуточные температуры воздуха колебавшиеся в пределах 12–15 °С, ночные температуры были равны 8–11 °С, выпало большее количество атмосферных осадков (90 мм), а среднесуточная относительная влажность воздуха составляла 70–85 %. Во вторую декаду июля также были отмечены низкие ночные температуры воздуха от 7 до 11 °С.

Сходная особенность лёта наблюдалась и в 2018 г., когда слепни прекращали лететь в первой и второй декадах июня и июля (Приложение 5, рисунок 3). В эти периоды имели место часто повторяющиеся атмосферные осадки в виде дождей или ливней и низкие среднесуточные и ночные температуры воздуха. Так, в конце первой декады июля среднесуточные температуры воздуха составляли 10–13 °С. В первых декадах июня и июля ночные температуры воздуха колебались в пределах 4–10 °С и 9–11 °С, количество выпавших атмосферных осадков равнялось 18.3 и 14.6 мм, соответственно. Во вторых декадах июня и июля среднесуточные температуры воздуха была равна 16–19 °С и 20–25 °С, а количество атмосферных осадков увеличилось до 37 и 32 мм, соответственно.

Зависимость лёта слепней от относительной влажности воздуха может проявляться по-разному. Так, например, по данным А.Г. Весёлкина и С.А. Константинова (1982), приведёнными для Новгородской области для 1981 и 1982 гг. начало и максимальная интенсивность лёта отмечались при относительной влажности воздуха 69 и 77 %, а окончание – при 72 и 75 %, соответственно. При этом, при ловле ловушкой типа «Манитоба» количество слепней отловленных в течение суток в период интенсивного лёта составляло 100–120 экз. В тоже время, по нашим наблюдениям, в Псковской области на модельном участке в 2012 и 2013 гг. в начале лёта относительная влажность воздуха составляла 48 и 63 %, в период наибольшей интенсивности лёта – 41 и 73 %, и при завершении лёта – 70 и 72 %, соответственно.

соответственно. Количество слепней отловленных в течение суток ловушкой типа «Манитоба», в наших условиях, составило 250–600 экз. (Приложение 5, рисунок 4, 5). На наш взгляд, указанные отличия служат дополнительным доказательством того, что повышенная влажность снижает интенсивность лёта слепней.

Результаты наблюдений показали, что динамика лёта слепней принадлежащих к различным группам, различается (Приложение 5, рисунок 6). Первыми, как правило, вылетают слепни рода *Hybomitra* и *Chrysops*, а заканчивают лёт всегда представители рода *Haematopota*. Лёт слепней рода *Hybomitra* заканчивается к концу, а рода *Chrysops* к середине июля. Представители рода *Tabanus* летят с середины июня (вторая декада) и до начала августа (первая декада). В начале июля (первая декада) появляются слепни рода *Haematopota*, которые преобладают в середине июля (третья декада).

Следует заметить, что указанные выше отношения могут испытывать определённые отклонения. В случае неблагоприятных погодных условий и прекращения лёта слепней в середине сезона, уже в начале сезона (первая декада июня) вылетают слепни рода *Hybomitra*, *Chrysops* и *Tabanus*, а последними летят слепни рода *Haematopota* (Приложение 5, рисунок 7).

Необходимо также отметить и определённые закономерности сезонной динамики видового состава лёта исследованных нами слепней (Приложение 5, таблица 3).

В районе модельного участка первыми всегда вылетали таёжно-неморальные виды *Hybomitra bimaculata*, *H. lundbecki lundbecki* и *H. nitidifrons confiformis*. Вместе с ними, в отдельные годы, могли вылетать два таёжных вида (*Hybomitra arpadi*, *H. tarandina*), четыре таёжно-неморальных (*Hybomitra lurida*, *H. muehlfeldi*, *H. m. montana*, *Chrysops c. caecutiens*), шесть неморальных (*Tabanus cordiger*, *T. maculicornis*, *Atylotus f. fulvus*, *Haematopota crassicornis*, *C. viduatus*, *Heptatoma p. pellucens*) и три лесостепных (*Hybomitra d. distinguenda*, *H. ciureai*, *Tabanus bromius*). Позже указанных выше видов вылетали один таёжно-неморальный (*H. kaurii*), три таёжных (*Chrysops divaricatus*, *C. nigripes*, *H. lapponica*), пять неморальных (*Haematopota italica*, *H. p. pluvialis*, *Tabanus bovinus*, *T. miki*, *T. sudeticus*) и четыре лесостепных вида (*Atylotus rusticus*, *H. subcylindrica*, *C. relictus*, *T. autumnalis*). Три лесостепных вида (*Atylotus rusticus*, *Tabanus m. miki*, *T. sudeticus*) всегда появлялись последними (Agasoi et. al., 2020).

В окрестностях дер. Молоди первыми в третьей декаде мая вылетали весенние виды: неморальные *Chrysops viduatus*, *Haematopota crassicornis*, *Heptatoma p. pellucens*, *Tabanus cordiger* и *T. maculicornis*, таёжные *Hybomitra arpadi*, *H. tarandina*, таёжно-неморальные *H. l. lundbecki*, *H. lurida*, *H. muehlfeldi*, *H. nitidifrons confiformis*, при среднедекадной температуре +14 °C. В конце мая начинают появляться виды раннелетней группы, активный вылет которых продолжается в начале июня при среднемесечной температуре не ниже +15 °C. К ним

относятся виды таёжные *C. divaricatus*, *H. lapponica*, таёжно-неморальные *Chrysops c. caecutiens*, *Hybomitra bimaculata*, *H. kaurii*, *H. m. montana*, неморальные *H. d. distinguenda*, *Tabanus bovinus* и лесостепные *H. ciureai*, *T. bromius*. В начале июля при среднемесячной температуре + 17 °С к ним добавляются летние виды: таёжные *Chrysops nigripes*, неморальные *Atylotus f. fulvus*, *Haematopota italica*, *H. p. pluvialis*, *Tabanus m. miki* и лесостепные *A. rusticus*, *C. relictus*, *H. subcylindrica*, *T. a. autumnalis*.

Сравнительный анализ фенологических характеристик активности имаго слепней, полученных нами для модельного участка, с аналогичными литературными сведениями показал, что на территории Псковской области в большинстве случаев лёт слепней начинается на одну или две декады раньше, чем в Ленинградской, Новгородской (Весёлкин, 1985б) и Тюменской (Атнагулова, 2008) областях (Приложение 5, таблица 4). Так, уже с третьей декады мая в Псковской области начинают лететь таёжно-неморальные виды *Hybomitra lundbecki* и *H. bimaculata*, таёжный – *H. arpadii* и неморальный – *Tabanus maculicornis*, тогда как в Ленинградской и Новгородской областях лёт этих видов начинается с первой декады июня, а в Тюменской области со второй декады июня. Лесостепной вид *Tabanus bromius* в Псковской области появляется в первой декаде июня, а в Ленинградской, Новгородской и Тюменской – в третьей. Неморальный вид *Haematopota pluvialis* в Псковской области начинает лететь во второй декаде июня, а в Ленинградской, Новгородской и Тюменской – в третьей.

В дальнейшем на территории сравниваемых областей все перечисленные выше виды, за исключением *Hybomitra bimaculata* и *H. lundbecki* в Тюменской области, отмечаются в третьей декаде июня и первой декаде июля (Весёлкин, 1985б; Атнагулова, 2008). В Тюменской области лёт *H. lundbecki* ограничен лишь второй и третьей декадами июня, а активность *H. bimaculata* носит разорванный характер, лёт отмечается во второй декаде июня и первой декаде июля.

Лёт слепней на сравниваемых территориях заканчивается в разные периоды (Приложение 5, таблица 4). При этом наиболее поздний лёт слепней отмечен для Псковской и Новгородской областей. Последними здесь летят неморальный вид *Haematopota pluvialis* и лесостепной – *Tabanus bromius* (вторая декада августа).

Таким образом, можно констатировать, что лёт слепней большинства исследованных видов наиболее продолжителен в Псковской области, а самый короткий – в Тюменской. На наш взгляд, это связано с тем, что климатические условия Псковской области (температура и влажность), в целом, более благоприятны для развития слепней, чем в Ленинградской, Новгородской и Тюменской областях.

Как отмечалось выше (см. главу 2.1), территория Псковской области включает две географические подзоны – южной тайги и смешанных лесов. Поэтому нами было проведено сравнение фенологических особенностей лёта слепней, отловленных с использованием ловушки типа «Манитоба», на модельном участке в Струго-Красненском районе (подзона южной тайги) (наши данные) и Весёлкиным (1985) в Себежском районе (подзона смешанных лесов) (Приложение 5, таблица 5).

Сравнение показало, что в Себежском районе лёт слепней начинается раньше и характеризуется большей растянутостью, чем в Струго-Красненском. Так, первые слепни в подзоне смешанных лесов появляются во второй половине мая и представлены таёжно-неморальными видами *Hybomitra nitidifrons confiformis* и *H. bimaculata*, тогда как в подзоне южной тайги эти виды вылетают лишь в третьей декаде мая одновременно с таёжно-неморальными *H. lundbecki*, *H. muehlfeldi* и неморальным *Tabanus maculicornis*. Максимальное количество видов в обеих подзонах летит со второй декады июня по вторую декаду июля.

Завершается лёт в обеих подзонах во второй декаде августа. При этом в Струго-Красненском районе летит один неморальный вид *Haematopota pluvialis*, а в Себежском районе четыре – неморальный вид *Haematopota pluvialis*, лесостепной вид *Hybomitra ciureai*, *Tabanus bromius* и таёжно-неморальный *H. muehlfeldi* (Приложение 5, таблица 5).

Можно предположить, что более продолжительный период активности слепней и большее количество видов на момент окончания их лёта в Себежском районе (подзона смешанных лесов) связано с более мягким климатом этой части Псковской области.

Во время проведения исследований на модельном участке интенсивность лёта разных видов изученных нами слепней характеризовалась значительными вариациями в разные годы наблюдений (Приложение 5, таблица 6, 7). Среди исследованных табанид были отмечены виды, у которых интенсивность лёта могла колебаться от массового до единичного. В частности, для таёжно-неморального вида *Hybomitra bimaculata* массовый лёт отмечен в 2013, 2018 и 2020 г., обильный – в 2012 и 2016 г., умеренный – в 2011, 2017 и 2019 г. Для *H. nitidifrons confiformis* массовый лёт пришёлся на 2013 г., обильный – на 2016 г., умеренный – на 2012, 2017, 2018 и 2020 г., слабый – на 2019 г. и единичный – на 2011 г. (Agasoï et. al., 2020).

Для таёжно-неморального вида *Hybomitra l. lundbecki* в 2020 г. отмечен обильный лёт, в 2013 г., 2016 г. и 2017 г. – умеренный, в 2012 г. и 2018 г. – слабый, в 2011 и 2019 г. – единичный. Представители таёжно-неморального вида *H. lurida* в 2012, 2013 и 2016 г. летели умеренно, а в 2019 г. единично (Agasoï et. al., 2020).

Лесостепной вид *Hybomitra ciureai* характеризовался в 2012 и 2016 гг. как слабо летящий, а в 2020 г. единичным лётом. В свою очередь, слабый лёт для неморального вида *H.*

d. distinguenda отмечен лишь в 2012 г., а единичный в 2013, 2016, 2017 и 2020 г. Для таёжного вида *H. tarandina* слабый лёт отмечен в 2020 г. и единичный – в 2011, 2013, 2018, 2019 г. Таёжно-неморальный вид *H. muehlfeldi* летел слабо в 2013, 2016 и 2020 г., единично – в 2011, 2012, 2018 г. (Agasoï et. al., 2020).

Умеренный лёт неморального вида *T. maculicornis* отмечен в 2020 г., единичный – в 2013, 2016 и 2018 г. Для таёжно-неморального вида *Chrysops c. caecutiens* массовый лёт был в 2018 г., обильный – в 2020 г., умеренный – в 2012 г., слабый – в 2016 и 2017 г., единичный – в 2011 г. Для неморального вида *C. viduatus* обильный лёт пришёлся на 2018 г., слабый – на 2020 г. и единичный – на 2017 г. Умеренный лёт неморального вида *Heptatoma p. pellucens* отмечен в 2018 г., слабый – в 2016 и 2020 г., единичный – в 2013 и 2017 г. (Agasoï et. al., 2020).

Вместе с тем, для таких таёжных видов как *Chrysops divaricatus*, неморальных *Atylotus f. fulvus*, *Haematopota italica*, *H. crassicornis*, *Tabanus bovinus* и лесостепных *A. rusticus*, *C. relictus*, за весь период наблюдений отмечался лишь слабый или единичный лёт, а для таёжных *Chrysops nigripes*, *Hybomitra lapponica*, таёжно-неморального *H. m. montana*, неморальных *T. cordiger*, *T. m. miki*, *T. sudeticus sudeticus* и лесостепного вида *Tabanus a. autumnalis* лишь единичный.

Описанные выше особенности динамики лёта изученных видов слепней получены на основе данных за все годы наблюдений. Вместе с тем, динамика их лёта в каждый конкретный год варьировала в определённых пределах (Приложение 5, таблица 6, 7).

Оценка степени обилия (доминирования) показала, что среди изученных видов есть виды, у которых этот показатель во все годы наблюдений был практически стабильный, и наоборот, отмечены виды, степень обилия которых отличалась значительной вариабельностью (Приложение 5, рисунок 8). В частности, слепни неморального вида *Haematopota p. pluvialis* в 2011–2013 г. и в 2016–2019 г. были доминирующими, а в 2020 г. – субдоминирующими. Сходная картина отмечается и для таёжно-неморального вида *Hybomitra bimaculata*, который входил в число доминирующих видов во все годы наблюдений за исключением 2011 г., когда он был субдоминирующим.

Таёжно-неморальный вид *Hybomitra muehlfeldi* в 2011 г. был малочисленным, в 2012 г. – массовым, в 2013 г. – многочисленным, в 2016 г. – массовым, в 2017 г. – многочисленным, в 2018 г. – массовым, в 2019 г. – многочисленным и в 2020 г. – массовым. Неоднородность лёта характерна и для таёжно-неморального вида *Hybomitra l. lundbecki*. В 2011 г. этот вид был малочисленным, в 2012 г. – массовым, в 2013 г. – многочисленным, в 2016 г. – массовым, в 2017 и 2018 гг. – малочисленным и в 2019–2020 гг. – многочисленным.

Подекадный анализ динамики лёта слепней также позволил выявить определённые закономерности. Можно выделить виды, активно летящие в конце мая – начале июня, а к

началу августа лёт которых прекращается. Есть виды, пик которых приходится на середину лета (конец июня и начало июля). И наконец, отмечены виды, максимум интенсивности лёта которых приходится на конец июля (Приложение 5, рисунок 9).

Подобные закономерности характерны, главным образом, для видов, относящихся к массовым и многочисленным. Так, например, представители таёжно-неморального вида *Hybomitra nitidifrons confiformis* активно летят в период с третьей декады мая по вторую декаду июня. В третью декаду июня лёт снижается, а к первой декаде августа прекращается. Максимум лёта таёжно-неморального вида *Hybomitra bimaculata* приходится на третью декаду мая – первую декаду июля, во вторую и третью декады июля интенсивность лёта снижается, а к августу лёт полностью прекращается. Лесостепной вид *Tabanus bromius* начинает лететь с первой декады июня, пик лёта приходится на первую декаду июля и завершается лёт к третьей декаде августа. Лёт неморального вида *Haematopota p. pluvialis* и лесостепного *H. subcylindrica* начинается со второй декады июня, достигает максимума к первой декаде июля и завершается к третьей декаде августа. Кроме того, есть виды, лёт которых растянут с конца мая по середину августа. К таким видам относится таёжно-неморальный *H. muehlfeldi* и неморальные виды *Hybomitra d. distinguenda*, *Tabanus maculicornis*, у которых наиболее активный лёт отмечен к третьей декаде июня – первой декаде июля, и неморальный вид *Chrysops viduatus* с активным лётом в третьей декаде мая и июня.

Виды, принадлежащие к малочисленным и редко встречающимся, как правило, в течение сезона (конец мая-начало августа) летят более или менее равномерно (Приложение 5, таблица 8).

Анализ индекса сезонности показал, что максимум лёта слепней большинства изученных видов приходится на вторую и третью декады июня. Вместе с тем, есть виды максимум лёта которых приходится на первую декаду июня (таёжный вид *Hybomitra lapponica*). С другой стороны, отмечены виды, у которых интенсивность лёта смещена на середину лета (июль). В их число входят неморальные виды *Haematopota p. pluvialis*, *Tabanus maculicornis*, *T. miki*, *Haematopota italica*, лесостепные *H. subcylindrica*, *T. bromius*, *Atylotus rusticus* и таёжные *Chrysops divaricatus*, *C. nigripes* (Приложение 5, таблица 9) (Agasoï et. al., 2020).

Кроме общего и декадного анализа особенностей лёта слепней на модельном участке в 2012 г. анализировали суточную динамику активности слепней. При этом сбор слепней проводили с использованием ловушки типа «Манитоба» на низинном лугу в дни благоприятных погодных условий, так как в случае низких температур (ниже +16°C) или пасмурной погоды с дождём лёт слепней прекращался. Отлов слепней проводили с 8 часов утра до 20 часов вечера с интервалом в 2 часа в каждую декаду (06, 14, 26 июня; 04, 13, 29

июля; 03 августа). Значения температуры воздуха измерялись перед началом каждого сбора, а показания относительной влажности воздуха по данным метеостанции WMO ID=26264, расположенной в пос. Струги-Красные.

Результаты наблюдений за суточной динамикой лёта слепней показали, что в целом лёт слепней начинается в 8–10 часов утра, достигает пика к 12–14 часам и заканчивается к 18–20 часам. Однако особенности суточной динамики у разных видов могут варьировать в зависимости от декады наблюдений и таких абиотических факторов как температура и относительная влажность воздуха (Приложение 5, рисунок 10–20). Так, в первой декаде июня лёт слепней начинался с 10 часов утра (*Chrysops c. caecutiens*, *Hybomitra ciureai*) и завершался в 20 часов (*Hybomitra ciureai*, *H. bimaculata*, *H. nitidifrons confiformis*). Начало и окончание лёта остальных видов приходилось на промежуток между 12 и 18 часами (Приложение 5, рисунок 10).

Во второй декаде июня лёт слепней начинался с 8 часов утра (*Chrysops viduatus*, *Tabanus maculicornis*) и прекращался к 20 часам (*Hybomitra bimaculata*, *H. l. lundbecki*, *H. nitidifrons confiformis*). При этом лёт слепней таёжно-неморального вида *Hybomitra bimaculata* отмечался на протяжении всего дня. Начало и окончание лёта остальных видов приходилось на промежуток между 10 и 18 часами (Приложение 5, рисунок 11, 12).

В третьей декаде июня лёт слепней также отмечался с 8 (*Hybomitra bimaculata*, *Chrysops viduatus*) до 20 (*Hybomitra bimaculata*, *Chrysops viduatus*, *Haematopota p. pluvialis*, *Tabanus maculicornis*) часов. Причем, слепни таёжно-неморального вида *Hybomitra bimaculata* и неморального вида *Chrysops viduatus* летели на протяжении всего дня. Начало и окончание лёта остальных видов приходилось на промежуток между 10 и 18 часами (Приложение 5, рисунок 13, 14).

В первой декаде июля лёт слепней отмечался с 8 (*Hybomitra bimaculata*, *H. muehlfeldi*, *H. lundbecki*, *Tabanus bromius*, *T. maculicornis*) до 20 (*Hybomitra bimaculata*, *H. lundbecki*, *Tabanus bromius*, *T. maculicornis*, *Haematopota p. pluvialis*). При этом таёжно-неморальные виды *Hybomitra bimaculata*, *H. lundbecki*, *H. muehlfeldi*, неморальный вид *Tabanus maculicornis* и лесостепной вид *T. bromius* летели на протяжении всего дня. Начало и окончание лёта остальных видов приходилось на промежуток между 10 и 18 часами (Приложение 5, рисунок 15, 16).

Во второй декаде июля лёт слепней также отмечали с 8 (*Hybomitra bimaculata*, *Haematopota p. pluvialis*) до 20 (*Haematopota p. pluvialis*, *Haematopota subcylindrica*) часов. Большинство видов завершают лёт во второй декаде июля к 18 часам (*Chrysops c. caecutiens*, *Hybomitra bimaculata*, *H. muehlfeldi*, *H. d. distinguenda*, *Tabanus bromius*, *T. maculicornis*) (Приложение 5, рисунок 17, 18).

В третьей декаде июля начинают неморальный вид *Haematopota p. pluvialis* и лесостепной вид *H. subcylindrica* в 8 часов утра. Лёт остальных видов начинается с 10 до 14 часов. Окончание лёта всех видов за исключением неморального вида *Haematopota p. pluvialis* приходится на 18 часов (Приложение 5, рисунок 19).

В первой декаде августа отмечается резкое сокращение видов слепней. Лёт всех слепней начинается с 10 часов утра и заканчивается к 14 часам. Вид *Tabanus bromius* отмечен только в 10 часов утра (Приложение 5, рисунок 20).

В период с первой декады июня по первую декаду августа 2012 г. на низинном лугу 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 %.

Результаты наблюдений показали, что связь между интенсивностью лёта и среднесуточной температурой воздуха прямая, а среднесуточной относительной влажностью воздуха – обратная (Приложение 5, рисунок 21). Расчёт коэффициента корреляции (Пирсона) подтвердил указанные закономерности. В частности, связь между динамикой лёта и среднесуточной температурой воздуха составила $r=0.33$ (при $p=0.025$), а между динамикой лёта и среднесуточной относительной влажностью воздуха составила $r=-0.43$ (при $p=0.041$).

4.4.2 Биотопическое распределение личинок

Максимальное число видов личинок (11) обнаружено в биотопах 1 и 2. При этом в биотопе 1 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*. В биотопе 2 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 биотопов 1 и 2 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* (Приложение 5, таблица 10) (Агасой, 2020).

В биотопе 17 были обнаружены личинки слепней, принадлежащие к девяти видам, из которых доминировали *Chrysops viduatus*, *Hybomitra bimaculata* и *H. ciureai*. В биотопах 5 и 11 отмечено 6 видов личинок, среди которых преобладали личинки вида *Hybomitra bimaculata*. В оставшихся биотопах было собрано менее 6 видов личинок (Агасой, 2020).

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

Некоторые виды личинок были приурочены к определённым биотопам. В частности, только в биотопе 8 отмечены личинки вида – *Chrysops relictus*, в биотопе 11 – *Haematopota p. pluvialis*, в биотопе 15 – *Tabanus a. autumnalis* и в биотопе 16 – *Hybomitra arpadi* (Приложение 5, таблица 10).

Результаты, полученные в ходе сборов личинок, свидетельствуют о наличии в различных биотопах, условий благоприятных для выплода представителей разных видов слепней. К таким станциям относятся непроточные водоёмы эвтрофного и мезотрофного типов, проточные озёра эвтрофного, мезотрофного и олиготрофного типов, мелиоративные каналы, берег реки с медленным течением или стоячей водой, берег ручья или реки на низинном лугу, гидрофильные и оксифильные луга, низинное, переходное и верховое болота. К главным факторам, определяющим расселение личинок слепней, относятся пища, температура среды и содержание кислорода (Лутта, 1970). Поэтому заселённость водоёма личинками слепней определяется, прежде всего, характером и степенью его зарастания и заболачивания.

В районах исследований вдоль суходольных лугов, которые активно использовались в сельском хозяйстве, имеются заросшие мелиоративные каналы. Они заполнены водой, берега покрыты листостебельными мхами и дерновинами осоковых. Здесь обитает большое количество беспозвоночных животных (моллюсков, личинок ручейников и двукрылых) и имеются растительные остатки, которые являются пищей для личинок слепней. В этой станции нами были отмечены личинки 13 видов слепней: *Chrysops viduatus*, *Haematopota p. pluvialis*, *Hybomitra arpadi*, *H. bimaculata*, *H. ciureai*, *H. d. distinguenda*, *H. kaurii*, *H. l. lundbecki*, *H. lurida*, *H. muehlfeldi*, *H. m. montana*, *H. nitidifrons confiformis* и *Tabanus maculicornis*.

Благоприятными станциями для развития личинок слепней служат берега непроточных эвтрофных и мезотрофных водоёмов (пруд, озеро и др.). Здесь нами обнаружено 11 видов личинок слепней: *Atylotus f. fulvus*, *Chrysops viduatus*, *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. l. lundbecki*, *H. lurida*, *H. muehlfeldi*, *H. nitidifrons confiformis*, *Tabanus bovinus*, *T. bromius* и *T. maculicornis*. Следует заметить, что среди собранных личинок отсутствуют виды, отмеченные в этом биотопе по литературным сведениям (Лутта, 1970; Лутта, Быкова, 1982), к которым относятся *Hybomitra arpadi*, *H. d. distinguenda*, *H. m. montana* и *Heptatoma p. pellucens*.

На влажно-разнотравных лугах, по нашим сведениям и литературным, встречаются личинки, принадлежащие к восьми видам: *Chrysops viduatus*, *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. d. distinguenda*, *H. kaurii*, *H. l. lundbecki*, *Tabanus bromius* и *T. maculicornis*. Помимо

вышеуказанных видов были обнаружены личинки *Hybomitra muehlfeldi*, *H. nitidifrons confiformis* и *Tabanus bovinus*, но отсутствуют – *Atylotus f. fulvus* и *Hybomitra arpadi*, которые указаны в литературных данных (Лутта, 1970; Лутта, Быкова, 1982).

Низинные болота характеризуются благоприятными условиями для развития преимагинальных стадий слепней. Это обусловлено наличием большого количества кочек и бугров, в которых среди корней сосредотачиваются личинки, и мочажин, имеющих довольно богатый бентос (моллюсков, личинок ручейников и двукрылых). Здесь нами были отмечены личинки, принадлежащие к семи видам: *Atylotus f. fulvus*, *Chrysops viduatus*, *Haematopota p. pluvialis*, *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. l. lundbecki* и *H. muehlfeldi*. По литературным данным на Северо-Западе России в низинных болотах дополнительно ещё отмечено 6 видов личинок слепней: *Chrysops rufipes*, *H. m. montana*, *H. tarandina*, *Tabanus bromius*, *T. maculicornis* и *T. miki* (Лутта, 1970; Лутта, Быкова, 1982).

На берегах проточных озёр, которые были исследованы нами, встречались 6 видов личинок: *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. d. distinguenda*, *H. l. lundbecki*, *H. muehlfeldi* и *Tabanus a. autumnalis*. Среди собранных личинок отсутствуют виды, отмеченные в этом биотопе по литературным сведениям, к которым относятся *Atylotus f. fulvus*, *Chrysops relictus*, *C. viduatus*, *C. rufipes*, *T. maculicornis* и *T. miki*.

Наименьшее видовое богатство личинок слепней нами было отмечено на берегу реки с медленным течением. Здесь в песчаном грунте были обнаружены личинки слепней двух видов – *Chrysops c. caecutiens* и *Tabanus cordiger*, а в зарослях осок найдена личинка *Hybomitra muehlfeldi*. По сведениям А.С. Лутта (1970) на берегу равнинных рек с песчаными берегами и бедной кормовой базой для хищных личинок преобладают сапрофитные личинки слепней рода *Chrysops*. Реки, берега которых зарастают высшими водными растениями или заболачиваются, в связи с наличием большого количества разнообразных беспозвоночных животных, обладают более благоприятными условиями для обитания хищных личинок рода *Hybomitra* и *Tabanus*. Согласно нашим данным здесь обитают личинки *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. muehlfeldi* и *T. bromius*. В соответствии с литературными данными в этих стациях также встречаются личинки 10 видов слепней – *Hybomitra arpadi*, *H. muehlfeldi*, *H. m. montana*, *H. l. lundbecki*, *Chrysops relictus*, *C. viduatus*, *Tabanus maculicornis*, *T. bromius*, *Haematopota p. pluvialis* и *Hm. subcylindrica* (Лутта, 1970).

Анализ биотопического распределения личинок показал, что к группе стенотопных можно отнести *Atylotus f. fulvus*, *Chrysops caecutiens*, *C. relictus*, *Haematopota p. pluvialis*, *Hybomitra arpadi*, *H. m. montana*, *H. kaurii*, *H. lurida*, *H. nitidifrons confiformis*, *Tabanus a. autumnalis* и *T. bovinus*, *T. cordiger*, а к эвритопным – *C. viduatus*, *Hybomitra muehlfeldi*, *H. bimaculata*, *H. ciureai*, *H. lundbecki* и *T. maculicornis*.

4.4.3 Биотопическое распределение имаго

Результаты анализа биотопического распределения слепней Псковской области показали, что наибольшее количество видов отмечается на низинных (29 видов) и суходольных лугах (28), а также в берёзовых травяных лесах (25), наименьшее — в сосновых долгомошных (9), берёзовых дубравнотравяных (10) и еловых долгомошных лесах (13) (Приложение 5, таблица 11).

Анализ количественного распределения видов слепней по биотопам позволил отметить следующие особенности. На низинных лугах к массовым видам можно отнести два неморальных вида (*Haematopota p. pluvialis*, *Tabanus maculicornis*), два таёжно-неморальных (*Hybomitra bimaculata*, *H. l. lundbecki*), к многочисленным — два неморальных вида (*Chrysops viduatus*, *H. d. distinguenda*), два лесостепных (*Haematopota subcylindrica*, *Tabanus bromius*), три таёжно-неморальных (*Chrysops c. caecutiens*, *H. muehlfeldi*, *H. nitidifrons confiformis*), к малочисленным — два таёжно-неморальных вида (*Hybomitra kaurii*, *H. lurida*), один таёжный (*H. tarandina*), один неморальный (*Heptatoma p. pellucens*), один лесостепной (*Hybomitra ciureai*), к редким — шесть неморальных видов (*Atylotys f. fulvus*, *Haematopota italica*, *H. crassicornis*, *Tabanus bovinus*, *T. cordiger*, *T. miki*), два лесостепных (*Atylotus rusticus*, *T. a. autumnalis*), четыре таёжных (*C. divaricatus*, *C. nigripes*, *Hybomitra arpadi*, *H. lapponica*) и один таёжно-неморальный (*H. m. montana*). На суходольных лугах, в отличие от низинных, как массовый вид отмечен таёжно-неморальный вид *Hybomitra muehlfeldi* и лесостепной вид *Tabanus bromius*, многочисленные — один таёжно-неморальный (*Hybomitra l. lundbecki*), один неморальный (*Tabanus maculicornis*) и один лесостепной (*Tabanus bromius*), малочисленные — два неморальных вида (*H. d. distinguenda*, *Tabanus bovinus*), один таёжно-неморальный (*Hybomitra arpadi*) и редкие — один таёжно-неморальный (*H. lurida*). Видовой состав слепней низинных лугов отличается от суходольного отсутствием таёжного вида *Hybomitra nigricornis* и неморального вида *Tabanus s. sudeticus*, а суходольные от низинных — таёжного вида *Chrysops nigripes*, неморального вида *Tabanus cordiger* и лесостепного вида *Atylotus rusticus*.

На берегах проточных эвтрофных озёр к преобладающим видам принадлежат три таёжно-неморальных (*Hybomitra bimaculata*, *H. l. lundbecki*, *H. muehlfeldi*), к многочисленным — три неморальных вида (*Chrysops viduatus*, *Haematopota p. pluvialis*, *Tabanus maculicornis*), один таёжный (*Hybomitra arpadi*), два лесостепных (*H. ciureai*, *T. bromius*) и один таёжно-неморальный (*H. nitidifrons confiformis*), к малочисленным — один лесостепной (*Haematopota subcylindrica*), один лесной монтанный (*Hybomitra auripila*), три неморальных (*H. d. distinguenda*, *Tabanus bovinus*, *T. s. sudeticus*), один таёжный (*H. tarandina*), и к редким — три таёжно-неморальных (*Chrysops c. caecutiens*, *H. lurida*, *H. kaurii*), два таёжных (*C. divaricatus*,

Hybomitra lapponica), один лесостепной (*C. relictus*), два неморальных (*Heptatoma p. pellucens*, *Tabanus miki*).

На низинных берегах рек, по сравнению с берегами проточных эвтрофных озёр, к массовым видам принадлежит один таёжно-неморальный вид (*Chrysops c. caecutiens*), к многочисленным – два неморальных вида (*Hybomitra d. distinguenda*, *Heptatoma p. pellucens*), один таёжно-неморальный *H. l. lundbecki* и к малочисленным – три лесостепных (*Chrysops relictus*, *Tabanus bromius*, *H. ciureai*), один таёжный (*Hybomitra arpadi*) и два таёжно-неморальных (*H. lurida*, *H. kaurii*). Видовое богатство слепней берегов медленно текущих низинных рек в отличие от берегов проточных эвтрофных озёр характеризуется отсутствием таёжного вида (*Hybomitra lapponica*), и трёх неморальных (*Tabanus bovinus*, *T. miki*, *T. sudeticus*). При этом на низинных берегах рек, в отличие от берегов проточных эвтрофных озёр, были выявлены такие редкие неморальные виды, как *Haematopota crassicornis* и *Tabanus cordiger*.

В лиственных лесах, таких как берёзовых травяных и берёзовых дубравнотравяных, видовое богатство и частота встречаемости отдельных видов резко различаются. В частности установлено, что в берёзовых травяных лесах отмечено 25 видов слепней, из которых 10 видов встречается в берёзовых дубравнотравяных лесах. При этом в обоих биотопах доминирует таёжно-неморальный вид *Hybomitra muehlfeldi* и неморальный вид *Tabanus maculicornis*, к которым в берёзовых травяных лесах добавляется таёжно-неморальный вид *H. bimaculata*. Доминирующие в берёзовых дубравнотравяных лесах лесостепные виды *Hybomitra ciureai* и *Tabanus bromius* в берёзовых травяных лесах относятся к малочисленным видам. Общие для исследованных биотопов неморальные виды *Chrysops viduatus*, *Haematopota p. pluvialis*, *Heptatoma p. pellucens* и лесостепной вид *Haematopota subcylindrica* отмечены как многочисленные. В берёзовых дубравнотравяных лесах малочисленные и редкие виды отсутствуют.

В сосновых и еловых долгошмошых лесах видовое богатство (9 и 13 видов соответственно) и разнообразие слепней ($D_{mg}=1.43$ и 1.91) беднее, чем в берёзовых травяных лесах (25 видов; $D_{mg}=3.03$). При этом в еловых долгошмошных лесах видовое богатство и разнообразие (13 видов; $D_{mg}=1.91$) даже выше, чем в берёзовых дубравнотравяных лесах (10 видов; $D_{mg}=1.75$). При этом хвойные леса также имеют определённые особенности. В частности, в обоих биотопах встречаются таёжно-неморальный вид *H. muehlfeldi*, неморальный вид *Chrysops viduatus* и лесостепной вид *Hybomitra ciureai*. Сравнение видового состава слепней еловых и сосновых долгошмошных лесов показало, что в них встречается три общих вида – неморальный *Chrysops viduatus*, лесостепной *Hybomitra ciureai* и таёжно-неморальный вид *H. muehlfeldi*. При этом в еловом долгошмошном лесу к массовым видам

принадлежит один неморальный вид (*Haematopota p. pluvialis*) и два лесостепных (*Haematopota subcylindrica*, *Tabanus bromius*), а в сосновом долгомошном лесу – один таёжный (*Hybomitra arpadi*), и два таёжно-неморальных вида (*H. bimaculata*, *H. muehlfeldi*). В сосновом долгомошном лесу лесостепной вид *Hybomitra ciureai* и неморальный вид *Chrysops viduatus* принадлежат к многочисленным видам, а в еловом долгомошном лесу относятся к малочисленным видам.

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 малочисленен. 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 болот, отмечен как доминирующий вид 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 (Приложение 5, таблица 11).

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

Использование индекса Маргалефа для оценки видового богатства слепней в исследованных биотопах показало, что наибольшее видовое богатство отмечается на низинных ($D_{mg}=3.63$) и суходольных ($D_{mg}=3.19$) лугах, по берегам проточных эвтрофных озёр ($D_{mg}=3.05$) и низинным берегам рек ($D_{mg}=3.04$). Сосновые долгомошные ($D_{mg}=1.43$), еловые долгомошные ($D_{mg}=1.91$) и берёзовые дубравнотравяные ($D_{mg}=1.75$) леса характеризуются наименьшим видовым разнообразием слепней (Рисунок 18).

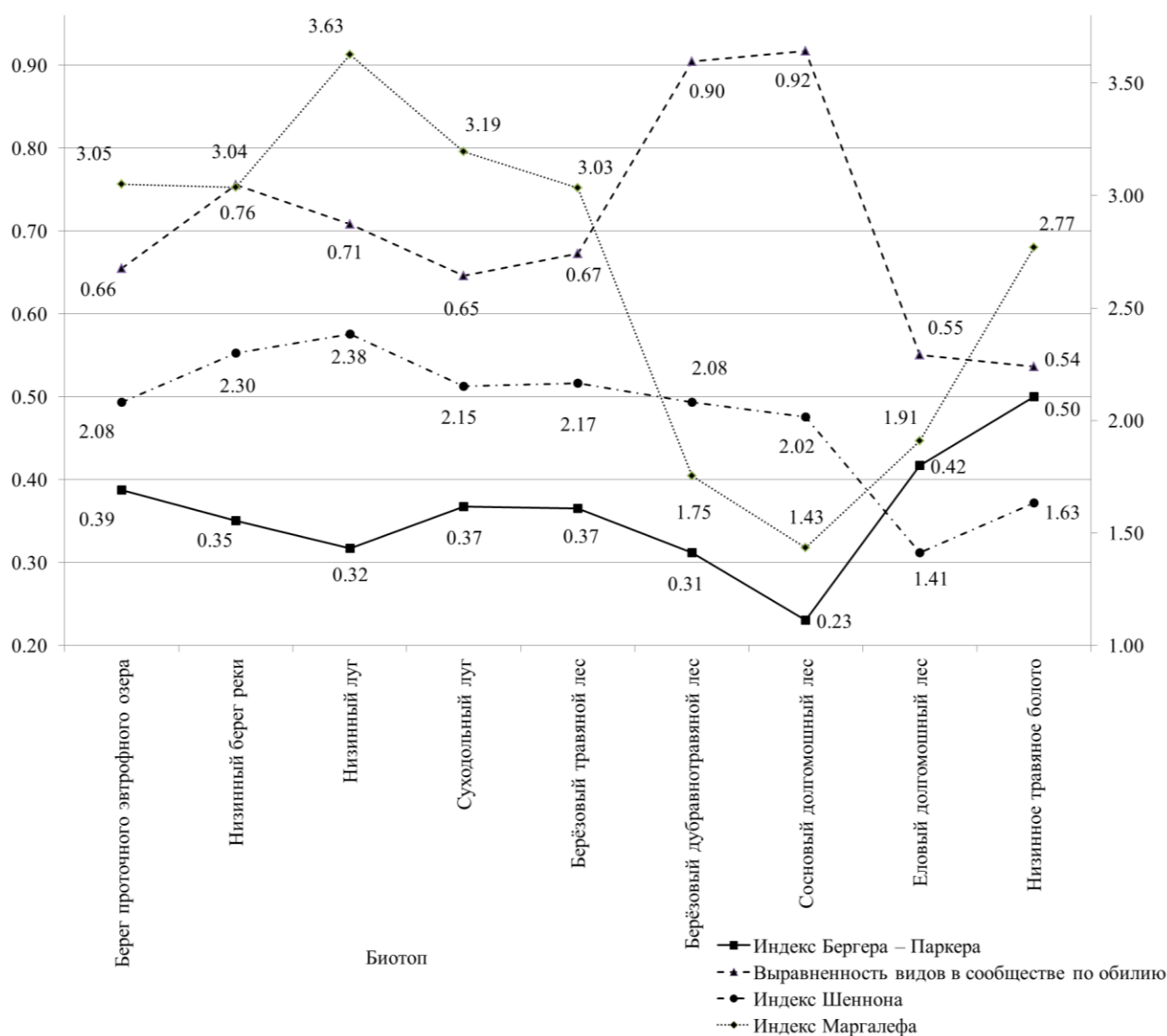


Рисунок 18 – Значения индексов Маргалефа, Шеннона, Бергера-Паркера и выравненности видов по обилию для биотопов Псковской области. По основной оси Y указаны значения индексов Бергера-Паркера и выравненности видов в сообществе по их обилию, по вспомогательной оси Y – значения индекса Маргалефа и Шеннона.

Определение индекса Шеннона позволило отметить, что наиболее выравненное в количественном отношении сообщество слепней характерно для низинных лугов ($H'=2.38$) и низинных берегов рек ($H'=2.30$), а наименее выравненное — для еловых долгомошных лесов ($H'=1.41$) и для низинных травяных болот, расположенных вдоль обочин автомагистралей ($H'=1.63$) (Рисунок 18).

Для сопоставления разнообразия и выравненности сообществ в биотопах попарно рассчитывали уровни значимости различий индекса Шеннона между биотопами с использованием t-критерия Стьюдента. Рассчёты показали, что различия между берегом проточного эвтрофного озера и берёзовым дубравнотравяным лесом, берегом проточного

эвтрофного озера и сосновым долгомошным лесом, берёзовым дубравнотравяным и сосновыми долгомошными лесами, берёзовым дубравнотравяным и берёзовым травяным лесом, берёзовым дубравнотравяным и суходольным лугом, берёзовым травяным лесом и суходольным лугом, низинным берегом реки и низинным лугом недостоверны (Приложение 5, таблица 12). Поэтому в дальнейшем при сопоставлении разнообразия и выравненности сообществ слепней между указанными частями области эти различия не учитывались.

Наибольшее значение показателя выравненности видов по их обилию отмечено в сосновых долгомошных лесах ($E=0.92$), в берёзовых дубравнотравяных лесах ($E=0.90$), а наименьшее – на низинных травяных болотах ($E=0.54$) и в еловых долгомошных лесах ($E=0.55$) (Рисунок 18).

Анализ значений индекса Бергера-Паркера, в целом, подтвердил результаты, полученные с использованием индекса Шеннона, и показал, что чётко выраженное доминирование для отдельных видов имеет место на низинных травяных болотах ($d=0.50$), в которых из 20 видов на долю таёжно-неморального вида *Hybomitra bimaculata* приходится 50 % от общего количества особей. Также чётко выраженное доминирование лесостепного вида *Tabanus bromius* (42 %) и неморального вида *Haematopota p. pluvialis* (37 %) отмечено в еловых долгомошных лесах ($d=0.42$). Наименьшее количество доминирующих видов встречается в сосновых долгомошных лесах ($d=0.23$) и берёзовых дубравнотравяных лесах ($d=0.31$) (Рисунок 18).

Анализ фаунистического сходства с использованием коэффициента Жаккара показал, что наибольшее фаунистическое сходство отмечается между суходольными и низинными лугами ($K_j=0.83$), низинным берегом реки и берёзовыми травяными лесами ($K_j=0.77$), а также между берёзовыми травяными лесами и низинным лугом ($K_j=0.75$). Наименьшее сходство видового состава слепней отмечено между еловыми и сосновыми долгомошными лесами ($K_j=0.16$), низинным лугом и берёзовыми дубравнотравяными лесами ($K_j=0.30$), низинным лугом и сосновыми долгомошными лесами ($K_j=0.31$), суходольными лугами и сосновыми долгомошными лесами ($K_j=0.32$), а также берегом проточного эвтрофного водоёма и еловыми долгомошными лесами ($K_j=0.32$) (Таблица 6).

Определение коэффициента биоценологического сходства Вайнштейна, который учитывает не только фаунистическое сходство, но и общность удельного обилия, позволило провести более точный сравнительный анализ видового сходства исследованных биотопов (Приложение 5, таблица 12; таблица 6). Результаты расчётов показали, что максимальное биоценологическое сходство отмечается лишь между берегами проточных эвтрофных озёр и низинными травяными болотами, расположенными вдоль автомагистралей ($K=0.45$), низинными лугами между берёзовыми травяными лесами ($K=0.42$), берегами проточных

эвтрофных озёр и низинными лугами ($K=0.41$), берёзовыми травяными лесами и берегами проточных эвтрофных озёр ($K=0.40$). При этом между сосновыми и еловыми долгомошными лесами сходство вообще отсутствует ($K=0.00$), а наименьшее между еловыми долгомошными лесами и низинными травяными болотами ($K=0.01$).

Сопоставление данных, полученных нами о биотопическом распределении слепней, с аналогичными литературными сведениями для Новгородской области и Республики Карелии (Лутта, 1970; Фёдорова, 2001) позволило выявить определённые сходства и различия. Наибольшее видовое богатство характерно для берёзовых лесов (30 видов в наших сборах и 28 по литературе), наименьшее – для сосновых долгомошных лесов (9 видов в наших сборах и 7 по литературе). При этом, в целом, в сопоставляемых биотопах количество видов слепней для Псковской области существенно больше, чем в Новгородской области и Республике Карелия. Исключение составляют еловые долгомошные леса, где в Республике Карелия отмечается на 1 вид слепней больше, чем в Псковской области. На наш взгляд, большее видовое биотопическое разнообразие слепней Псковской области по сравнению с Новгородской областью и Республикой Карелия, связано с тем, что на территории Псковской области имеется большее ландшафтное разнообразие и соответственно большее количество мест для развития преимагинальных фаз разных видов слепней. Кроме того, Псковская область является самым южным регионом Северо-Запада России с, соответственно, более тёплым климатом, что также важно для развития многих видов слепней. К сожалению, данных по особенностям биотопического распределения слепней по другим регионам Северо-Запада России в литературе найти не удалось.

Таблица 6 – Значение коэффициента фаунистической общности видового состава, общности удельного обилия и биоценологического сходства слепней для биотопов Псковской области (левая нижняя часть – коэффициент Жаккара и общности удельного обилия, правая верхняя часть – коэффициент Б.А.Вайнштейна)

Биотоп	берег проточного эвтрофного озера	низинный берег реки	низинный луг	суходольный луг	берёзовый травяной лес	берёзовый дубравнотравяной лес	сосновый долгомошный лес	еловый долгомошный лес	низинное травяное болото
берег проточного эвтрофного озера		0.21*	0.41*	0.28*	0.40*	0.04	0.05	0.05*	0.45*
низинный берег реки	0.71 / 0.35		0.2	0.09*	0.19*	0.06*	0.12*	0.02*	0.25*
низинный луг	0.63 / 0.55	0.67 / 0.31		0.33*	0.42*	0.02*	0.03*	0.06*	0.35*
суходольный луг	0.71 / 0.27	0.63 / 0.14	0.83 / 0.39		0.34	0.01	0.02*	0.05*	0.19*
берёзовый травяной лес	0.73 / 0.42	0.77 / 0.25	0.75 / 0.57	0.77 / 0.44		0.02	0.03*	0.04*	0.31*
берёзовый дубравнотравяной лес	0.36 / 0.06	0.41 / 0.14	0.3 / 0.07	0.35 / 0.04	0.4 / 0.05		0.07	0.09*	0.02*
сосновый долгомошный лес	0.45 / 0.15	0.43 / 0.29	0.31 / 0.09	0.32 / 0.06	0.36 / 0.09	0.36 / 0.20		0.003*	0.07*
еловый долгомошный лес	0.32 / 0.02	0.36 / 0.05	0.35 / 0.18	0.41 / 0.11	0.41 / 0.10	0.53 / 0.17	0.16 / 0.02		0.01*
низинное травяное болото вдоль обочины автомагистрали	0.69 / 0.65	0.68 / 0.35	0.61 / 0.55	0.27 / 0.69	0.70 / 0.42	0.35 / 0.06	0.43 / 0.15	0.31 / 0.02	

Примечание. * – биотопы достоверно различающиеся по индексу Шеннона (Приложение 5, таблица 12).

Заключение

В ходе исследования подробно изучено современное состояние фауны кровососущих слепней Псковской области, которая включает 34 вида из шести родов. Обнаружен европейский монотипный вид, ранее не отмеченный на территории области (*Hybomitra auripila*). Его появление может быть обусловлено наличием на западных приграничных территориях подходящих температурных и стациальных 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 ландшафтов и 8 гидроландшафтов. Установлено, что на территории гидроландшафтов встречаются общие виды, количественные характеристики которых могут значительно отличаться. Это позволяет выделить типы гидроландшафтов наиболее благоприятные 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. Выполнено подробное описание элементов терминалий и анализ отношений линейных размеров гипандрия, эпандрия и церок, который позволил выявить статистически достоверные различия в их строении. На основе полученных результатов составлена определительная таблица по терминалиям самцов слепей группы *Hybomitra* (s. str.) *bimaculata* Macq., которая содержит иллюстрации.

Подробно описаны и сопровождаются иллюстрациями элементы головной капсулы и ротового аппарата личинок 10 видов и экзувии 17 видов слепней. Данные иллюстрации и описания позволяют 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, монтанным типом ареала.

2. За период с 1980 по 2020 гг. 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 литературы

Айбулатов, С.В. Фауна и экология двукрылых насекомых комплекса гнуса на территориях, прилегающих к финскому заливу: автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.19 / Айбулатов Сергей Вадимович. – Санкт-Петербург, 2009. – 26 с.

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.: Издательство ФГБОУ ВО СПбГАВМ, 2019. – С. 14–17.

Агасой, В.В. Биотопическое распределение личинок слепней (Diptera, Tabanidae). Опыт исследования на примере Псковской области, Россия // 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, В.В. Прокофьев // Паразитология. – 2022. – Т. 56, вып. 1. – С. 48–70.

Андреева, Р.В. Экология личинок слепней и их паразитозы / Р.В. Андреева. – Киев : Наук. Думка, 1984. – 171 с.

Андреева, Р.В. Определитель личинок слепней / Р.В. Андреева. – Киев: Наукова Думка, 1990. – 172 с.

Антипова, Л.Ф. Видовой состав слепней (Tabanidae) г. Пскова / Л.Ф. Антипова // Проблемы экологии и региональной политики Северо-Запада России и сопредельных территорий. Псков, 1999. – С. 96–97.

Антипова, Л.Ф. Эколого-морфологические особенности слепней (Diptera: Tabanidae) г. Пскова / Л.Ф. Антипова, Т.В. Байкова // Международная научно-практическая конференция «Флора и фауна северных городов», Мурманск, 2008. – С. 3–13.

Атлас Псковской области / глав. ред. А.Г. Дуров. – М. : Изд-во Главного управления геодезии и картографии при совете министров СССР, 1969. – 43 с.

Атнагулова, Л.З. Слепни (Diptera, Tabanidae) г. Тобольска и Тобольского района / Л.З. Атнагулова. – Тобольск : ТГПИ им. Д. И. Менделеева, 2008. – 135 с.

Балашов, Ю.С. Разлёт и численность слепней рода *Hybomytra* Enderlein (Tabanidae) вокруг стад крупного рогатого скота / Ю.С. Балашов, А.Г. Весёлкин, С.А. Константинов, К.Н. Ульянов // Энтомологическое обозрение. – 1985. – Т. 64, вып. 1. – С. 74–78.

Барашкова, А. И. Экология преимагинальных фаз развития слепней в Центральной Якутии / А. И. Барашкова, А. Д. Решетников, З. С. Прокопьев // Энтомологические исследования в Северной Азии. Новосибирск, 2006. – С. 192–194.

Безсмертный, В.Е. К оценке эпидемической и эпизоотической ситуации по туляремии в Российской Федерации / В.Е. Безсмертный, В.В. Горшенко, В.П. Попов // Проблемы особо опасных инфекций. – 2008. – № 96. – С. 8–12.

Бей-Биенко, Г.Л. Смена стадий наземных организмов как экологический принцип / Г.Я. Бей-Биенко // Материалы экологической конф. Киев, 1962. – С. 9–12.

Бей-Биенко, Г.Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип / Г.Я. Бей-Биенко // Журн. общ. биол. – 1966. – Т. 27, вып. 1. – С. 5–21.

Беклемишев, В.Н. Некоторые типы гонотрофических взаимоотношений у кровососущих двукрылых / В.Н. Беклемишев // II Совещ. по паразитол. пробл.: Тез. докл., Л., 1940. – С. 6–8.

Бошко, Г.В. Главнейшие очаги размножения слепней и особенности их биологии в различных эколого-географических зонах Украинской ССР / Г.В. Бошко // Вопросы экологии. Киев, 1962. – Т. 8. – С. 11–13.

Бошко, Г.В. Фауна Украины. Т. 13. Вып. 4. Слепни (Diptera, Tabanidae) / Г.В. Бошко. – Киев, Наукова думка, 1973. – 207 с.

Бреев, К.А. О поведении кровососущих двукрылых и оводов при нападении их на северного оленя и ответных реакциях оленей / К.А. Бреев // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. – 1950. – Т. 12. – С. 167–198.

Будаева, И.А. Сравнительный анализ методов учета имаго слепней (Diptera, Tabanidae) по результатам сборов в Усманском бору / Будаева И.А., Вислевская Е.Ю., Власова Е.В. // Современные проблемы зоологии позвоночных и паразитологии. Материалы IV Международной конф. «Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова». Воронеж, 2012. – С. 33–41.

Быкова, Х.И. Морфология личинки и куколки слепня *Hybomitra tarandina* и куколки *H. lurida* // Паразитология. – 1985. – Т. 12, вып. 6. – С. 484–488.

Быкова, Х.И. К систематике и морфологии личинок и куколок слепней златоглазиков / Быкова Х.И. // В кн.: Двукрылые и их значение в сельском хозяйстве. Л.: Зоологический институт АН СССР, 1987. – С. 13–17.

Быкова, Х.И. Морфология личинки и куколки *Hybomitra kaurii* и личинки *H. lurida* (Diptera: Tabanidae) // Паразитология. – 1992. – Т. 8, вып. 4. – С. 329–333.

Быкова, Х.И. Морфология яйцекладок некоторых видов слепней Карелии / Х.И. Быкова // В кн.: Экологическая паразитология, Петрозаводск, 1994. – С. 172–178.

Вайнштейн, Б.А. О некоторых методах оценки сходства биоценозов / Б.А. Вайнштейн // Зоол. журнал. – 1967. – Т. 46, №7. – С. 981–986.

Весёлкин, А.Г. Фауна и фенология слепней (Tabanidae) Ленинградской и Псковской областей / А.Г. Весёлкин, Л.А. Костенко // Паразитология. – 1982. – Т. 16, вып. 5. – С. 412–415.

Весёлкин, А.Г. Физиологический возраст слепней (Tabanidae) *Hybomitra bimaculata* в Новгородской области / А.Г. Весёлкин // Паразитология. – 1984. – Т. 18, вып. 4. – С. 263–274.

Весёлкин, А.Г. Функциональные изменения овариол яичников и физиологический возраст самок дождёвки западной *Haematopota italica* (Tabanidae) / А.Г. Весёлкин // Паразитология. – 1985а. – Т. 19, вып. 2. – С. 113–122.

Весёлкин, А.Г. Экологические особенности массовых видов слепней северо-запада нечернозёмной зоны РСФСР : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.09 / Весёлкин Александр Геннадьевич. – Л., 1985б. – 220 с.

Весёлкин, А.Г. Фауна и фенология слепней (Diptera, Tabanidae) Новгородской области / А.Г. Весёлкин, С.А. Константинов // Энтومол. обозр. – 1988. – Т.67, вып.1. – С. 62–67.

Весёлкин, А.Г. Изменение количественного и качественного состава содержимого зоба самок *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Diptera, Tabanidae) в течение суток / А.Г. Весёлкин // Паразитология. – 1989. – Т. 23, № 5. – С. 390–394.

Весёлкин, А.Г. Слепни (Diptera: Tabanidae) / А.Г. Весёлкин, С.А. Константинов, С.Г. Медведев, А.Ю. Матов // Биоразнообразие и редкие виды Национального парка «Себежский» (сб. статей под ред. С.А. Фетисова, Г.Ю. Конечной). СПб., Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2001. – Сер. 6, т. 4. – С. 190–191.

Виолович, Н.А. Слепни Сибири / Н.А. Виолович. – Новосибирск, Наука, 1968. – 281 с.

Вислевская, Е.Ю. К идентификации видов слепней *Tabanus bovinus* Linneus и *Tabanus sudeticus* Zeller (Diptera, Tabanidae) / Е.Ю. Вислевская, С.П. Гапонов // Вестник ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармакология. – 2015. – Вып. 1. – С. 64–68.

Вислевская, Е.Ю. Использование дополнительных признаков для идентификации самцов близких видов слепней рода *Hybomitra* (*Hyb. muehlfeldi* Br. и *Hyb. ciureai* Seg.) / Е.Ю. Вислевская, С.П. Гапонов // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки. – 2016а. – Вып. 35. – С. 94–99.

Вислевская, Е.Ю. К идентификации самцов близких видов слепней рода *Hybomitra* (*H. distinguenda* Verr. и *H. nitidifrons confiformis* Szil.) / Е.Ю. Вислевская, С.П. Гапонов // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. – 2016б. – Вып. 3. – С. 63–67.

Габова, Е.Н. К фауне и экологии слепней (Diptera, Tabanidae) Коми АССР / Е.Н. Габова // Энтومол. обозр. – 1976. – Т.55, вып. 2. – С. 311–317.

Глухова, В.М. Личинки мокрецов подсемейств Palpomyiinae и Ceratopogoninae фауны СССР (Diptera, Ceratopogonidae = Heleidae) / В.М. Глухова. – Л. : Наука, 1979. – 231 с.

Глухова, В.М. Кровососущие мокрецы родов *Culicoides* и *Forcipomyia* (Ceratopogonidae). Фауна СССР. Двукрылые. Т. 3, вып. 5а / В.М. Глухова. – М.- Л. : Изд-во АН СССР, 1989. – 408 с.

Голуб, В.Б. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала / В.Б. Голуб, М.Н. Цуриков, А.А. Прокин. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 339 с.

Громыко, Г.Л. Теория статистики / Г.Л. Громыко. – М. : ИНФРА-М., 2005. – 476 с.

Демидова, Т.Н. Современная эпидемиологическая ситуация по туляремии в Северо-Западном федеральном округе России [Электронный ресурс] / Т.Н. Демидова, В.П. Попов, Д.С. Орлов, Т.В. Михайлова, И.С. Мещерякова // Эпидемиология и Вакцинопрофилактика. – 2016. – № 5 (90). – С. 14–23. – Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/sovremennaya-epidemiologicheskaya-situatsiya-po-tulyaremii-v-severo-zapadnom-federalnom-okruga-rossii>.

Дубинин, В.Б. Паразитофауна мышевидных грызунов и её изменения в дельте Волги / В.Б. Дубинин // Паразитология. – 1953. – Вып. 15. – С. 252–301.

Духин, В.В. Эколого-фаунистический обзор слепней (Diptera, Tabanidae) средней тайги Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Духин Владислав Васильевич. – Барнаул, 2010. – 22 с.

Духин, В.В. Слепни (Diptera, Tabanidae) средней тайги Западной Сибири / В.В. Духин, З.И. Тюмасева, Е.В. Гуськова. – Челябинск: Изд-во ЮУрГГПУ, 2016. – 126 с.

Иванищук, П.П. К морфологии и классификации личинок слепней (Diptera, Tabanidae) Ивановской области / П.П. Иванищук // Тр. Ивановского мед. ин-та, 1970. – Вып. 46. – С. 137–158.

Иванищук, П.П. Морфология личинок и куколок некоторых видов слепней (Diptera, Tabanidae) / П.П. Иванищук // В кн.: Насекомые–переносчики заразных заболеваний, Иваново, 1977. – С. 85–101.

Иванов, В.П. Экспериментальное исследование маршрутной ориентации слепней *Hybomitra* (Diptera, Tabanidae) в полевых условиях / В.П. Иванов // Паразитология. – 1994. – Т. 28, вып. 5. – С. 364–372.

Иванов, В.П. Сравнительное экспериментальное исследование маршрутной ориентации слепней *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae) и шмелей *Bombus* (Hymenoptera: Bombinae) / В.П. Иванов // Паразитология. – 1998. – Т. 32, вып. 3. – С. 248–256.

Иванов, В.П. Экспериментальные исследования этологических особенностей маршрутной ориентации слепней *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae) / В.П. Иванов // Паразитология. – 1999. – Т. 33, вып. 4. – С. 290–303.

Иванов, В.П. Поведенческие реакции слепней рода *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae) при облёте прокормителя и поиске места для кровососания / В.П. Иванов // Паразитология. – 2003. – Т. 37, вып. 5. – С. 381–386.

Исаченко, А.Г. Физико-географическое районирование Северо-Запада СССР / А.Г. Исаченко, З.В. Дашкевич, Е.В. Карнаухова – Л. : изд-во ЛГУ, 1965. – 248 с.

Кадырова, М.К. Слепни (Сем. Tabanidae) / М.К. Кадырова. – Ташкент: ФАН, 1975. – С. 228.

Колонин, Г.В. Значение кровососущих двукрылых в эпизоотологии и эпидемиологии сибирской язвы / Г.В. Колонин // Мед. паразитол. и паразит. болезни. – 1968. – Т. 38, № 3. – С. 354-357.

Константинов, С.А. Использование индивидуальной маркировки слепней для анализа их нападения на крупный рогатый скот / С.А. Константинов // Кровососущие двукрылые и их контроль. Материалы IV Всесоюзного диптерологического симпозиума. Л., 1987. – С. 72– 75.

Константинов, С.А. Интенсивность и эффективность нападения слепней (Diptera, Tabanidae) на крупный рогатый скот в зависимости от числа и местоположения животных в стаде / С.А. Константинов, А.Г. Весёлкин // Паразитология. – 1989. – Т. 23, вып. 1. – С. 3–10.

Константинов, С.А. Особенности нападения слепней и комаров на крупный рогатый скот на пастбищах Северо-Запада РСФСР : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.19 / Константинов Сергей Алексеевич. – Ленинград, 1990. – 25 с.

Константинов, С.А. Количественная оценка основных фаз нападения слепней (Tabanidae) на корову в естественных условиях / С.А. Константинов // Паразитологический сборник. – 1992. – Т. 37. – С 73–100.

Константинов, С.А. Дистанция нападения, дальность и характер суточного разлёта слепней рода *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae) / С.А. Константинов // Паразитология. – 1993а. – Т. 27, вып. 5. – С. 419–426.

Константинов, С.А. Количественная оценка основных фаз нападения слепней (Tabanidae) на корову в естественных условиях / С.А. Константинов // Паразитологический сборник. – 1993б. – Т. 37. – С. 73–100.

Константинов, С.А. Топографическая избирательность посадок и присасывания слепней (Diptera: Tabanidae) при нападении на крупный рогатый скот / С.А. Константинов // Паразитология. – 1995. – Т. 29, вып. 5. – С. 361–369.

Кривошеина, Н.П. Современное представление о системе двукрылых насекомых с точки зрения сопряжённости имагинальных и личиночных признаков / Н.П. Кривошеина // Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. – Ленинград, 1979. – С. 41–44.

Кривошеина, Н.П. Естественная система двукрылых насекомых с точки зрения сопряжённости имагинальных и личиночных признаков / Н.П. Кривошеина // Морфо-экологические адаптации насекомых в наземных сообществах, М.: Наука, 1982. – С.5–11.

Кривошеина, Н.П. Родственные связи и эволюция низших короткоусых двукрылых (Diptera, Brachycera) / Н.П. Кривошеина // Энтомологическое обозрение. – 1989. – Т. 68, №3. – С. 662–673.

Крупницкий, А.В. Филогенетические связи и систематика палеарктических представителей рода *Callophrys* Billberg, 1820 (Lepidoptera, Lycaenidae) : автореф. дис ... канд. биол. наук : 03.02.05 / Крупницкий Анатолий Валентинович. – М., 2016. – 24 с.

Кудрявцева, Т.Ю. Эпизоотическая и эпидемическая ситуации по туляремии в Российской Федерации в 2015 г. и прогноз на 2016 г. [Электронный ресурс] / Т.Ю. Кудрявцева, Д.В. Транквилевский, А.Н. Мокриевич, В.П. Попов, Н.С. Морозова, М.В. Зароченцев, А.В. Мазепа, Л.П. Окунев, А.В. Холин, С.А. Косилко, Ю.М. Фёдоров, М.В. Храмов, И.А. Дятлов // Проблемы особо опасных инфекций. – 2016. – № 1. – С. 28–32. – Режим доступа: <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2016-1-28-32>.

Кудрявцева, Т.Ю. Эпидемиологический и эпизоотологический анализ ситуации по туляремии в Российской Федерации в 2016 г., прогноз на 2017 г. [Электронный ресурс] / Т.Ю. Кудрявцева, В.П. Попов, А.Н. Мокриевич, А.В. Мазепа, Л.П. Окунев, А.В. Холин, Е.С. Куликалова, М.В. Храмов, И.А. Дятлов, Д.В. Транквилевский // Проблемы особо опасных инфекций. – 2017. – № 2. – С. 13–18. – Режим доступа: <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2017-2-13-184>.

Кудрявцева, Т.Ю. Туляремия: актуальные вопросы и прогноз эпидемической ситуации на территории Российской Федерации в 2018 г. [Электронный ресурс] / Т.Ю. Кудрявцева, В.П. Попов, А.Н. Мокриевич, Н.Д. Пакскина, А.В. Холин, А.В. Мазепа, Е.С. Куликалова, Д.В. Транквилевский, М.В. Храмов, И.А. Дятлов // Проблемы особо опасных инфекций. – 2018. – № 1. – С. 22–29. – Режим доступа: <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2018-1-22-29>.

Кудрявцева, Т.Ю. Эпидемическая активность природных очагов туляремии на территории Российской Федерации в 2018 г. и прогноз ситуации на 2019 г. [Электронный ресурс] / Т.Ю. Кудрявцева, В.П. Попов, А.Н. Мокриевич, Н.Д. Пакскина, А.В. Холин, А.В. Мазепа, Е.С. Куликалова, С.А. Косилко, Ю.А. Бирковская, Д.В. Транквилевский, М.В. Храмов, И.А. Дятлов // Проблемы особо опасных инфекций. – 2019. – № 1. – С. 32–41. – Режим доступа: <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2019-1-32-41>.

Кудрявцева, Т.Ю. Эпизоотолого-эпидемиологическая ситуация по туляремии на территории Российской Федерации в 2019 г. и прогноз на 2020 г. [Электронный ресурс] / Т.Ю. Кудрявцева, В.П. Попов, А.Н. Мокриевич, А.В. Холин, А.В. Мазепа, Е.С. Куликалова, Д.В.

Транквилевский, М.В. Храмов, И.А. Дятлов // Проблемы особо опасных инфекций. – 2020. – № 1. – С. 21–32. – Режим доступа: <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2020-1-21-32>.

Кудрявцева, Т.Ю. Эпизоотолого-эпидемиологическая ситуация по туляремии на территории России в 2020 г., прогноз на 2021 г. [Электронный ресурс] / Т.Ю. Кудрявцева, В.П. Попов, А.Н. Мокриевич, Е.С. Куликалова, А.В. Холин, А.В. Мазепа, Д.В. Транквилевский, М.В. Храмов, И.А. Дятлов // Проблемы особо опасных инфекций. – 2021. – № 1. – С. 32–42. – Режим доступа: <https://doi.org/10.21055/0370-1069-2021-1-32-42>.

Кудрявцева, Т.Ю. Туляремия в мире [Электронный ресурс] / Т.Ю. Кудрявцева, А.Н. Мокриевич // Инфекция и иммунитет. – 2021. – Т. 11, № 2. – С. 249–264. – Режим доступа: <https://doi.org/10.15789/2220-7619-TTW-1380>.

Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – Москва: «Высшая школа», 1990. – 350 с.

Лесненко, В.К. Природные ресурсы Псковской области, их рациональное использование / В.К. Лесненко. – Псков: ПГПИ, 2002. – 136 с.

Лутта, А.С. О гонотрофическом цикле слепней Карелии / А.С. Лутта // Матер. X совещ. по паразитол. пробл. и природноочаговым болезням. – 1959. – Вып.2. – С. 83–84.

Лутта А.С. Материалы по гонотрофическому циклу слепней Карелии / А.С. Лутта // В кн.: К природной очаговости паразит, и трансмиссивных заболеваний, в Карелии. М.–Л.: Наука, 1964. – С.131–153.

Лутта, А.С. О гонотрофическом цикле слепней Карелии / А.С. Лутта // Мед. паразитол. и паразитарные болезни. – 1965. – Т. 34, вып. 1. – С. 29–32.

Лутта, А.С. Слепни Карелии / А.С. Лутта – Л., Наука, Ленинградское отделение, 1970. – 304 с.

Лутта, А.С. Слепни (сем. Tabanidae) Европейского Севера СССР / А.С. Лутта, Х.И. Быкова – Л., Наука, 1982. – 184 с.

Медведев С.Г. Фауна кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera) Северо-Западного региона России. I. Общая характеристика фауны / С.Г. Медведев, С.В. Айбулатов, Л.А. Беспятова, Н.К. Бродская, Е.В. Панюкова, А.В. Халин, А.В. Янковский // Энтомологическое обозрение. – 2007. – Т. 86, вып. 4. – С. 827–844.

Медведев, С.Г. Фауна клещей и кровососущих насекомых юго-запада Псковской области / С.Г. Медведев, А.Ю. Матов // Природа Псковского края. –1999. – Выпуск 8. – С. 8–9.

Медведев, С.Г. Ландшафтные особенности распространения комаров сем. Culicidae (Diptera) в Новгородской области / С.Г. Медведев, Е.В. Панюкова // Энтомологическое обозрение. –2005. – Т. 84, вып. 4. – С. 798–827.

Медведев, С.Г. Фауна кровососущих насекомых Северо-Запада России. Характеристика ареалов / С.Г. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 2009. – Т. 88, вып. 1. – С. 83–98.

Медведев, С.Г. Фауна кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera) Северо-Западного региона России. Анализ распространения / С.Г. Медведев // Энтомологическое обозрение. – 2011 – Т. 90, вып. 3. – С. 527–547.

Медведев, С.Г. Районирование территории Ленинградской обл. и Санкт-Петербурга в связи с особенностями распространения кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera) / С.Г. Медведев, С.В. Айбулатов // Энтомологическое обозрение. – 2012 – Т. 91, вып. 3. – С. 624–639.

Медведев, С.Г. Организация исследований насекомых комплекса гнуса (Diptera: Culicidae, Ceratopogonidae, Tabanidae) Ю.С. Балашовым / С.Г. Медведев // Паразитология. 2013. – Т. 47, вып. 3. – С. 245–260.

Мончадский, А.С. Новый метод количественного учёта гнуса и некоторые данные по биологии и условиям активности его компонентов / А.С. Мончадский, З.А. Радзивиловская // II Совещ. по паразитол. пробл. Тезисы. Л., 1939. – С. 9–50.

Мончадский, А.С. Новый метод количественного учёта активности нападения кровососов / А.С. Мончадский, З.А. Радзивиловская // Паразитол. сб. – 1948. – № 9. – С. 147–166.

Мончадский, А.С. Летающие кровососущие двукрылые на территории СССР и некоторые закономерности их нападения на человека / А.С. Мончадский // Энтомологическое обозрение. – 1956. – Т.35, вып.3. – С.547–559.

Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М., 1992. – 184 с.

Наумов Н.П. Экология животных / Н.П. Наумов. – М. : Высш. шк., 1963. – 618 с.

Нарчук, Э.П. Определитель семейств двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) фауны России и сопредельных стран с кратким обзором семейств мировой фауны / Э.П. Нарчук. – Труды Зоологического института, выпуск 294, 2003. – 250 с.

Нестерова, О.Л. Методика изготовления тотальных микроскопических препаратов насекомых и клещей в жидкости Фора-Берлезе и использование многомерного дискриминантного анализа морфометрических данных в диагностике таксономической принадлежности трудноразличимых видов животных: учебно-методическое пособие / О.Л. Нестерова. – Минск, БГУ, 2008. – 18 с.

Овчинникова, О.Г. Мускулатура гениталий самцов двукрылых Brachycera – Orthorrhapha (Diptera) / О.Г. Овчинникова. – Ленинград, ЗИН АН СССР, 1989. – 167 с.

Олсуфьев, Н.Г. Материалы по изучению слепней Ленинградской области / Н.Г. Олсуфьев // Вредители животноводства. М., 1935. – С. 251–316.

Олсуфьев, Н.Г. О значении слепней в распространении сибирской язвы / Н.Г. Олсуфьев, П.П. Лелеп // Паразиты, переносчики и ядовитые животные. М.: Наука, 1935. – С. 145–197.

Олсуфьев, Н.Г. Слепни (Tabanidae). Фауна СССР. Т. 7. Вып. 2 / Н.Г. Олсуфьев. – М.–Л.: Изд-во Академии Наук СССР, 1937. – 433 с.

Олсуфьев, Н.Г. Видовой состав и сезонная динамика численности кровососущих двукрылых в дельте Волги и их возможная роль в эпидемиологии туляремии / Н.Г. Олсуфьев // Зоол. журнал. – 1939. – Т. 18, вып.5. – С. 786–798.

Олсуфьев, Н.Г. Двойственный характер питания и половой цикл у самок слепней (Diptera, Tabanidae) / Н.Г. Олсуфьев // Зоол. журнал – Т. 19, вып.3. – 1940. – С. 445–455.

Олсуфьев, Н.Г. К изучению фауны слепней (Tabanidae) южной части Московской области / Н.Г. Олсуфьев // Бюлл. Моск. общества испытателей природы. – 1949. – Т. 54, вып. 1. – С. 35–46.

Олсуфьев, Н.Г. Новые виды слепней (Diptera, Tabanidae) фауны СССР / Н.Г. Олсуфьев // Энтомологическое обозрение. – 1952. – Т. 32. – С. 311–315.

Олсуфьев, Н.Г. Слепни (Diptera, Tabanidae) / Н.Г. Олсуфьев // Переносчики возбудителей природноочаговых болезней. М.: Госиздат. мед. лит-ры, 1962а. – С. 144–178.

Олсуфьев, Н.Г. О диагностическом значении строения гениталий самок в группе *Tabanus (Tylostipia) tropicus* Pz. (Diptera, Tabanidae) / Н.Г. Олсуфьев // В сб.: Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. М., 1962б. – С. 524–529.

Олсуфьев, Н.Г. Новые виды слепней (Diptera, Tabanidae) Палеарктики / Н.Г. Олсуфьев // Энтомологическое обозрение. – 1967. – Т. 46, вып. 2. – С. 379–390.

Олсуфьев, Н.Г. Новые и малоизвестные слепни (Diptera, Tabanidae) фауны СССР и сопредельных стран / Н.Г. Олсуфьев // Энтомологическое обозрение. – 1970. – Т. 49, вып. 3. – С. 683–687.

Олсуфьев, Н.Г. Новые и малоизвестные слепни (Diptera, Tabanidae) фауны СССР и сопредельных стран. Сообщ. II. / Н.Г. Олсуфьев // Энтомологическое обозрение. – 1972. Т. 51, вып. 2. – С. 446–453.

Олсуфьев, Н.Г. Слепни Семейства Tabanidae. Фауна СССР. Двукрылые насекомые Т. 7, вып. 2 / Н.Г. Олсуфьев. – М.–Л., Наука, 1977. – 436 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том 4. Двукрылые насекомые / под редакцией С.Я. Цалолыхина. – Санкт-Петербург, «Наука», 200. – 997 с.

Павлов, С.Д. Методические рекомендации по применению ловушек для сбора, учёта численности и истребления слепней на пастбищах / С.Д. Павлов, Р.П. Павлова. – ВАСХНИЛ. Отделение ветеринарии. М., 1986. – 18 с.

Павлов, С.Д. Юловидные ловушки для изучения и истребления слепней на пастбищах / С.Д. Павлов, Р.П. Павлова. – Тюмень: ВНИИЭВА. 2003. – 22 с.

Павлова, Р.П. Изменение в кишечнике и половых органах самок слепней в течение гонотрофического цикла / Р.П. Павлова // Проблемы ветеринарной санитарии: Тр. ВНИИВС. Тюмень, 1965. – Т. 26. – С. 267–286.

Павлова, Р.П. Места выплода слепней на юге Тюменской области / Р.П. Павлова // Материалы по ветеринарной арахно-энтомологии и ветеринарной санитарии: Итоги науч. произ. конф. Тюмень, 1971. – Вып. 3. – С. 40–53.

Паенко, Н.К. О плодовитости и гонотрофическом цикле слепня *Hybomitra tropica* Rz. / Н.К. Паенко // Паразитология. – 1969. – Т. 3, вып. 2. – С. 132–139.

Павлова, Р.П. Влияние температуры окружающей среды на продолжительность фазы куколки слепней / Р.П. Павлова // Паразитология. – 1974. – Т. 8, вып. 3. – С. 243–248.

Павлова, Р.П. Биоэкологические основы защиты крупного рогатого скота от слепней (Diptera, Tabanidae) : дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.19 / Павлова Раиса Петровна. – Тюмень, 2000. – 38 с.

Павлова, Р.П. Морфологическая характеристика восьми видов личинок слепней / Р.П. Павлова, Л.З. Атнагулова // Вестник ТГСПА. – 2012. – Выпуск 4. – С. 137–148.

Паенко, Н.К. К изучению плодовитости слепней Воронежской области / Н.К. Паенко // Некоторые проблемы биологии и почвоведения: Матер. отчетной науч. конф. Воронеж, 1968. – С. 50–54.

Панкратова, В.Я. 1970. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) / В.Я. Панкратова. – Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР, Т. 102, Л.: Наука. – 344 с.

Панюкова Е.В. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Новгородской области (фауна и экология) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Панюкова Елена Викторовна. – Сыктывкар, 2005. – 24 с.

Песенко, Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

Пестов, С.В. Слепни (Diptera, Tabanidae). (Фауна европейского Северо-Востока России. Слепни. Т. XI, ч. 1) / С.В. Пестов, М.М. Долгин. – СПб. : Наука, 2013. – 190 с.

Петрова, Р.Г. К изучению видового состава, сезонной и суточной активности слепней (Diptera, Tabanidae) в Астраханской области / Р.Г. Петрова // Энтомологическое обозрение. – 1956. – Т. 35, вып. 2. – С. 357–370.

Порчинский, И.А. Энтомологические заметки во время моего пребывания в Гдовском уезде Петербургской губернии в 1871 году / И.А. Порчинский // В кн.: Тр. Русс. энтомологического общества, 1873. – Т. 7, № 1-4. – С. 44–54.

Порчинский, И.А. Слепни (Tabanidae) и простейшие способы их уничтожения / И.А. Порчинский // Тр. Бюро по энтомологии. – 1915. – Т. 8, № 8. – С. 1–63.

Пржиборо, А.А. Таксономический состав и количественная оценка населения двукрылых (Insecta: Diptera) прибрежной зоны малого озера юга Псковской области / А.А. Пржиборо // Озера белорусского Поозерья: Современное состояние, проблемы использования и охраны. Тез. докл. Витебск, 1999. – С. 85–86.

Пржиборо, А.А. Кровососущие двукрылые в озёрах Северо-Запад России / А.А. Пржиборо // Отчётная научная сессия по итогам работ 2003 г. Тезисы докладов СПб, 2004. – С. 37-38.

Пржиборо, А.А. Кровососущие двукрылые (Diptera) в озёрах Северо-Запад России / А.А. Пржиборо // Материалы 1-го Всероссийского Совещания по кровососущим насекомым. ЗИН РАН, С.-Петербург, 2006. – С. 178–180.

Природа районов Псковской области / отв. ред. Р.А. Зубаков. – Геогр. об-во СССР. Псков. отд. Псков, 1974. – 172 с.

Присный, Ю.А. Фауна слепней (Tabanidae) юга среднерусской лесостепи и смежных степных территорий / Ю.А. Присный // Паразитология. – 2019. – Т. 53, вып. 3. – С. 198–208.

Пугачёв, О.Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) / О.Н. Пугачёв // Паразитология. – 2000. – Т. 34, вып. 3 – С. 196–209.

Разнообразие насекомых Вологодской области/ под ред. Ю.Н. Беловой, А.А. Шабунова, Вологда, 2008, 368 с.

Родендорф, Б.Б. Система и филогенез двукрылых / Б.Б. Родендорф // Систематика и эволюция двукрылых насекомых. – Ленинград, 1977. – С. 81–88.

Сахибзадаев, К.С. Слепни (Tabanidae) Северного Прикаспия /К.С. Сахибзадаев // Тр. ин-та зоол. АН КазССР. – 1957. – Вып.7. – С.95–120.

Скуфьин, К.В. Опыт применения чучелообразной ловушки для слепней / К.В. Скуфьин // Зоологический журнал – 1951. – Т. 30, № 4. – С. 378–380.

Скуфьин, К. В. Экология пестряка реликтового (*Chrysops relictus* Mg., Tabanidae, Diptera) / К. В. Скуфьин // Зоологический журнал. – 1954. – Т. 33, № 6. – С. 1289–1292.

Скуфьин, К. В. Фазы развития слепней, основные методы и задачи их исследования / К. В. Скуфьин // Проблемы паразитологии. Киев. – 1956. – С. 262–265.

Скуфьин, К.В. Заметки по морфологии личинок некоторых видов слепней (Tabanidae, Diptera) / К.В. Скуфьин // В кн.: Вредные и полезные насекомые, 1957. – С. 168–206.

Скуфьин, К.В. Экология нападения слепней на добычу / К.В. Скуфьин // Тр. Воронежского ун-та. – 1958. – Т.45, вып. 1. – С.55–64.

Скуфьин, К.В. К вопросу о гонотрофическом цикле слепней (Tabanidae, Diptera) в условиях окрестностей Воронежа / К.В. Скуфьин // В кн.: Бюлл. Воронежск. общества естествоиспытателей, 1959. – С. 85–88.

Скуфьин, К.В. Жизненные формы и ландшафтно-экологические типы слепней (Diptera, Tabanidae) / К.В. Скуфьин // Зоол. журн. – 1963. – Т. 42, вып.4. – С. 574–580.

Скуфьин, К. В. Стациальная и сезонная характеристика личинок слепней (Diptera, Tabanidae) Воронежской области / К.В. Скуфьин // Паразитология. – 1968. – Т. 11, вып. 2 – С. 97–104.

Скуфьин, К.В. Методы сбора и изучения слепней / К.В. Скуфьин. – Л., Наука, 1973. – 104 с.

Соболева, Р.Г. Слепни юга Приморья-эктопаразиты крупного рогатого скота и борьба с ним / Р.Г. Соболева // Тез. докл. на сессии Совета Дальневост. фил. Сиб. отд. АН СССР по итогам науч. исслед. 1964 г., Владивосток, 1965. – С. 99–107.

Соболева, Р.Г. Биология слепней Приморского края / Р.Г. Соболева. – М.: Наука, 1977. – 200 с.

Соболева, Р.Г. Слепни (семейство Tabanidae) / Р.Г. Соболева // Насекомые и клещи Дальнего Востока, имеющие медико-ветеринарное значение. Л., 1987. – С.55-79.

Соловей В.Я., Лиходед В.Г. 1966. К фауне и экологии кровососущих двукрылых (Diptera) Северо-Западной части Мурманской области. Энтомологическое обозрение, 45(3), с. 565-569

Сорокина, Н.Б. Фёдоров, А.В. Самотесов, Е.Д. Климат Северо-Западного региона России. Популярный доклад / Под ред. Н.Г. Рыбальского, Ю.Ю. Галкина// [Электронный ресурс] – М.: НИИАПрирода, РЭФИА, 2004. –104 с. – Режим доступа: <http://www.refia.ru/docs/klimatnw.pdf>

Тамарина, Н. А. К биологии слепня-златоглазика *Chrysops relictus* Mg. / Н.А. Тамарина // Вестник МГУ. – 1951. – № 6. – С. 101–108.

Тамарина, Н. А. Морфология личинок и куколок слепней златоглазиков *Chrysops relictus* Mg. и *Chrysops rufipes* Mg. (Diptera, Tabanidae) / Н.А. Тамарина // Тр. Весоюзн. энтомол. общ. –1956. – № 45. – С. 167–192.

Тарасов, В.В. Медицинская энтомология / В.В. Тарасов. – М. : Изд-во МГУ, 1996. – 352 с.

Тертерян, А.Е. Морфология терминалий самцов палеарктических видов слепней (Diptera, Tabanidae) / А.Е. Тертерян. – Ереван: Издательство Академии наук Армянской ССР, 1979. – 126 с.

Тертерян, А.Е. К вопросу об использовании строения гениталий самцов в систематике слепней (Diptera, Tabanidae) / А.Е. Тертерян, М.К. Саркисян // Энтомологическое обозрение. – 1975. – Т. 54, вып. 4. – С. 880–889.

Трухан, М.Н. Кровососущие двукрылые насекомые Белоруссии / М.Н. Трухан, Н.В. Пахолкина. – Минск: Наука и техника, 1984. – 173 с.

Федорова, В.Г. Слепни (семейство Tabanidae) Новгородской области: учебное пособие / В.Г. Федорова. – Великий Новгород: НовГУ им. Ярослава Мудрого, 2001. – 207 с.

Фоминых, В.Г. Места выплода слепней (Tabanidae) в южных и центральных районах Томской области / В.Г. Фоминых, Л.Г. Еремина // Паразитология. – 1984. – Т. 18, вып. 5. – С. 399–403.

Халин, А.В. Методы сбора двукрылых насекомых комплекса гнуса (Diptera: Culicidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Tabanidae) / А.В. Халин, С.В. Айбулатов, А.А. Пржиборо // Паразитология. – 2021. – Т. 55, вып. 2. – С. 13–173.

Чайка, С.Ю. Анализ морфо-функциональных адаптаций кровососущих насекомых в зависимости от их отношений с прокормителем / С.Ю. Чайка // II Всеросс. Съезд паразитологов. Тез. докл. Киев: Наукова Думка, 1983. – С. 355–356.

Чернов, Ю.И. Природная зональность и животный мир суши / Ю.И. Чернов. – М. : Мысль, 1975. – 222 с.

Четверикова, Т.Г. Слепни, мошки и мокрецы (Diptera: Tabanidae, Simuliidae, Ceratopogonidae) Плесецкого района Архангельской области. Сборник: Экология арктических и приарктических территорий. Материалы международного симпозиума. Архангельск, 2010, с. 411-414

Четвериков, Ф.Е. Первые данные по фауне некоторых групп беспозвоночных (Oligochaeta: Lumbricidae; Acari: Eriophyoidea; Insecta: Tabanidae, Culicidae) Полистовского заповедника / Ф.Е. Четвериков, Т.Г. Четверикова, С.И. Сухарева, А.Э. Вишняков, К.М. Преображенская // Современные проблемы сохранения и изучения биологического разнообразия. Материалы II международной научно-практической конференции. Чебоксары, 2010. – С. 83–86.

Четверикова, Т.Г. Слепни (Diptera: Tabanidae) Полистовского заповедника / Т.Г. Четверикова, Д.О. Бессонов // Материалы Всероссийской научно-практической конференции

«Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия на охраняемых и иных территориях». Уфа, РИЦ-БашГУ, 2010. – С. 78–80.

Четверикова, Т.Г. Июньская фауна слепней (Diptera: Tabanidae) Полистовского заповедника / Т.Г. Четверикова, К.М. Головешкин, А.И. Минин // Современные зоологические исследования в России и сопредельных странах. Материалы II Международной научно-практической конференции памяти д.б.н. проф. М.А. Козлова. Чебоксары, 2012. – С. 143–145.

Четверикова, Т.Г. Кровососущие двукрылые (Diptera: Culicidae, Tabanidae) охранной зоны и прилегающих территорий заповедника «Полистовский» / Т.Г. Четверикова // Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий, Материалы научно-практической конференции, посвященной 20-летию государственного природного заповедника «Полистовский». Великие Луки, 2014. – С. 203–209.

Шевченко, В.В. Определитель слепней Казахстана / В.В. Шевченко. – Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1956. – 103 с.

Шевченко, В.В. О таксономическом значении особенностей строения гениталий некоторых палеарктических видов слепней подсемейства Chrysopsinae (Diptera, Tabanidae) / В.В. Шевченко // Труды Института зоологии Академии Наук КазССР. – 1960. – Т. 2. – С. 157–172.

Шевченко, В.В. Слепни Казахстана (Diptera, Tabanidae) / В.В. Шевченко. – Алма-Ата, Изд-во АН Казахской ССР, 1961. – 327 с.

Штакельберг, А.А. О морфологическом строении придатков полового аппарата самок слепней (Diptera, Tabanidae) / А.А. Штакельберг, А.Е. Тертерян // ДАН Армянской ССР. – 1953. – Т. 16, № 2. – С. 53–64.

Штакельберг, А.А. Определитель насекомых европейской части СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Т. 5. Вып. 100. Двукрылые, блохи. Ч. 1 / А.А. Штакельберг. – Л. : Наука, 1969. – 808 с.

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. – 2021a. – 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. – 2021b. – 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. – 2021c. – Vol. 101, № 9. – P. 1244–1257.

Barros, A.T.M. Seasonality and relative abundance of Tabanidae (Diptera) captured on horses in the Pantanal, Brazil / A.T.M. Barros // Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro. – 2001. – Vol. 96, № 7. – P. 917–923.

Berger, W.H. Diversity of Planktonic Foraminifera in Deep Sea Sediments [Электронный ресурс] / W.H. Berger, F.L. Parker // Science. – 1970. – Vol. 168. – P. 1345–1347. – Режим доступа: http://www.nature.air.ru/biodiversity/book3_1_5.html.

Bequaert, J. Entomology Tabanidae / J. Bequaert // The African republic of Liberia and the Belgian Congo. – 1930. – № 2. – P. 858–971.

Böhm, M. Wild deer as a source of infection for livestock and humans in the UK [Электронный ресурс] / M. Böhm, P.C. White, J. Chambers et al. // Vet J. – 2007. – Vol. 174, № 2. – P. 260–276. – Режим доступа: <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2006.11.003>.

Bonhag, P.F. The skeleto-muscular mechanism of the head and abdomen of the adult horsefly (Diptera: Tabanidae) / P.F. Bonhag // Trans. Am. ent. Soc. – 1951. – Vol. 77. – P. 131–202.

Böse, R. Transmission of *Trypanosoma theileri* to cattle by Tabanidae [Электронный ресурс] / R. Böse, K.T. Friedhoff, S. Olbrich, G. Büscher, I. Domeyer // Parasitology Research volume. – 1987. – Vol. 73, № 5. – P. 421–424. – Режим доступа: <https://doi.org/10.1007/BF00538199>

Brown, B.V. Sampling Methods for Adult Flies (Diptera) [Электронный ресурс] / B.V. Brown // Measuring Arthropod Biodiversity. A Handbook of Sampling Methods. Cham, Springer, 2021. – P. 187–204. – Режим доступа: <https://doi.org/10.1007/978-3-030-53226-0>.

Cameron, A.E. The life-history and structure of *Haematopota pluvialis* Linneus (Tabanidae) / A.E Cameron // Trans. Roy. Soc. Edinburg. – 1934. – Vol. 58, №10. – P. 211–250.

Chandler, P.J. A dipterist's handbook (2nd edition) / P.J. Chandler // The Amateur Entomologists Society. – 2010. – Vol. 15. – 525 p.

Chvála, M. Immature stages of five European *Hybomitra* species of the *bimaculata* and *montana*-groups (Diptera, Tabanidae) / M. Chvála, J. Ježek // Folia parasit. (Praha). – 1969. – № 16. – P. 329–347.

Chvála, M. The horse flies of Europe (Diptera, Tabanidae) / M. Chvála, L. Lyneborg, J. Moucha. – The Entomological Society of Copenhagen, Copenhagen, 1972. – 508 p.

Courtney, G.W. Morphology and terminology of Diptera larvae / G.W. Courtney, B.J. Sinclair, R. Meier // Manual of Palaearctic Diptera, Science Herald, Budapest, 2000. – Vol. 1 – P. 85–162.

Delfinado, M. D. A catalog of the Diptera of the Oriental Region. Suborder Cyclorrhapha / M. D. Delfinado, D. E. Hardy // University Press of Hawaii. Honolulu. – 1977. – Vol.3. – P. 854.

Dirie, M.F. Zymogram and life-history studies on trypanosomes of the subgenus *Megatrypanum* [Электронный ресурс] /M.F. Dirie, S. Bornstein, K.R. Wallbanks, J.K. Stiles, D.H. Molyneux // Parasitol Res. – 1990 – 76(8). – P. 669–674. – Режим доступа: <https://doi.org/10.1007/BF00931085>.

Enderlein, G. Studien an blutsaugenden Insekten. Grundlagen eines neuen Systems der Tabaniden / G. Enderlein //Mitt. Zool. Mus. Berlin. – 1925. – Vol. 11, № 2. – P.255–409.

Espinasa, L. A new epigeal species of the genus *Anelpistina* (Insecta: Zygentoma: Nicoletiidea) from Sierra de El Abra, Taninul, Mexico / L. Espinasa, N.D. Bartolo, S. Sloat // European Journal of Taxonomy. – 2015. – № 156. – P. 1–7.

Falck, M. The Horse Flies (Diptera, Tabanidae) of Norway / M. Falck // Norwegian Journal of Entomology. – 2014. – Vol. 61 – P. 219–264.

Ganyukova, A.I. First record of *Trypanosoma theileri*-like flagellates in horseflies from Northwest Russia / A.I. Ganyukova, A.V. Zolotarev, M.N. Malysheva, A.O. Frolov // Protistology. – 2018. – Vol. 12, № 4. – P. 223–230. – Режим доступа: <https://doi.org/10.21685/1680-0826-2018-12-4-6>.

Hackman, W. The evolution and phylogenetic significance of the costal chaetotaxy in the Diptera / W. Hackman, R. Vaisanen // Ann. Zool. Fenn. – 1985. – Vol.22. – P. 169–3203.

Hart, C.A. On the entomology of the Illinois river and adjacent Waters / C.A. Hart // Bull. Illinois Lab. Nat. Hist. – 1895. – № 1. – P. 149–273.

Hayakava, H. Family Tabanidae (larvae and pupa) / H. Hayakava // An Illustrated Book of Aquatic Insects of Japan, 1985. – P. 357–363.

Hennig, W. Die sogenannten niederen Brachycera in Baltischen Bernstein (Diptera: Fam. Xylophagidae, Xylomyidae, Rhagionidae, Tabanidae) / W. Hennig // Stutt. Beitz. Naturk. – 1967. – № 174. – P. 1–51.

Hennig, W. Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera) / W. Hennig // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A (Biologie). – 1976. – Vol. 283. – P. 1–63.

Hiñe, J.S. Habits and life histories of some flies of family Tabanidae / J.S. Hiñe //il U.S.D.A. Bur. Ent. Tech. Ser. Bull. – 1906. – Vol. 12. – №2. – P. 19–38.

Ježek, J. Larvae and pupae of four European *Chrysops* species (Diptera, Tabanidae) / J. Ježek // Acta ent. bohemoslov. – 1970 – Vol. 67. – P. 375–383.

Ježek, J. Larvae and pupae of three European *Hybomitra* species (Diptera, Tabanidae) / J. Ježek // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1977a. – T. 39. – C. 191–207.

Ježek, J. Larvae and pupae of three European *Tabanus* species (Diptera, Tabanidae) / J. Ježek // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1977b. – T. 39. – C. 293–307.

Ježek, J. A pictorial key to the last instar larvae of some European Tabanidae (Diptera) / J. Ježek // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. – 1977c. – T. 39. – C. 555–557.

Ježek, J. Key to the instar larvae and pupae of some European Tabanidae (Diptera) / J. Ježek // Acta ent. bohemoslov. – 1977d. – T. 74. – C. 339–344.

Ježek, J. Order Diptera, family Tabanidae / J. Ježek, M. Tkoč, A. van Harten // Arthropod fauna of the UAE. – 2017. – Vol. 6. – P. 477–537.

Kostygov, A.Y. Development of two species of the *Trypanosoma theileri* complex in tabanids [Электронный ресурс] / A.Y. Kostygov, A.O. Frolov, M.N. Malysheva, A.I. Ganyukova, D. Drachko, V. Yurchenko, V.V. Agasoi // Parasites & Vectors volume 15, Article number: 95 (2022). – P. 1–16 – Режим доступа: <https://parasitesandvectors.biomedcentral.com/articles/10.1186/s13071-022-05212-y>

Krčmar, S. Ecological notes on *Tabanus bromius* (L.) and *Haematopota pluvialis* (L.), (Diptera: Tabanidae) of some food areas in Croatian sections of the river Danube / S. Krčmar // Journal of Vector Ecology. – 2004. – Vol. 29. – № 2. – P. 376–378.

Krčmar, S. Seasonal abundance of horse flies (Diptera: Tabanidae) from two locations in eastern Croatia / S. Krčmar // Journal of Vector Ecology. – 2005. – Vol. 30. – № 2. – P. 316–321.

Loew, H. Dipterenfaunas Sud-Afrikas / H. Loew. – Berlin, 1860. – P. 14–31.

Long, S.M. A novel protocol for generating intact, whole-head spider cephalothorax tissue sections / S.M. Long // Bio Techniques. – 2018. – № 64. – P. 163–164.

Mackerras, I. The classification and distribution of Tabanidae (Diptera). General review / I. Mackerras // Austral. J. Zool. – 1954. – Vol. 2. – № 3. – P. 431–454.

Mann, H.B. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other / H.B. Mann, D.R. Whitney // Annals of Mathematical Statistics. – 1947. – Vol. 18. – P. 50–60.

Martin, J. E. H. Collecting, preparing and preserving insects, mites and spiders. The insects and arachnids of Canada. Part 1. Research Branch Canada Department of Agriculture, Publication 1643 / J. E. H. Martin. – Ottawa: Biosystematics Research Institute, 1977. – 182 p.

McAlpine, J.F. Morphology and terminology adults / J.F. McAlpine // Manual of Nearctic Diptera. Agriculture Canada, Research Branch, 1981. – Vol. 1. – P. 9–63.

Merz, B. Morphology and terminology of adult Diptera (other than terminalia) / B. Merz, J.-P. Haenni // Manual of Palearctic Diptera, Science Herald, Budapest, 2000. – Vol. 1 – P. 21–52.

Mullens, B.A. Horse Flies and Deer Flies (Tabanidae). Chapter 16 / Bradley A. Mullens // Medical and veterinary entomology. – 3rd ed. – London, Academic Press, 2019. – P. 327–343.

Nagatomi, A. Classification of lower Brachycera (Diptera) / A. Nagatomi // J. Nat. History. – 1977. – Vol. 11, №3. – P. 321–335.

Nagatomi, A. Male genitalia of the lower Brachycera (Diptera) / A. Nagatomi // Beit. Ent., Berlin. – Vol. 34. – P. 99–157.

Oldroyd, H. The horse-flies (Diptera, Tabanidae) of the Ethiopian region / H. Oldroyd // British Mus. London. – 1954. – Vol. 1-3. – P. 111–114.

Oldroyd, H. Collecting, preserving and studying insects. Second edition / H. Oldroyd. – London: Hutchinson, 1970. – 336 p.

Philip, C. A catalog of the blood-sucking fly family Tabanidae (horseflies and deerflies) of the Nearctic Region North of Mexico / C. Philip // Amer. Midland Natur. – 1947. – Vol. 37. – № 2. – P. 257–324.

Rozkošný, R. Family Coenomyiidae / R. Rozkošný, A. Nagatomi / Manual of Palaearctic Diptera. Nematocera and Lower Brachycera. Vol. 2. Science Herald, Budapest, 1997. – P. 421–426.

Schauff, M.E. Collecting and preserving insects and mites: techniques and tools [Электронный ресурс] / M.E. Schauff. – Washington: Systematic entomology laboratory, USDA, 2002. – 68 p. – Режим доступа: <https://www.ars.usda.gov/ARSUserFiles/80420580/CollectingandPreservingInsectsandMites/collpres.pdf>.

Sinclair, B.J. Morphology and terminology of Diptera male genitalia / B.J. Sinclair // Manual of Palaearctic Diptera, Science Herald, Budapest, 2000. – Vol. 1 – P. 53–75.

Sinclair, B.J. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera / B.J. Sinclair, J.M. Cumming, D.M. Wood // Lower Brachycera. Ent. scand. – 1993. – Vol. 24, № 4 – P. 407–432.

Squitier, J.M. Deer flies, yellow flies and horse flies - Chrysops, Diachlorus, and Tabanus spp. [Электронный ресурс] / J.M. Squitier // UF/IFAS. Featured Creatures. – 2011. – Режим доступа: http://entomology.ifas.ufl.edu/creatures/livestock/deer_fly.htm.

Steyskal, G.C. Recent advances in the primary classification of the Diptera / G.C. Steyskal // Ent. Soc. Am. Ann. – 1974. – Vol. 67. – P. 513–517.

Stone, A.A catalog of the Diptera of America north of Mexico / A. Stone, W. Sabrosky, W.W. Wirth et al. – Washington, 1965. – 1696 p.

Stubbs, A.E. Dipterists Forum Starter Pack [Электронный ресурс] / A.E. Stubbs. – Huntingdon : Biological Records Centre, 2003. – 89 p. – Режим доступа: <http://nora.nerc.ac.uk/id/eprint/9536/1/N009536BK.pdf>.

Stuckenberg, B.R. The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera) / B.R. Stuckenberg // Ann. Natal Mus. – 1973. – Vol. 21, № 3. – P.649–673.

Tärnvik, A. WHO Guidelines on Tularaemia / Arne Tärnvik. – France : World Health Organization, 2007. – 115 p.

Teskey, H.J. Larvae and pupae of some eastern North American Tabanidae (Diptera) / H.J. Teskey // The Memoirs of the Entomological Society of Canada. – 1969. – Vol. 63. – P. 1–147.

Thompson, P.H. Collecting methods for Tabanidae (Diptera) / P.H. Thompson // Annals of the Entomological Society of America. – 1969. – № 62. – P. 50–57.

Thorsteinson, A.J. The orientation behavior of horse flies and deer fliers (Tabanidae, Diptera) / A.J. Thorsteinson, G.K. Bracken, W. Hanec // Entomon. exp. et apl. – 1965. – Vol. 8. – P. 189–192.

Trojan, P. Tabanidae Slepaki (Insecta: Diptera) / P. Trojan. – Warszawa: Polska Akademia Nauk, Instytut Zoologii, 1979. – 308 p.

Wood, D.M. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera. The ground plan // Proceedings of the Second International Congress of Dipterology. The Hague, 1991. – P. 255–284.

Woodley, N.E. Phylogeny of the Diptera / N.E. Woodley, A. Borkent, T.A. Wheeler // Manual of Central American Diptera, NRC Research Press, Ottawa, ON, 2009. – P. 79–94.

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. 1–17.

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», 2012a. – 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»*. – 2018a. – 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.

Приложение 1 Климатические и ландшафтно-гидрологические особенности Псковской области

Таблица 1 – Среднемесячная температура воздуха (t, °C) по данным метеостанций Псковской области за период с 2010 по 2021 г.

Метеостанция	Месяцы												Итого среднегодовая t (°C)
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Гдов	-5.35	-2.33	-1.12	5.02	12.12	16.34	15.64	16.79	12.57	6.15	2.04	-0.56	6.44
Псков	-4.91	-4.51	-0.92	5.99	12.86	16.99	18.27	16.85	12.55	6.28	2.39	-0.60	6.77
Струги-Красные	-5.58	-6.12	-3.14	1.98	8.30	12.73	14.52	13.05	9.41	4.73	0.62	-2.21	4.02
Дно	-5.54	-4.46	-0.69	5.58	12.30	16.04	17.73	16.00	11.66	5.59	1.62	-1.19	6.22
Великие Луки	-5.61	-4.15	-0.11	6.35	13.24	16.95	16.91	16.30	13.37	9.47	1.63	-1.29	6.92
Опочка	-5.32	-4.15	-0.54	5.42	12.10	15.75	17.31	15.86	11.63	5.70	1.96	-0.91	6.23
Сушево	-3.32	-3.11	0.49	5.67	11.91	16.40	16.64	16.30	12.38	7.01	1.90	-0.88	6.78
Пушкинские Горы	-5.20	-3.65	0.12	6.41	13.07	16.60	18.14	16.88	12.44	6.18	1.96	-1.02	6.83

Таблица 2 – Среднемесячная относительная влажность воздуха (U, %) по данным метеостанций Псковской области за период с 2010 по 2021 г.

Метеостанция	Месяцы												Итого среднегодовая U (%)
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Гдов	88.94	87.30	76.79	69.25	65.75	70.62	77.63	78.68	82.25	86.20	90.07	90.65	80.34
Псков	87.76	83.74	74.41	66.71	63.50	67.48	74.14	76.97	82.09	85.82	89.20	88.66	78.37
Струги-Красные	92.69	90.48	83.81	82.40	81.99	85.03	88.62	91.19	92.29	92.85	94.40	94.29	89.17
Дно	86.94	82.70	74.20	67.78	67.84	72.61	78.07	80.76	84.73	85.99	88.73	88.03	79.86
Великие Луки	88.46	83.64	74.19	67.07	68.16	71.24	79.20	80.32	81.91	86.54	89.67	90.11	80.04
Опочка	88.34	84.43	75.36	69.46	69.86	74.21	79.54	82.09	85.48	86.77	90.05	89.24	81.24
Сушево	90.53	86.39	75.93	67.26	67.82	73.98	82.37	82.17	85.09	87.72	91.16	92.59	81.92
Пушкинские Горы	86.52	82.38	71.68	64.55	65.89	71.32	77.54	79.17	83.31	85.22	89.27	88.43	78.77

Таблица 3 – Среднемесячная сумма осадков (мм) по данным метеостанций Псковской области за период с 2011 по 2020 г.

Метеостанция	Месяцы												Итого средне- годовая (мм)
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Гдов	69.90	81.13	53.57	79.27	104.67	128.21	130.16	202.20	115.89	129.07	103.11	108.51	1305.7
Псков	71.86	55.90	57.28	75.93	79.03	100.72	130.37	128.18	107.22	100.06	99.22	78.77	1084.54
Струги-Красные	32.98	59.53	51.43	42.05	55.50	57.90	63.03	67.52	56.02	66.42	54.14	36.32	642.84
Дно	56.05	44.97	39.29	45.79	65.28	78.71	103.34	92.63	65.75	83.85	85.59	63.09	824.34
Великие Луки	70.97	44.52	52.48	64.02	105.01	117.39	222.50	159.40	98.60	144.80	96.81	95.04	1271.54
Опочка	83.41	58.58	51.11	61.55	92.38	108.46	140.57	120.43	89.00	105.71	88.16	83.39	1082.75
Сушево	63.55	45.75	40.18	34.97	129.73	91.70	126.83	124.93	102.05	100.83	117.28	81.43	1059.2
Пушкинские Горы	85.51	61.07	54.14	74.56	117.24	120.64	149.18	174.13	103.75	133.52	112.87	91.70	1278.31

Таблица 4 – Критерии выделения гидроландшафтов на территории Псковской области

№	Критерии	Гидроландшафты							
		Равнинно-пойменно-междуречный	Низменно-болотный	Возвышенно-холмисто-озерно-речной	Равнинно-болотно-междуречный	Равнинно-междуречный	Низменно-болотно-речной	Равнинно-озерно-зандровый	Возвышенно-холмистый
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Рельеф	волнисто-сглаженный	волнисто-сглаженный переувлажнённый	холмисто-котловинный	волнисто-сглаженный увлажнённый	волнисто-сглаженный	волнисто-сглаженный переувлажнённый	холмисто-волнистый	волнисто-сглаженный
2	Подстилающие грунты	валунные суглинки, глины и пески	пески, торф, валунные суглинки и глины	валунные суглинки, глины и пески с краевыми ледниковыми образованиями	суглинки, глины, пески и торф	валунные суглинки, глины и пески	пески, торф, валунные суглинки и глины	валунные суглинки, глины и пески с краевыми ледниковыми образованиями	валунные суглинки, глины и пески

Таблица 4 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
3	Почвы	пойменные дерновые и слабоподзолистые	болотные торфяные и дерново-подзолисто-глеевые	слабоподзолисты, дерново-слабо- и среднеподзолистые	дерново-слабоподзолистые и болотные торфяные	дерново-слабоподзолистые	дерново-глеевые и дерново-подзолисто-глеевые	слабоподзолисты, дерново-слабо- и среднеподзолистые	слабоподзолисты, дерново-слабо- и среднеподзолистые
4	Типы растительного покрова	берёзовые, берёзо-осиновые, сосновые зеленомошные леса и верховые болота	сосновые долгомошные и сфагновые леса, верховые и переходные болота	осиновые, берёзовые, сероольшанниковые, дубравные травяные леса и с/х земли	с/х земли и верховые болота	осиновые, берёзово-дубравные травяные леса и с/х земли	сосновые зеленомошные леса и с/х земли	осиновые, берёзовые, сероольшанниковые, дубравные травяные леса и с/х земли	сосновые зеленомошные леса и с/х земли

Таблица 4 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
5	Тип увлажнения почв	нормальное увлажнение	постоянное избыточное увлажнение	нормальное и пойменный режим увлажнения	избыточное увлажнение поверхностно- почвенным и водами и нормальное увлажнение	нормальное увлажнение	периодическое длительное избыточное и нормальное увлажнение	нормальное или кратковременно избыточное увлажнение	нормальное или кратковременно избыточное увлажнение
6	Подземные воды	водообильные и сильно водообильные горизонты	слабо обводнённые, умеренно и сильно водообильные горизонты	слабо обводнённые, умеренно и сильно водообильные горизонты	слабо обводнённые, умеренно и сильно водообильные горизонты	необеспеченные, слабо, умеренно водообильные горизонты	слабо обводнённые, умеренно и сильно водообильные горизонты	слабо обводнённые, умеренно и сильно водообильные горизонты	слабо обводнённые и умеренно водообильные горизонты
7	Озёрность	площадь озёр от 0.1% до 2%	площадь озёр от 0.1% до 2%	площадь озёр от 1% до более 8%	площадь озёр от 0.1% до 2%	площадь озёр от 0.1% до 0.5%	площадь озёр от 1% до 4%	площадь озёр от 1% до более 8%	площадь озёр от 0.1% до 0.5%

Таблица 5 – Ландшафты и гидроландшафты Псковской области

	Название ландшафта	Часть области	Тип гидроландшафта	Гидрообъекты	Районы	Мезоклимат	Доля занимаемой территории	Типичный биотоп
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Плюсский	Северная	Равнинно-пойменно-междуречный	Бассейн реки Плюсса	Плюсский Гдовский	Северо-западный Северо-восточный	3600 кв. км	Берег реки Березняк травяной Сосняк зеленомошный
2	Прилужский	Северная	Низменно-болотный	Псковско-Чудское озеро	Гдовский Псковский Плюсский Порховский Струго-Красненский	Северо-западный Северо-восточный Восточный	4837.5 кв. км	Берег озера, реки Сосновые долгомошные и сфагновые леса Березняки травяные Суходольный луг
3	Лужский	Северная	Возвышенно-холмисто-озерно-речной	Истоки рек Псковско-Чудского и Ильменьского бассейнов	Струго-Красненский	Северо-восточный	2250 кв. км	Берег озера, реки Суходольный луг

Таблица 5 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9
4	Великорецкий	Центральная	Равнинно-болотно-междуречный	Бассейн реки Великой, Черёхи	Псковский Палкинский Островский Порховский	Северо-западный Восточный Центральный	7537.5 кв. км	Берег реки Суходольный луг
5	Печорский	Западная	Возвышенно-холмистый	Отсутствуют реки и водоёмы	Печорский	Центральный	1125 кв. км	Сосняк зеленомошный Суходольный луг
6	Судомский	Центральная	Возвышенно-холмисто-озерно-речной	Истоки рек Черёха, Судома, Сороть	Дедовический Порховский Новоржевский Островский	Восточный	2475 кв. км	Берег озера, реки Суходольный луг
7	Шелоньский	Восточная	Равнинно-междуречный	Бассейн реки Шелонь	Дновский Порховский Дедовический	Восточный	2925 кв. км	Берег реки Суходольный луг
8	Соротский	Центральная	Низменно-болотно-речной	Река Сороть	Новоржевский Бежаницкий	Центральный	1912.5 кв. км	Берёзово-дубравные травяные леса Суходольный луг Берег озера

Таблица 5 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9
9	Красногородский	Западная	Низменно-болотный	Притоки реки Великой- р. Синяя и р. Исса	Опочецкий Красногородский	Центральный	3037.5 кв. км	Берег реки Сосняк долгомошный
10	Полистовский	Восточная	Низменно-болотный	Истоки рек Ильменского бассейна	Великолукский Локнянский Бежаницкий Дедовический	Восточный Центральный	5400 кв. км	Еловые долгомошные и сфагновые леса Переходное болото
11	Бежаницко-Вязовский	Южная	Возвышенно-холмисто-озерно-речной	Истоки рек Великая, Ловать, Дрисса	Новосокольнический Великолукский Опочецкий Пустошкинский Локнянский	Южный	7650 кв. км	Берег озера, реки Мелколиственный лес Суходольный луг
12	Себежско-Невельский	Южный	Равнинно-озерно-зандровый	Истоки бассейна реки Западной Двина	Великолукский Пустошкинский Себежский Невельский Усвятский Куньинский	Южный	10125 кв. км	Берег озера, реки Суходольный луг

Примечание. «—» — нет данных.

Таблица 6 – Места проведения сборов слепней на территории Псковской области (схема сборов).

Район исследований	Населённый пункт или точка привязки	Тип биотопа	Координаты точки сборов	Годы наблюдений/ сборов	Месяцы сборов
1	2	3	4	5	6
Наблюдения на модельном участке (сборы имаго)					
Струго-Красненский р-н	д. Молоди	низинный луг	58°02'19"N, 28°70'34"E	2011, 2012, 2013, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	май–август (ежедекадно)
		берёзовый травяной лес	58°02'14"N, 28°69'68"E	2012, 2013, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	май–август (ежедекадно)
		низинный берег реки	58°01'59"N, 28°68'53"E	2012, 2017, 2018, 2019	май–август (ежедекадно)
Наблюдения на модельном участке (сборы личинок и куколок)					
Струго-Красненский р-н	д. Молоди	переувлажнённые участки низинного луга	58°02'19"N, 28°70'34"E (*)	2011, 2012 2018, 2019	июнь, июль, август май
				берег непроточного эвтрофного водоёма в берёзовом травяном лесу	58°01'32"N, 28°41'59"E (*)
		2012	июнь, июль, август		
		2013	июнь		
				2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020	май

Таблица 6 – Продолжение

1	2	3	4	5	6
Наблюдения на модельном участке (сборы личинок и куколок)					
Струго-Красненский р-н	д. Молоди	мелиоративная канава низинного луга	58°01'18"N, 28°41'55"E (*)	2011 2018, 2019	июнь, июль, август май
		низинный берег реки	58°00'58"N, 28°41'18"E (*)	2017, 2018, 2019, 2020	май
		придорожная канава с ивовыми кустарниковыми зарослями	58°02'56"N, 28°70'00"E (*)	2018, 2019, 2020	май
	д. Палицы	низинный берег реки	58°02'80"N, 28°65'37"E (*)	2018, 2019, 2020	май
Пункты повторяющихся сборов					
Гдовский р-н	д. Горка	суходольный луг	58°33'85"N, 27°82'97"E	2018, 2019, 2020	июнь, июль
	д. Ремда	суходольный луг	58°29'48"N, 27°72'93"E	2019, 2020	июнь, июль
	д. Ореховцы	сосновые долгомошные леса	58°43'90"N, 27°94'23"E	2018, 2019, 2020	июнь, июль
	д. Луги	сосновые долгомошные леса	58°75'49"N, 27°99'29"E	2019, 2020	июнь, июль
	д. Юшкино	суходольный луг	58°64'52"N, 27°87'02"E	2019, 2020	июнь, июль
	оз. Ужинское	берег проточного эвтрофного озера	58°44'12"N, 28°00'65"E	2019, 2020	июнь, июль
	д. Глушь	суходольный луг	58°33'54"N, 28°13'30"E	2019, 2020	июнь, июль
	д. Пнево	песчано-галечный берег Тёплого озера	58°22'89"N, 27°51'96"E (*)	2011 2012	май май, сентябрь
	д. Путьково	заиленный песчаный берег Тёплого озера	58°22'32"N, 27°50'28"E (*)	2011 2012	май май, сентябрь

Таблица 6 – Продолжение

1	2	3	4	5	6
Пункты повторяющихся сборов					
Псковский р-н	д. Верхние Галковичи	суходольный луг	57° 88'56"N, 28°35'11"E	2012, 2013	июнь
		берег водоотводной канавы вдоль автомагистрали	57°88'88"N, 28°34'27"E (*)	2012, 2013	май
	д. Горнево	низинное осоковое болото	57°79'79"N, 28°44'46"E (*)	2019, 2020	май, июнь
Печорский р-н	г. Печоры, ул. Заводская	низинное травяное болото	57°81'79"N, 27°66'44"E	2019, 2020	июнь
	оз. Утецкое вблизи д. Горохово	берег проточного эвтрофного озера	57°74'79"N, 27°74'50"E	2019, 2020	июнь
Дновский р- н	д. Скново, р. Полонка	низинный берег реки	57°77'45"N, 29°97'15"E	2019, 2020	июнь
	д. Полонное	низинное травяное болото	57°78'05"N, 29°63'31"E	2019, 2020	июнь
Порховский р-н	д. Болоты	низинное травяное болото	57°71'90"N, 29°24'92"E	2019, 2020	июнь, июль
	д. Боровичи	суходольный луг	57°95'35"N, 29°64'41"E	2019, 2020	июнь, июль
Островский р-н	д. Грызавино	суходольный луг	57°32'14"N, 28°31'04"E	2018, 2019	июнь
		мелиоративная канава на суходольном лугу	57°32'14"N, 28°31'04"E (*)	2018, 2019	май
	д. Юршино	суходольный луг	57°20'22"N, 28°46'37"E	2018, 2019	июнь

Таблица 6 – Продолжение

1	2	3	4	5	6
Пункты повторяющихся сборов					
Пушкиногорский р-н	с. Тригорское	берег проточного озера	57°05'69"N, 28°87'04"E	2018, 2019	июль
	с. Михайловское	суходольный луг	57°06'06"N, 28°92'55"E	2018, 2019	июль
	с. Петровское	берёзовый дубравнотравяной лес	57°07'70"N, 28°94'61"E	2018, 2019	июль
Новоржевский р-н	пос. Новоржев	берег проточного озера	57°03'83"N, 29°31'76"E	2019, 2020	июнь, июль
	д. Кисляково	суходольный луг	57°05'05"N, 29°31'83"E	2019, 2020	июнь, июль
Локнянский р-н	д. Усадьба	еловые долгомошные леса	57°03'46"N, 30°60'20"E	2018, 2019	июль
	д. Гоголёво	еловые долгомошные леса	57°00'24"N, 30°56'35"E	2018, 2019	июль
	д. Сосново	еловые долгомошные леса	57°00'24"N, 30°49'49"E	2018, 2019	июль
Опочецкий р-н	д. Звоны	низинное травяное болото	56°62'03"N, 28°82'49"E	2019, 2020	июнь, июль
Себежский р-н	с. Аннинское	берег проточного эвтрофного озера	56°19'87"N, 28°69'89"E	2019, 2020	июнь, июль, август
		суходольный луг	56°20'52"N, 28°64'39"E	2019, 2020	июнь, июль, август
		берег проточного эвтрофного озера	56°20'64"N, 28°70'40"E (*)	2018, 2019, 2020	август
Пустошкинский р-н	д. Рудо	берег проточного эвтрофного озера	56°14'92"N, 29°29'90"E	2019, 2020	июнь, июль
	д. Пустошка	низинное травяное болото	56°35'15"N, 29°33'36"E	2019, 2020	июнь, июль
Невельский р-н	г. Невель, ручей Синий	низинное травяное болото	56°07'34"N, 29°82'26"E	2019, 2020	июнь, июль

Таблица 6 – Окончание

1	2	3	4	5	6
Пункты одноразовых сборов					
Гдовский р-н	д. Низовицы	низинный берег реки	58°37'16"N, 27°85'91"E (*)	2018	июнь
Псковский р-н	г. Псков, микрор- н Орлецы	низинный берег медленнотекущей р. Мирожка	57°78'41"N, 28°33'31"E (*)	2019	май, июнь
Палкинский р-н	д. Палкино	берег проточного эвтрофного оз. Смолинское	57°53'92"N, 28°00'62"E (*)	2019	май
	д. Сысоево	низинное гипновое болото	57°53'30"N, 28°02'99"E (*)	2019	май
Пушкиногорский р-н	д. Загосье	суходольный луг	56°97'93"N, 29°00'84"E	2018	июль
Новоржевский р-н	д. Орша	суходольный луг	57°05'05"N, 29°31'83"E	2018	июнь
	д. Вехно	берег проточного озера	57°07'28"N, 29°19'66"E	2018	июнь
Опочецкий р-н	г. Опочка	низинное травяное болото	56°32'90"N, 28°57'72"E	2019	июнь
		низинный берег реки	56°68'28"N, 28°63'16"E	2019	июнь
Себежский р-н	д. Демихово	берег проточного эвтрофного озера	56°30'20"N, 29°07'41"E	2019	июнь
	д. Мальково	берег проточного эвтрофного озера	56°29'08"N, 28°58'47"E	2019	июнь
Пустошкинский р-н	д. Алоль	низинное травяное болото	56°46'47"N, 29°10'01"E	2019	июнь
Невельский р-н	г. Невель	берег проточного эвтрофного озера	56°04'05"N, 29°93'83"E	2019	июнь
	д. Усть-Долысы	низинное травяное болото	56°20'40"N, 29°58'88"E	2019	июнь

Примечание. (*) – место сбора личинок и куколок.



А



Г



Б



Д



В



Е

Рисунок 1 – Места сбора материала в окрестностях д. Молоди. А – стоячий водоём эвтрофного типа (биотоп 1), Б – низинный луг (биотоп 2), В – заброшенная мелиоративная канава (биотоп 3), Г – берег р. Пскова (биотоп 4), Д – придорожная канава (биотоп 5), Е – суходольный луг вблизи р. Пскова (биотоп 6).

Приложение 2 Особенности фауны слепней Псковской области.

Таблица 1 – Распределение слепней Псковской области по типам ареалов (типологизация по: Медведев, 2009)

Вид	Тип ареала			Кол-во особей (экз.)	ИД, %
	Зоогеографический	Географический	Ландшафтно-зональный		
1	2	3	4	5	6
<i>Atylotus f. fulvus</i> (Mg., 1820)	Западно-центральнопалеарктический	Европейско-азиатско-североафриканский	Неморальный	17	0.07
<i>A. rusticus</i> (L.,1767)	Западно-центральнопалеарктический	Европейско-западносибирский	Лесостепной	14	0.06
<i>Chrysops c. caecutiens</i> (L.,1758)	Западно-центральнопалеарктический	Европейско-сибирский	Таёжно-неморальный	560	2.23
<i>C. divaricatus</i> (L.,1758)	Транспалеарктический	Европейско-азиатский	Таёжный	53	0.21
<i>C. nigripes</i> (Ztt.,1838)	Голарктический	Европейско-азиатско-североамериканский	Таёжный	8	0.03
<i>C. relictus</i> (Mg.,1820)	Транспалеарктический	Европейско-сибирский	Лесостепной	31	0.12
<i>C. viduatus</i> (F.,1794)	Западно-центральнопалеарктический	Европейско-западносибирский	Неморальный	777	3.09
<i>Haematopota crassicornis</i> (Wahlb.,1848)	Западно-центральнопалеарктический	Европейско-западносибирский	Неморальный	55	0.22
<i>H. italica</i> (Mg.,1804)	Западнопалеарктический	Европейский	Неморальный	27	0.11
<i>H. p. pluvialis</i> (L.,1758)	Западно-центральнопалеарктический	Европейско-сибирский	Неморальный	3921	15.58

Таблица 1 – Продолжение

1	2	3	4	5	6
<i>Haematopota subcylindrica</i> (Pand.,1883)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско-сибирский	Лесостепной	1273	5.06
<i>Heptatoma p. pellucens</i> (F.,1776)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско- западносибирский	Неморальный	197	0.78
<i>Hybomitra arpadi</i> (Szil.,1923)	Голарктический	Европейско-азиатско- североамериканский	Таёжный	284	1.13
<i>H. auripila</i> (Mg.,1820)	Западнопалеарктический	Европейский	Лесной монтанный	12	0.05
<i>H. bimaculata</i> (Macq.,1826)	Транспалеарктический	Европейско-азиатский	Таёжно-неморальный	8038	31.94
<i>H. ciureai</i> (Ség.,1937)	Транспалеарктический	Европейско-сибирский	Лесостепной	496	1.97
<i>H. d. distinguenda</i> (Verr.,1909)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско-сибирский	Неморальный	691	2.75
<i>H. kaurii</i> (Chv. et Lyn.,1970)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско-сибирский	Таёжно-неморальный	98	0.39
<i>H. lapponica</i> (Wahlb.,1848)	Голарктический	Европейско-азиатско- североамериканский	Таёжный	17	0.07
<i>H. lundbecki</i> (Lyn.,1959)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско-сибирский	Таёжно-неморальный	1362	5.41
<i>H. lurida</i> (Fll.,1817)	Голарктический	Европейско-азиатско- североамериканский	Таёжно-неморальный	264	1.05
<i>H. m. montana</i> (Mg.,1820)	Транспалеарктический	Европейско-азиатский	Таёжно-неморальный	16	0.06

Таблица 1 – Окончание

1	2	3	4	5	6
<i>H. muehlfeldi</i> (Br.,1880)	Транспалеарктический	Европейско-азиатский	Таёжно-неморальный	2807	11.16
<i>H. nigricornis</i> (Ztt.,1842)	Транспалеарктический	Европейско-азиатский	Таёжный	1	0.004
<i>H. nitidifrons confiformis</i> (Chv. et M.,1971)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско-сибирский	Таёжно-неморальный	999	3.97
<i>H. tarandina</i> (L.,1758)	Транспалеарктический	Европейско-азиатский	Таёжный	153	0.61
<i>Tabanus a. autumnalis</i> (L.,1762)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско- западносибирский	Лесостепной	3	0.01
<i>T. bovinus</i> (L.,1758)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско-сибирский	Неморальный	81	0.32
<i>T. bromius</i> (L.,1761)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско- западносибирский	Лесостепной	1344	5.34
<i>T. cordiger</i> (Mg.,1820)	Западнопалеарктический	Европейский	Неморальный	7	0.03
<i>T. glaucopis</i> (Mg.,1820)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско-сибирский	Неморальный	1	0.004
<i>T. maculicornis</i> (Ztt.,1842)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско- западносибирский	Неморальный	1504	5.98
<i>T. m. miki</i> (Br.,1880)	Западно- центральнопалеарктический	Европейско-азиатский	Неморальный	10	0.04
<i>T. s. sudeticus</i> (Zell.,1843)	Западнопалеарктический	Европейский	Неморальный	41	0.16

Таблица 2 – Степень обилия слепней на территории Северо-Запада России

<i>Вид</i>	Исковская обл. (Медведев, Матов, 1990 / Агасой и др., 2020)	Ленинградская обл. (Весёлкин, Костенко, 1982)	Новгородская обл. (Весёлкин, Константинов, 1988 / Фёдорова, 2001)	Вологодская обл. (Разнообразие ..., 2008)	Архангельская обл. (Четверикова, 2010)	Мурманская обл. (Соловей, Лиходед, 1966)	Ненецкий А.О. Коми (Пестов, Долгин, 2013)	Карелия (Лутта, 1970)
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Таёжный								
<i>Chrysops divaricatus</i> (L.,1758)	рд / рд	+	рд / рд	рд	мнч	0	млч	млч
<i>Ch. nigripes</i> (Ztt.,1838)	ед / ед	рд	рд / 0	мнч	рд	0	мнч	млч
<i>Hybomitra aequetincta</i> (Becker, 1900)	0	0	0 / 0	0	0	0	рд	0
<i>H. arpadi</i> (Szil.,1923)	млч / млч	мс	мнч / 0	рд	мс	+	мс	мс
<i>H. austuta</i> (Osten Sacken,1876) = <i>H. polaris</i> (Frey, 1915)	0	0	0 / 0	0	мс	0	ед	рд
<i>H. lapponica</i> (Wahlb.,1848)	ед / ед	мс	млч / рд	рд	млч	0	млч	мнч
<i>H. nigricornis</i> (Ztt.,1842)	ед / ед	+	рд / 0	рд	млч	0	млч	млч
<i>H. sexfasciata</i> (Hine, 1923)	0	0	0 / 0	0	0	0	мнч	
<i>H. tarandina</i> (L.,1758)	рд / млч	мнч	рд / рд	мнч	мнч	0	мнч	мнч
Таёжно-неморальный								
<i>Atylotus p. plebejus</i> (Flln., 1817)*	+	+	0 / 0	0	0	0	рд	рд

Таблица 2 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Таёжно-неморальный								
<i>Atylotus sublanaticornis</i> (Ztt, 1842)*	+	+	0 / 0	0	0	0	рд	рд
<i>Chrysops c. caecutiens</i> (L.,1758)	рд / мнч	млч	млч / рд	мс	мнч	0	мнч	мнч
<i>Hybomitra bimaculata</i> (Macq.,1826)	мс / мс	мс	мс / мнч	мс	мс	0	мс	мс
<i>H. kaurii</i> (Chv. et Lyn.,1970)	ед / рд	млч	млч / 0	ед	мнч	+	млч	млч
<i>H. lundbecki</i> (Lyn.,1959)	мнч / мнч	мс	мс / млч	рд	мс	+	мс	мс
<i>H. lurida</i> (Fll.,1817)	млч / млч	мнч	рд / рд	рд	мс	+	млч	млч
<i>H. m. montana</i> (Mg.,1820)	ед / ед	млч	млч / 0	рд	0	0	мнч	мнч
<i>H. muehlfeldi</i> (Br.,1880)	мс / мс	млч	мнч / 0	мс	мс	0	мнч	млч
<i>H. nitidifrons confiformis</i> (Chv. et M.,1971)	мнч / мнч	мнч	млч / млч	рд	мс	+	мнч	мнч
Неморальный								
<i>Atylotus f. fulvus</i> (Mg., 1820)	ед / ед	рд	рд / рд	рд	рд	0	млч	млч
<i>Chrysops sepulcralis</i> (F., 1794)	+	рд	рд / 0	ед	ед	0	мнч	рд
<i>Ch. viduatus</i> (F.,1794)	мнч / мнч	рд	млч / рд	мс	0	0	млч	млч
<i>Silvius vituli</i> (F., 1805)	0	0	0 / 0	ед	0	0	рд	0
<i>Haematopota crassicornis</i> (Wahlb.,1848)	млч / рд	мнч	млч / мс	ед	0	0	млч	рд
<i>H. italica</i> (Mg.,1804)	мс / рд	+	рд / 0	рд	0	0	рд	рд
<i>H. p. pluvialis</i> (L.,1758)	мс / мс	мс	мс / мнч	мс	мс	+	мс	мс
<i>Heptatoma p. pellucens</i> (F.,1776)	рд / млч	рд	рд / 0	рд	ед	0	млч	рд
<i>Hybomitra d. distinguenda</i> (Verr.,1909)	млч / мнч	рд	мнч / рд	рд	рд	0	млч	млч

Таблица 2 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Неморальный								
<i>Tabanus bovinus</i> (L.,1758)	млч / рд	рд	млч / рд	мнч	ед	0	мнч	рд
<i>T. cordiger</i> (Mg.,1820)	ед / ед	млч	рд / 0	рд	ед	0	рд	рд
<i>T. glaucopis</i> (Mg.,1820)	ед / ед	+	рд / 0	0	0	0	ед	рд
<i>T. maculicornis</i> (Ztt.,1842)	мнч / мнч	мнч	мс / мнч	мнч	мс	0	мнч	мс
<i>T. m. miki</i> (Br.,1880)	млч / ед	+	рд / рд	рд	0	0	ед	рд
<i>T. s. sudeticus</i> (Zell.,1843)	ед / рд	рд	рд / 0	0	0	0	0	0
Лесной монтанный								
<i>Hybomitra auripila</i> (Mg.,1820)	0 / ед	0	0 / 0	0	0	0	0	0
Лесостепной								
<i>Atylotus rusticus</i> (L.,1767)	ед / ед	+	рд / рд	0	0	0	млч	рд
<i>Chrysops concavus</i> (Lw, 1858)	0	0	0 / 0	рд	0	0	млч	
<i>Ch. relictus</i> (Mg.,1820)	рд / рд	+	млч / млч	мнч	мнч	+	млч	рд
<i>Ch. rufipes</i> (Mg., 1820)*	ед / 0	+	0 / 0	0	0	0	0	рд
<i>Haematopota subcylindrica</i> (Pand.,1883)	рд / мнч	+	0 / 0	мнч	0	0	млч	рд
<i>Hybomitra ciureai</i> (Ség.,1937)	мнч / млч	рд	мнч / рд	рд	рд	0	мнч	мнч
<i>Tabanus a. autumnalis</i> (L.,1762)	ед / ед	0	0 / рд	0	0	0	0	0
<i>T. bromius</i> (L.,1761)	мнч / мнч	мнч	мс / мс	мс	мнч	0	млч	мс

Примечание. Мс – массовый вид, мнч – многочисленный, млч – малочисленный, рд – редкий, + – данных по степени обилия вида в литературе отсутствуют, указано лишь наличие вида, 0 – отсутствующий вид, * – виды некровососущих слепней.

Таблица 3 – Июньская фауна слепней различных частей Псковской области (количество особей / индекс доминирования, %)

Вид	Части Псковской области								
	Северная	Северо-западная	Северо-восточная	Западная	Центральная	Восточная	Юго-западная	Юго-восточная	Южная
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Таёжные									
<i>Chrysops divaricatus</i>	8 / 0.46	–	–	–	12 / 1.33	–	2 / 0.16	1 / 0.06	1 / 0.14
<i>Ch. nigripes</i>	–	–	–	–	–	–	–	5 / 0.28	–
<i>Hybomitra arpadi</i>	114 / 6.60	2 / 0.45	2 / 1.83	56 / 12.25	3 / 0.33	10 / 1.12	13 / 1.04	155 / 8.53	9 / 1.26
<i>H. lapponica</i>	4 / 0.23	–	–	–	–	–	–	33 / 1.82	–
<i>H. nigricornis</i>	–	–	–	–	–	–	–	1 / 0.06	–
<i>H. tarandina</i>	41 / 2.37	–	13 / 11.93	5 / 1.09	2 / 0.22	5 / 0.56	8 / 0.64	25 / 1.38	1 / 0.14
Таёжно-неморальные									
<i>Chrysops c. caecutiens</i>	119 / 6.89	1 / 0.22	–	1 / 0.22	2 / 0.22	15 / 1.68	1 / 0.08	9 / 0.49	–
<i>Hybomitra bimaculata</i>	634 / 36.71	247 / 55.13	27 / 24.77	169 / 36.98	611 / 67.89	286 / 32.09	777 / 61.91	447 / 24.59	387 / 54.35
<i>H. kaurii</i>	14 / 0.81	–	–	2 / 0.44	1 / 0.11	–	3 / 0.24	210 / 11.55	–
<i>H. l. lundbecki</i>	137 / 7.93	6 / 1.34	18 / 16.51	54 / 11.82	32 / 3.56	18 / 2.02	136 / 10.84	33 / 1.82	87 / 12.22
<i>H. lurida</i>	2 / 0.12	1 / 0.22	2 / 1.83	–	–	25 / 2.81	3 / 0.24	26 / 1.43	–
<i>H. m. montana</i>	–	3 / 0.67	–	–	–	3 / 0.34	–	7 / 0.39	–

Таблица 3 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>H. muehlfeldi</i>	326 / 18.88	105 / 23.44	–	104 / 22.76	141 / 15.67	117 / 13.13	153 / 12.19	678 / 37.29	132 / 18.54
<i>H. nitidifrons confiformis</i>	79 / 4.57	13 / 2.90	45 / 41.28	9 / 1.97	20 / 2.22	36 / 4.04	81 / 6.45	26 / 1.43	30 / 4.21
Неморальные									
<i>Chrysops viduatus</i>	114 / 6.60	9 / 2.01	–	4 / 0.88	9 / 1.00	41 / 4.60	3 / 0.24	25 / 1.38	1 / 0.14
<i>Haematopota crassicornis</i>	1 / 0.58	6 / 1.34	1 / 0.92	2 / 0.44	–	2 / 0.22	1 / 0.08	25 / 1.38	1 / 0.14
<i>H. italica</i>	–	–	–	–	1 / 0.11	–	–	–	–
<i>H. p. pluvialis</i>	–	5 / 1.12	–	–	–	117 / 13.13	–	–	–
<i>Heptatoma p. pellucens</i>	35 / 2.03	–	–	1 / 0.22	11 / 1.22		2 / 0.16	2 / 0.11	–
<i>Hybomitra d. distinguenda</i>	29 / 1.68	18 / 4.01	–	3 / 0.66	4 / 0.44	4 / 0.45	16 / 1.27	33 / 1.82	13 / 1.83
<i>Tabanus bovinus</i>	1 / 0.06	–	–	2 / 0.44	3 / 0.33	18 / 2.02	1 / 0.08	25 / 1.38	–
<i>T. maculicornis</i>	48 / 2.78	4 / 0.89	1 / 0.92	23 / 5.03	20 / 2.22	61 / 6.84	28 / 2.23	20 / 1.10	15 / 2.11
<i>T. s. sudeticus</i>	–	–	–	–	–	1 / 0.11	–	–	1 / 0.14
Лесостепные									
<i>Chrysops relictus</i>	–	5 / 1.12	–	–	1 / 0.11	–	–	–	–
<i>Haematopota subcylindrica</i>	–	9 / 2.01	–	–	1 / 0.11	104 / 11.67	–	–	–

Таблица 3 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Лесостепные									
<i>Hybomitra ciureai</i>	20 / 1.16	14 / 3.13	–	9 / 1.97	25 / 2.78	25 / 2.81	26 / 2.07	25 / 1.38	34 / 4.48
<i>Tabanus a. autumnalis</i>	–	–	–	–	–	1 / 0.11	–	–	–
<i>T. bromius</i>	1 / 0.06	–	–	1 / 0.22	1 / 0.11	2 / 0.22	1 / 0.08	7 / 0.39	–
Лесной монтанный									
<i>Hybomitra auripila</i>	–	–	–	12 / 2.63	–	–	–	–	–
Всего количество особей в частях области	1727	448	109	457	900	891	1255	1818	712
Всего количество видов в частях области	19	16	8	17	19	20	18	22	13

Примечание. «–» – слепни не обнаружены. Данные по видовому составу и численности слепней юго-восточной части области приведены по Четвериковой (2012, 2014), остальные данные наши.

Таблица 4 – Достоверность различий структуры сообщества слепней июньской фауны для разных частей Псковской области (левая нижняя часть – p, правая верхняя часть – t / dt)

Части области	Северная	Северо-западная	Северо-восточная	Западная	Центральная	Восточная	Юго-западная	Юго-восточная	Южная
Северная		7.953 / 21	6.783 / 10	3.596 / 26	15.379 / 29	3.278 / 37	15.548 / 33	4.207 / 40	12.637 / 23
Северо-западная	p<0.001		0.135 / 18	4.214 / 31	3.574 / 31	9.497 / 25	2.051 / 26	5.258 / 23	0.964 / 27
Северо-восточная	p<0.001	p>0.05		3.818 / 15	2.945 / 14	8.188 / 11	1.582 / 12	4.582 / 11	0.671 / 13
Западная	0.001<p<0.01	p<0.001	0.001<p<0.01		9.043 / 35	5.649 / 31	7.906 / 31	0.530 / 30	6.352 / 30
Центральная	p<0.001	0.001<p<0.01	0.05<p<0.01	p<0.001		16.561 / 35	2.221 / 35	11.533 / 34	3.332 / 32
Восточная	0.001<p<0.01	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001		16.642 / 38	6.685 / 41	14.055 / 28
Юго-западная	p<0.001	0.05<p<0.01	p>0.05	p<0.001	0.05<p<0.01	p<0.001		10.827 / 38	1.393 / 29
Юго-восточная	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p>0.05	p<0.001	p<0.001	p<0.001		8.541 / 27
Южная	p<0.001	p>0.05	p>0.05	p<0.001	0.001<p<0.01	p<0.001	p>0.05	p<0.001	

Примечание. p – уровень значимости t-критерия Стьюдента; t / df – значение критерия Стьюдента / степени свободы. Значения достоверности для юго-восточной части рассчитаны по данным Четвериковой и др. (2012, 2014), для остальных частей – по нашим данным.

Таблица 5 – Июльская фауна слепней различных частей Псковской области (количество особей / индекс доминирования, %)

Вид	Части Псковской области						
	Северная	Северо-западная	Центральная	Восточная	Юго-западная	Юго-восточная	Южная
1	2	3	4	5	6	7	8
Таёжный							
<i>Chrysops divaricatus</i>	–	1 / 0.74	3 / 0.17	–	3 / 0.79	1 / 0.10	1 / 0.14
<i>Ch. nigripes</i>	–	–	–	–	–	4 / 0.40	–
<i>Hybomitra arpadi</i>	1 / 0.16	1 / 0.74	–	–	–	–	9 / 1.26
<i>H. nigricornis</i>	–	–	–	1 / 0.28	–	–	–
<i>H. tarandina</i>	–	–	–	–	–	–	1 / 0.14
Таёжно-неморальный							
<i>Chrysops c. caecutiens</i>	20 / 3.17	–	22 / 1.26	4 / 1.14	–	1 / 0.10	–
<i>Hybomitra bimaculata</i>	68 / 10.79	54 / 40.00	321 / 18.38	17 / 4.83	21 / 5.49	–	387 / 54.35
<i>H. kaurii</i>	2 / 0.32	–	–	–	–	–	–
<i>H. l. lundbecki</i>	–	2 / 1.48	2 / 0.11	–	–	–	87 / 12.22
<i>H. muehlfeldi</i>	61 / 9.68	48 / 35.56	289 / 16.55	23 / 6.53	102 / 26.70	9 / 0.90	132 / 18.54
<i>H. nitidifrons confiformis</i>	–	–	3 / 0.17	–	–	–	30 / 4.21
Неморальный							
<i>Atylotus f. fulvus</i>	1 / 0.16	1 / 0.74	2 / 0.11	–	–	–	–
<i>Chrysops viduatus</i>	24 / 3.81	3 / 2.22	39 / 2.23	1 / 0.28	131 / 34.29	5 / 0.50	1 / 0.14

Таблица 5 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8
Неморальный							
<i>Haematopota crassicornis</i>	2 / 0.32	–	–	1 / 0.28	–	–	1 / 0.14
<i>H. italica</i>	–	–	4 / 0.23	–	–	–	–
<i>H. p. pluvialis</i>	161 / 25.56	–	178 / 10.19	145 / 41.19	41 / 10.73	196 / 20.18	–
<i>Heptatoma p. pellucens</i>	30 / 4.76	–	3 / 0.17	–	–	–	–
<i>Hybomitra d. distinguenda</i>	42 / 6.67	7 / 5.19	21 / 1.20	2 / 0.57	5 / 1.31	–	13 / 1.83
<i>Tabanus bovinus</i>	2 / 0.32	–	6 / 0.34	4 / 1.14	7 / 1.83	2 / 0.21	–
<i>T. cordiger</i>	1 / 0.16	–	–	–	–	–	–
<i>T. glaucopis</i>	1 / 0.16	–	–	–	–	–	–
<i>T. maculicornis</i>	74 / 11.75	8 / 5.93	148 / 8.48	8 / 2.27	16 / 4.19	28 / 2.88	15 / 2.11
<i>T. miki</i>	1 / 0.16	–	6 / 0.34	–	–	–	–
<i>T. s. sudeticus</i>	1 / 0.16	–	26 / 1.49	–	10 / 2.62	1 / 0.10	1 / 0.14
Лесостепной							
<i>Chrysops relictus</i>	–	–	–	–	3 / 0.79	7 / 0.72	–
<i>Haematopota subcylindrica</i>	99 / 15.71	–	110 / 6.30	137 / 38.92	22 / 5.76	55 / 5.66	–
<i>Hybomitra ciureai</i>	3 / 0.48	4 / 2.96	67 / 3.84	8 / 2.27	16 / 4.19	3 / 0.31	34 / 4.78
<i>T. bromius</i>	36 / 5.71	6 / 4.44	496 / 28.41	1 / 0.28	5 / 1.31	223 / 22.96	–
Всего количество особей в частях области	630	135	1746	352	382	535	712
Всего количество видов в частях области	20	11	19	13	13	13	13

Примечание. «–» – слепни не обнаружены.

Таблица 6 – Достоверность различий структуры сообщества слепней июльской фауны разных частей Псковской области (левая нижняя часть – p, правая верхняя часть – t / df)

Части области	Северная	Северо-западная	Центральная	Восточная	Юго-западная	Юго-восточная	Южная
Северная		6.712 / 14	3.871 / 34	6.698 / 25	11.669 / 21	17.327 / 23	14.667 / 28
Северо-западная	p<0.001		5.310 / 12	1.144 / 19	3.293 / 18	4.125 / 18	1.157 / 15
Центральная	p<0.001	p<0.001		10.092 / 17	2.771 / 18	16.205 / 17	13.332 / 20
Восточная	p<0.001	p>0.05	p<0.001		6.077 / 26	3.979 / 26	0.112 / 23
Юго-западная	p<0.001	0.001<p<0.01	0.05<p<0.01	p<0.001		10.566 / 26	7.053 / 25
Юго-восточная	p<0.001	p<0.001	p<0.001	0.001<p<0.01	0.001<p<0.01		4.402 / 31
Южная	p<0.001	p>0.05	p<0.001	p>0.05	p<0.001	p<0.001	

Примечание. p – уровень значимости t-критерия Стьюдента; t / df – значение критерия Стьюдента / степени свободы.

Таблица 7 – Видовой состав и индекс доминирования (%) слепней Себежского района Псковской области за 2019–2020 гг.

Вид	Количество особей	ИД, %
Таёжный		
<i>Chrysops divaricatus</i>	5	0.38
<i>Hybomitra arpadi</i>	10	0.76
<i>H. tarandina</i>	5	0.38
Таёжно-неморальный		
<i>Chrysops c. caecutiens</i>	1	0.08
<i>Hybomitra bimaculata</i>	632	47.99
<i>H. kaurii</i>	2	0.15
<i>H. lundbecki</i>	89	6.76
<i>H. lurida</i>	2	0.15
<i>H. muehlfeldi</i>	206	15.64
<i>H. nitidifrons confirormis</i>	63	4.78
Неморальный		
<i>Chrysops viduatus</i>	134	10.17
<i>Haematopota pluvialis</i>	41	3.11
<i>Heptatoma pellucens</i>	1	0.08
<i>Hybomitra distinguenda</i>	11	0.84
<i>Tabanus bovinus</i>	8	0.61
<i>T. maculicornis</i>	36	2.73
<i>T. sudeticus</i>	10	0.76
Лесостепной		
<i>Chrysops relictus</i>	3	0.23
<i>Haematopota subcylindrica</i>	22	1.67
<i>Hybomitra ciureai</i>	31	2.35
<i>Tabanus bromius</i>	5	0.38
Всего количество особей	1317	100

Таблица 8 – Сравнение видового состава и индексов доминирования (%) слепней Псковской и Новгородской областей

Виды	Псковская обл., Себежский р-н (1980 г.) (Весёлкин, Костенко, 1982)	Новгородская обл. (1981, 1982 г.) (Весёлкин, Константинов, 1988)	Псковская обл., Локнянский р-н (июль 2009, 2010 г.) (Четверикова и др., 2012, 2014)	Новгородская обл. (июль 2000, 2001) (Фёдорова, 2001)	Псковская обл., Струго-Красненский р-н (2016-2020 гг.) (наши данные)	Новгородская обл., Солецкий и Новгородский р-ны (1999-2001 гг.) (Фёдорова, 2001)
1	2	3	4	5	6	7
Таёжный						
<i>Chrysops divaricatus</i>	0.38	0.30	2.98	–	0.13	0.11
<i>C. nigripes</i>	–	–	2.52	–	0.02	–
<i>Hybomitra arpad</i>	1.60	2.00	0.69	–	0.80	–
<i>H. lapponica</i>	0.05	1.20	–	–	0.07	0.03
<i>H. nigricornis</i>	–	–	–	–	–	–
<i>H. tarandina</i>	0.05	0.30	–	–	0.42	0.08
ИД (%)	2.08	3.80	6.19	–	1.44	0.22
Количество видов	4	4	3	–	5	3
Таёжно-неморальный						
<i>Chrysops c. caecutiens</i>	0.19	1.20	–	–	6.45	0.11
<i>Hybomitra bimaculata</i>	42.90	35.00	0.46	0.43	31.23	6.36
<i>H. kaurii</i>	–	0.70	–	–	0.51	–

Таблица 8 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7
Таёжно-неморальный						
<i>H. l. lundbecki</i>	9.40	12.20	–	–	2.96	0.98
<i>H. lurida</i>	0.90	0.04	1.15	–	0.07	0.08
<i>H. m. montana</i>	0.05	1.10	–	–	–	–
<i>H. muehlfeldi</i>	4.20	2.30	0.92	–	9.67	–
<i>H. nitidifrons confiformis</i>	2.60	1.30	1.15	–	1.89	0.95
ИД (%)	60.24	53.84	3.67	0.43	52.77	8.49
Количество видов	7	8	4	1	7	5
Неморальный						
<i>Atylotus f. fulvus</i>	0.04	0.03	0.23	0.86	0.07	0.08
<i>Chrysops viduatus</i>	0.80	1.40	1.15	2.58	5.02	0.48
<i>Haematopota crassicornis</i>	1.80	0.70	1.15	77.68	0.18	17.37
<i>H. italica</i>	14.40	0.04	0.69	–	–	–
<i>H. p. pluvialis</i>	3.50	10.80	53.90	2.58	14.78	2.30
<i>Heptatoma pellucens</i>	0.05	0.03	–	–	2.58	–
<i>Hybomitra d. distinguenda</i>	0.44	6.70	–	0.86	5.69	0.17
<i>Tabanus bovinus</i>	1.90	0.70	1.15	1.72	0.11	0.34
<i>T. cordiger</i>	–	0.03	–	–	0.09	–
<i>T. glaucopis</i>	–	–	–	–	0.02	–
<i>T. maculicornis</i>	5.20	8.80	9.86	0.86	9.07	2.83

Таблица 8 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7
Неморальный						
<i>T. miki</i>	0.16	0.10	–	0.43	0.02	0.03
<i>T. s. sudeticus</i>	0.16	–	–	–	0.02	–
ИД (%)	28.45	29.33	68.12	87.55	37.65	23.59
Количество видов	11	11	7	8	12	8
Лесостепной						
<i>Atylotus rusticus</i>	0.04	0.03	0.23	0.86	–	0.08
<i>Chrysops relictus</i>	0.11	0.80	7.57	0.43	–	0.67
<i>C. rufipes</i>	–	–	0.23	–	–	–
<i>Haematopota subcylindrica</i>	0.16	–	2.52	–	5.09	–
<i>Hybomitra ciureai</i>	3.60	3.40	1.15	–	0.53	0.14
<i>Tabanus a. autumnalis</i>	0.22	–	–	–	–	0.11
<i>T. bromius</i>	5.10	8.80	10.32	10.73	2.51	66.69
ИД (%)	9.23	13.03	22.02	12.02	8.14	67.69
Количество видов	6	4	6	3	3	5
Всего количество особей в области	3617	6627	436	233	4499	3569
Всего количество видов в области	28	27	20	12	27	22
Индекс Маргалефа	3.30	2.95	3.13	2.02	3.09	2.57
Индекс Шеннона	2.06	2.23	1.77	0.93	2.27	1.18
Выравненность видов по их обилию	0.62	0.68	0.59	0.37	0.69	0.38

Таблица 9 – Индекс доминирования (%) слепней в различных гидроландшафтах Псковской области (количество особей / степень обилия %)

Вид	Гидроландшафты							
	Низменно-болотный	Равнинно-болотно-междуречный	Низменно-болотно-речной	Равнинно-озерно-зандровый	Возвышенно-холмисто-озерно-речной	Равнинно-междуречный	Возвышенно-холмистый	Равнинно-пойменно-междуречный
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Таёжный								
<i>Chrysops divaricatus</i>	31 / 0.18	1 / 0.14	14 / 0.59	6 / 0.30	1 / 0.21	–	–	–
<i>Ch. nigripes</i>	8 / 0.50	–	–	–	–	–	–	–
<i>Hybomitra arpadi</i>	135 / 0.77	3 / 0.43	3 / 0.13	19 / 0.95	1 / 0.21	12 / 0.94	56 / 17.67	10 / 2.04
<i>H. lapponica</i>	8 / 0.05	–	–	–	–	–	–	9 / 1.83
<i>H. nigricornis</i>	–	–	–	–	–	1 / 0.0007	–	–
<i>H. tarandina</i>	100 / 0.57	1 / 0.14	2 / 0.08	6 / 0.30	2 / 0.42	14 / 1.10	4 / 1.26	24 / 4.89
Таёжно-неморальный								
<i>Chrysops c. caecutiens</i>	514 / 2.93	2 / 0.28	2 / 0.08	1 / 0.05	22 / 4.65	19 / 1.49	–	–
<i>Hybomitra bimaculata</i>	4851 / 27.64	439 / 62.36	921 / 38.99	984 / 49.45	119 / 25.16	309 / 24.25	68 / 21.45	324 / 65.99
<i>H. kaurii</i>	93 / 0.53	1 / 0.14	1 / 0.04	2 / 0.10	–	–	1 / 0.32	–
<i>H. l. lundbecki</i>	1033 / 5.89	15 / 2.13	34 / 1.44	173 / 8.69	28 / 5.92	32 / 2.51	47 / 14.83	10 / 2.04
<i>H. lurida</i>	252 / 1.44	1 / 0.14	–	2 / 0.10	–	9 / 0.71	–	–
<i>H. m. montana</i>	11 / 0.06	3 / 0.43	–	–	–	2 / 0.16	–	–
<i>H. muehlfeldi</i>	1610 / 9.17	125 / 17.76	404 / 17.10	336 / 16.88	48 / 10.15	139 / 10.91	89 / 28.08	56 / 11.41
<i>H. nitidifrons confiformis</i>	768 / 4.38	18 / 2.56	23 / 0.97	91 / 4.57	12 / 2.54	55 / 4.32	8 / 2.52	34 / 6.92

Таблица 9 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Неморальный								
<i>Atylotus f. fulvus</i>	15 / 0.09	–	2 / 0.08	–	–	–	–	–
<i>Chrysops viduatus</i>	547 / 3.12	11 / 1.56	34 / 1.44	135 / 6.78	14 / 2.96	42 / 3.30	3 / 0.95	1 / 0.20
<i>Haematopota crassicornis</i>	40 / 0.23	10 / 1.42	–	1 / 0.05	–	4 / 0.31	–	–
<i>H. italica</i>	22 / 0.13	–	1 / 0.04	–	4 / 0.85	–	–	–
<i>H. p. pluvialis</i>	3435 / 19.57	5 / 0.71	98 / 4.15	41 / 2.06	80 / 16.91	262 / 20.57	–	–
<i>Heptatoma pellucens</i>	180 / 1.03	2 / 0.28	13 / 0.55	1 / 0.05	1 / 0.21	–	–	–
<i>Hybomitra d. distinguenda</i>	605 / 3.45	19 / 2.70	23 / 0.97	23 / 1.16	6 / 1.27	6 / 0.47	3 / 0.95	16 / 3.26
<i>Tabanus bovinus</i>	40 / 0.23	1 / 0.14	8 / 0.34	8 / 0.40	1 / 0.21	22 / 1.73	1 / 0.32	–
<i>T. cordiger</i>	7 / 0.04	–	–	–	–	–	–	–
<i>T. glaucopis</i>	1 / 0.0006	–	–	–	–	–	–	–
<i>T. maculicornis</i>	1180 / 6.72	13 / 1.85	151 / 6.39	51 / 2.56	19 / 4.02	69 / 5.42	19 / 5.99	2 / 0.41
<i>T. miki</i>	4 / 0.02	–	6 / 0.25	–	–	–	–	–
<i>T. s. sudeticus</i>	3 / 0.02	–	26 / 1.10	11 / 0.55	–	1 / 0.08	–	–
Лесостепной								
<i>Atylotus rusticus</i>	14 / 0.08	–	–	–	–	–	–	–
<i>Chrysops relictus</i>	22 / 0.13	5 / 0.71	1 / 0.04	3 / 0.15	–	–	–	–
<i>Haematopota subcylindrica</i>	890 / 5.07	9 / 1.28	29 / 1.23	22 / 1.11	82 / 17.34	241 / 18.92	–	–
<i>Hybomitra ciureai</i>	279 / 1.59	19 / 2.70	91 / 3.85	63 / 3.17	7 / 1.48	32 / 2.51	5 / 1.58	5 / 1.02

Таблица 9 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Лесостепной								
<i>Tabanus a. autumnalis</i>	2 / 0.01	–	–	–	–	1 / 0.08	–	–
<i>T. bromius</i>	838 / 4.78	–	471 / 19.94	5 / 0.25	26 / 5.50	3 / 0.24	1 / 0.32	–
Лесной монтанный								
<i>Hybomitra auripila</i>	–	–	–	–	–	–	12 / 3.79	–
Всего количество особей в гидроландшафте	17550	704	2362	1990	473	1275	317	491
Всего количество видов в гидроландшафте	32	21	22	22	18	20	14	11

Примечание. «–» – слепни не обнаружены.

Таблица 10 – Достоверность различий структуры сообщества слепней для гидроландшафтов Псковской области (левая нижняя часть – р, правая верхняя часть – t / df)

Гидроландшафт	Низменно-болотный	Равнинно-болотно-междуречный	Низменно-болотно-речной	Равнинно-озёрно-зандровый	Возвышенно-холмисто-озёрно-речной	Равнинно-междуречный	Возвышенно-холмистый	Равнинно-пойменно-междуречный
Низменно-болотный		16.714 / 22	19.836 / 28	20.312 / 26	3.468 / 19	6.950 / 24	8.703 / 15	18.425 / 11
Равнинно-болотно-междуречный	p<0.001		7.286 / 28	5.213 / 32	11.444 / 37	11.880 / 31	6.777 / 35	1.787 / 28
Низменно-болотно-речной	p<0.001	p<0.001		3.029 / 42	7.388 / 29	8.146 / 40	1.155 / 21	9.294 / 15
Равнинно-озёрно-зандровый	p<0.001	p<0.001	0.001<p<0.01		9.225 / 33	10.244 / 42	3.089 / 24	7.238 / 17
Возвышенно-холмисто-озёрно-речной	0.001<p<0.01	p<0.001	p<0.001	p<0.001		1.101 / 32	4.490 / 29	13.119 / 22
Равнинно-междуречный	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p>0.05		4.139 / 23	13.677 / 16
Возвышенно-холмистый	p<0.001	p<0.001	p>0.05	0.001<p<0.01	p<0.001	p<0.001		8.486 / 23
Равнинно-пойменно-междуречный	p<0.001	p>0.05	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001	

Примечание. р – уровень значимости t-критерия Стьюдента; t / df – значение критерия Стьюдента / степени свободы.

Приложение 3 Терминалии самцов слепней группы *Hybomitra bimaculata*

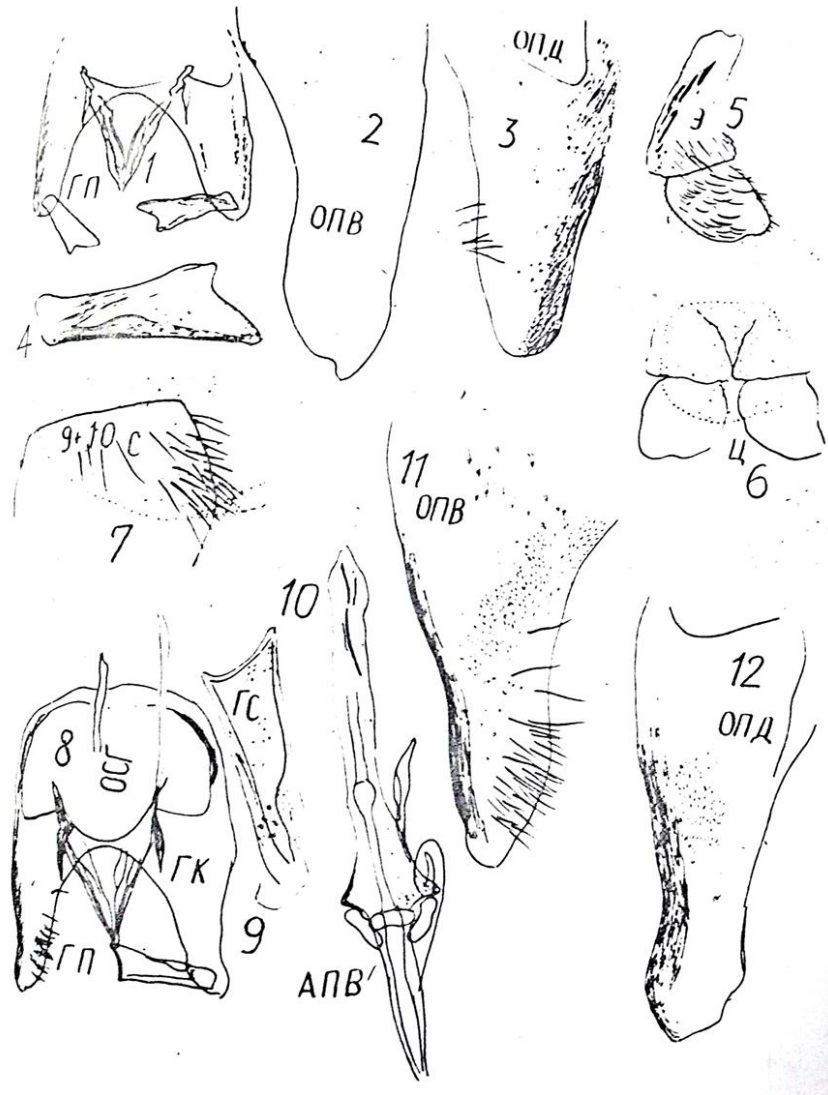


Рисунок 1 – Терминалии самца (по: Тертерян, 1979): 1-7 *Hybomitra lurida* Flin., 8-12 *Hybomitra lundbecki* Lyn.

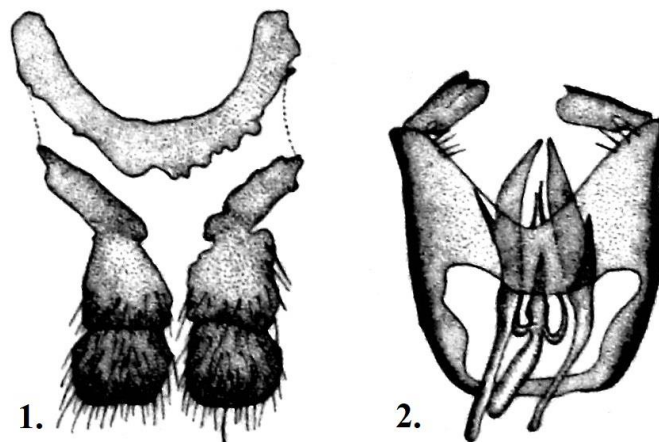


Рисунок 2 – Терминалии самца *Hybomitra lundbecki* (по: Trojan, 1979): 1 – церки, 2 – копулятивный аппарат.

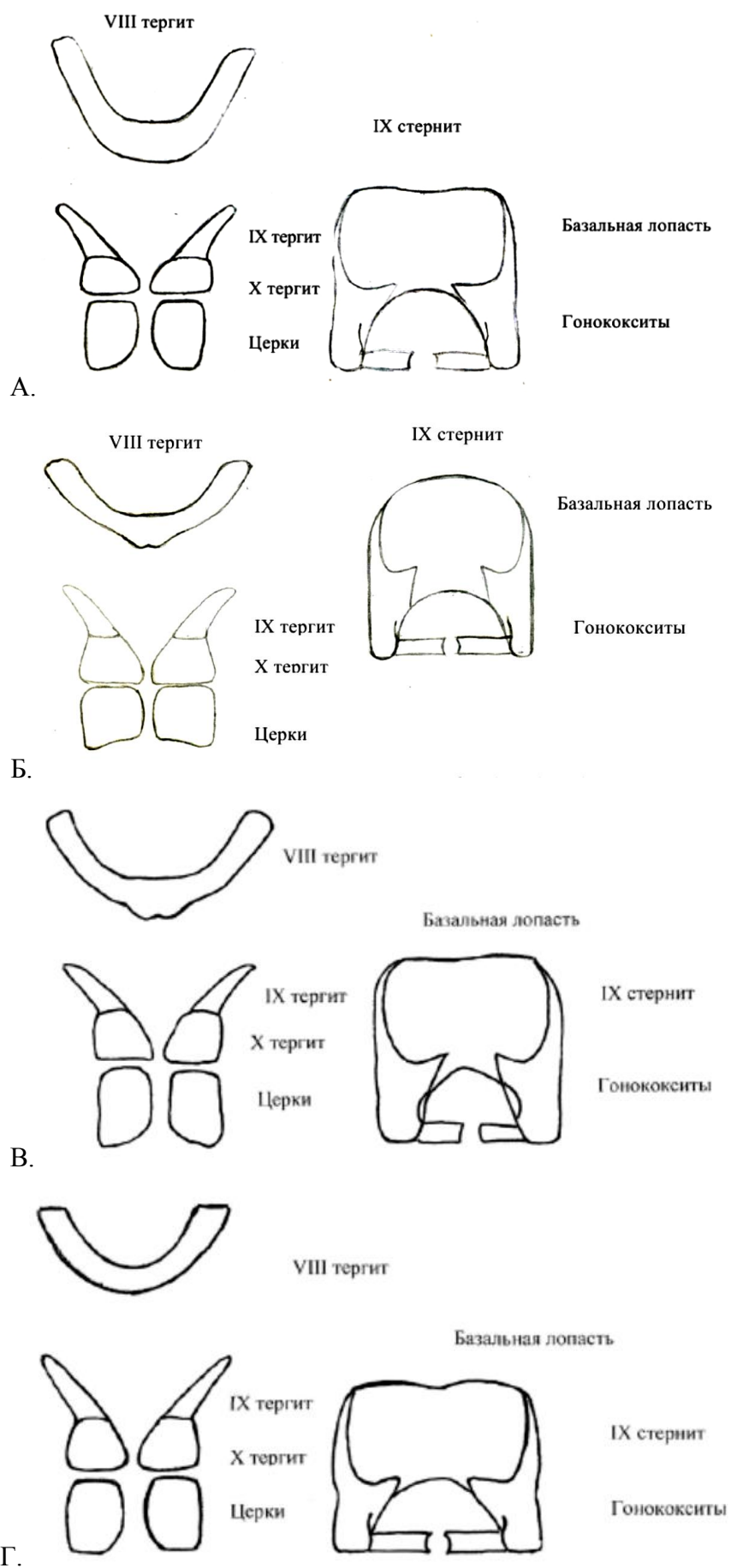


Рисунок 3 – Терминалии самцов (по: Вислевская, Гапонов, 2016 а, б): А – *Hybomitra muehlfeldi*, Б – *Hybomitra ciureai*, В – *Hybomitra distinguenda*, Г – *Hybomitra nitidifrons confiformis*.

Таблица 1 – Оценка значимости различий в строении генитального аппарата слепней группы *Hybomitra bimaculata*, с использованием U-критерия Манна–Уитни

вид 1	вид 2	Соотношения размерных параметров гипандрия, церок и церок с эпандрием (Рисунок 12А, Б)					
		е/ж	ж/з	а/б	б/в	д/в	г/д
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>H. distinguenda</i>	<i>H. nitidifrons confiformis</i>	3.Н.3н. Uэмп = 15.5 Uкр (2;5)	3.3н. Uэмп = 0.5 Uкр (2;5)	3.Н.3н. Uэмп = 10 Uкр (1;4)	3.Н.3н. Uэмп = 14 Uкр (1;4)	3.Н.3н. Uэмп = 7 Uкр (1;4)	3.Н.О. Uэмп = 1.5 Uкр (1;4)
	<i>H. ciureai</i>	3.Н.О. Uэмп = 36.5 Uкр (28;38)	3.3н. Uэмп = 20.5 Uкр (28;38)	3.Н.3н. Uэмп = 41 Uкр (16;24)	3.Н.3н. Uэмп = 30 Uкр (16;24)	3.Н.О. Uэмп = 24 Uкр (16;24)	3.Н.3н. Uэмп = 27.5 Uкр (16;24)
	<i>H. muehlfeldi</i>	3.3н. Uэмп = 8.5 Uкр (60;77)	3.3н. Uэмп = 16.5 Uкр (60;77)	3.Н.3н. Uэмп = 95.5 Uкр (47;62)	3.Н.3н. Uэмп = 78.5 Uкр (47;62)	3.Н.3н. Uэмп = 81.5 Uкр (47;62)	3.Н.3н. Uэмп = 75 Uкр (47;62)
	<i>H. lundbecki</i>	3.3н. Uэмп = 15 Uкр (21;30)	3.3н. Uэмп = 2.5 Uкр (17;26)	3.3н. Uэмп = 16.5 Uкр (22;31)	3.Н.3н. Uэмп = 33 Uкр (22;31)	3.Н.3н. Uэмп = 32.5 Uкр (22;31)	3.Н.О. Uэмп = 20 Uкр (13;20)
	<i>H. lurida</i>	3.Н.3н. Uэмп = 33 Uкр (11;17)	3.Н.3н. Uэмп = 32 Uкр (11;17)	3.3н. Uэмп = 2.5 Uкр (6;11)	3.Н.3н. Uэмп = 17.5 Uкр (6;11)	3.Н.3н. Uэмп = 17 Uкр (6;11)	3.3н. Uэмп = 5 Uкр (6;11)

Таблица 1 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>H. distinguenda</i>	<i>H. bimaculata</i>	З.Зн. Уэмп = 26.5 Укр (31;42)	З.Зн. Уэмп = 8.5 Укр (31;42)	З.Зн. Уэмп = 23.5 Укр (24;34)	З.Н.Зн. Уэмп = 42.5 Укр (24;34)	З.Н.Зн. Уэмп = 38 Укр (24;34)	З.Н.Зн. Уэмп = 34 Укр (22;31)
	<i>H. montana</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 49.5 Укр (21;30)	З.Н.Зн. Уэмп = 36 Укр (21;30)	З.Н.О. Уэмп = 20 Укр (16;24)	З.Зн. Уэмп = 14 Укр (16;24)	З.Зн. Уэмп = 14 Укр (16;24)	З.Зн. Уэмп = 3 Укр (13;20)
	<i>H. nigricornis</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 17 Укр (8;13)	З.Н.Зн. Уэмп = 17 Укр (8;13)	З.Зн. Уэмп = 2 Укр (6;11)	З.Зн. Уэмп = 5 Укр (6;11)	З.Зн. Уэмп = 5.5 Укр (6;11)	З.Зн. Уэмп = 1 Укр (3;7)
<i>H. nitidifrons confiformis</i>	<i>H. ciureai</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 7 Укр (1;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 8 Укр (1;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 9 Укр (1;4)	З.Н.Зн. Уэмп = 9 Укр (1;4)	З.Зн. Уэмп = 1 Укр (1;4)	З.Н.Зн. Уэмп = 5.5 Укр (1;4)
	<i>H. muehlfeldi</i>	З.Зн. Уэмп = 1.5 Укр (5;11)	З.Зн. Уэмп = 0 Укр (5;11)	З.Н.Зн. Уэмп = 23.5 Укр (5;11)	З.Н.Зн. Уэмп = 30 Укр (1;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 21 Укр (5;11)	З.Н.О. Уэмп = 6 Укр (5;11)
	<i>H. lundbecki</i>	З.Н.О. Уэмп = 4 Укр (1;4)	З.Н.Зн. Уэмп = 5.5 Укр (0;3)	З.Н.Зн. Уэмп = 15.5 Укр (1;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 16 Укр (1;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 14 Укр (1;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 9 Укр (0;3)
	<i>H. lurida</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 8 Укр (-;2)	З.Н.Зн. Уэмп = 4 Укр (-;2)	З.Н.Зн. Уэмп = 5.5 Укр (-;1)	З.Н.Зн. Уэмп = 7 Укр (-;1)	З.Н.Зн. Уэмп = 5 Укр (-;1)	З.Н.Зн. Уэмп = 6 Укр (-;1)

Таблица 1 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>H. nitidifrons confiformis</i>	<i>H. bimaculata</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 5.5 Укр (2;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 17.5 Укр (2;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 12 Укр (2;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 14.5 Укр (2;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 13.5 Укр (2;5)	З.Н.О. Уэмп = 3.5 Укр (1;5)
	<i>H. montana</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 13.5 Укр (1;4)	З.Н.Зн. Уэмп = 8 Укр (1;4)	З.Н.Зн. Уэмп = 9 Укр (1;4)	З.Н.Зн. Уэмп = 8 Укр (1;4)	З.Н.Зн. Уэмп = 8 Укр (1;4)	З.Н.Зн. Уэмп = 6 Укр (0;3)
	<i>H. nigricornis</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 12 Укр (-;1)	З.Зн. Уэмп = 0 Укр (-;1)	З.Н.Зн. Уэмп = 7 Укр (-;1)	З.Зн. Уэмп = 0 Укр (-;1)	З.Н.О. Уэмп = 0.5 Укр (-;1)	З.Н.Зн. Уэмп = 3 Укр (-;0)
<i>H. ciureai</i>	<i>H. muehlfeldi</i>	З.Зн. Уэмп = 25 Укр (53;69)	З.Зн. Уэмп = 0 Укр (53;69)	З.Н.Зн. Уэмп = 89.5 Укр (40;54)	З.Н.О. Уэмп = 43 Укр (40;54)	З.Зн. Уэмп = 25.5 Укр (40;54)	З.Н.Зн. Уэмп = 75 Укр (40;54)
	<i>H. lundbecki</i>	З.Зн. Уэмп = 3 Укр (18;27)	З.Зн. Уэмп = 12 Укр (15;23)	З.Н.О. Уэмп = 19 Укр (18;27)	З.Н.О. Уэмп = 23 Укр (18;27)	З.Зн. Уэмп = 9.5 Укр (18;27)	З.Н.Зн. Уэмп = 30.5 Укр (11;18)
	<i>H. lurida</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 21 Укр (9;16)	З.Н.Зн. Уэмп = 20.5 Укр (9;16)	З.Зн. Уэмп = 4.5 Укр (5;9)	З.Н.О. Уэмп = 9 Укр (5;9)	З.Зн. Уэмп = 3.5 Укр (5;9)	З.Н.Зн. Уэмп = 11 Укр (5;9)

Таблица 1 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>H. ciureai</i>	<i>H. bimaculata</i>	З.Зн. Уэмп = 6 Укр (28;38)	З.Н.О. Уэмп = 35 Укр (28;38)	З.Н.О. Уэмп = 28 Укр (21;30)	З.Н.О. Уэмп = 23 Укр (21;30)	З.Зн. Уэмп = 9 Укр (21;30)	З.Н.Зн. Уэмп = 47.5 Укр (18;27)
	<i>H. montana</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 25.5 Укр (18;27)	З.Н.Зн. Уэмп = 40 Укр (18;27)	З.Н.Зн. Уэмп = 25 Укр (14;21)	З.Зн. Уэмп = 5 Укр (14;21)	З.Зн. Уэмп = 1 Укр (14;21)	З.Зн. Уэмп = 9 Укр (11;18)
	<i>H. nigricornis</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 26 Укр (7;12)	З.Зн. Уэмп = 1 Укр (7;12)	З.Н.Зн. Уэмп = 15 Укр (5;9)	З.Зн. Уэмп = 0 Укр (5;9)	З.Зн. Уэмп = 0 Укр (5;9)	З.Зн. Уэмп = 2 Укр (3;6)
<i>H. muehlfeldi</i>	<i>H. lundbecki</i>	З.Зн. Уэмп = 0.5 Укр (40;54)	З.Зн. Уэмп = 0 Укр (34;47)	З.Н.О. Уэмп = 58.5 Укр (53;69)	З.Н.Зн. Уэмп = 95 Укр (53;69)	З.Н.Зн. Уэмп = 93 Укр (53;69)	З.Н.Зн. Уэмп = 56 Укр (34;47)
	<i>H. lurida</i>	З.Зн. Уэмп = 11 Укр (22;32)	З.Н.Зн. Уэмп = 35 Укр (22;32)	З.Н.О. Уэмп = 23 Укр (16;25)	З.Н.Зн. Уэмп = 49 Укр (16;25)	З.Н.Зн. Уэмп = 47 Укр (16;25)	З.Н.О. Уэмп = 19 Укр (16;25)
	<i>H. bimaculata</i>	З.Зн. Уэмп = 0.5 Укр (60;77)	З.Зн. Уэмп = 0 Укр (60;77)	З.Н.О. Уэмп = 75 Укр (60;77)	З.Н.Зн. Уэмп = 115 Укр (60;77)	З.Н.Зн. Уэмп = 110.5 Укр (60;77)	З.Н.Зн. Уэмп = 93 Укр (53;69)
	<i>H. montana</i>	З.Зн. Уэмп = 22 Укр (40;54)	З.Зн. Уэмп = 10.5 Укр (40;54)	З.Н.Зн. Уэмп = 63 Укр (40;54)	З.Н.О. Уэмп = 58 Укр (47;62)	З.Н.О. Уэмп = 58 Укр (47;62)	З.Зн. Уэмп = 15.5 Укр (34;47)

Таблица 1 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>H. muehlfeldi</i>	<i>H. nigricornis</i>	3.3н. Уэмп = 6.5 Укр (16;25)	3.Н.О. Уэмп = 19.5 Укр (16;25)	3.Н.3н. Уэмп = 35 Укр (22;32)	3.3н. Уэмп = 5 Укр (16;25)	3.3н. Уэмп = 7 Укр (16;25)	3.3н. Уэмп = 5 Укр (10;18)
<i>H. lundbecki</i>	<i>H. lurida</i>	3.Н.3н. Уэмп = 13 Укр (7;12)	3.Н.О. Уэмп = 7.5 Укр (6;10)	3.Н.3н. Уэмп = 26.5 Укр (7;12)	3.Н.3н. Уэмп = 23 Укр (7;12)	3.Н.3н. Уэмп = 24 Укр (7;12)	3.Н.3н. Уэмп = 18 Укр (4;8)
	<i>H. bimaculata</i>	3.Н.3н. Уэмп = 45.5 Укр (21;30)	3.Н.3н. Уэмп = 27 Укр (17;26)	3.Н.3н. Уэмп = 46.5 Укр (28;38)	3.Н.3н. Уэмп = 61.5 Укр (28;38)	3.Н.3н. Уэмп = 65.5 Укр (28;38)	3.Н.3н. Уэмп = 35.5 Укр (15;23)
	<i>H. montana</i>	3.Н.О. Уэмп = 17 Укр (14;21)	3.Н.О. Уэмп = 19 Укр (13;20)	3.Н.О. Уэмп = 24.5 Укр (18;27)	3.Н.3н. Уэмп = 28 Укр (18;27)	3.Н.3н. Уэмп = 31 Укр (18;27)	3.Н.3н. Уэмп = 21.5 Укр (9;15)
	<i>H. nigricornis</i>	3.3н. Уэмп = 1 Укр (5;9)	3.3н. Уэмп = 0 Укр (4;8)	3.Н.3н. Уэмп = 22 Укр (7;12)	3.Н.О. Уэмп = 11 Укр (7;12)	3.Н.3н. Уэмп = 13 Укр (7;12)	3.Н.3н. Уэмп = 9 Укр (2;5)
<i>H. lurida</i>	<i>H. bimaculata</i>	3.Н.3н. Уэмп = 20 Укр (11;17)	3.Н.О. Уэмп = 17 Укр (11;17)	3.Н.3н. Уэмп = 16 Укр (8;13)	3.Н.3н. Уэмп = 29 Укр (8;13)	3.Н.3н. Уэмп = 28 Укр (8;13)	3.Н.О. Уэмп = 8 Укр (7;12)

Таблица 1 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>H. lurida</i>	<i>H. montana</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 27 Укр (7;12)	З.Н.Зн. Уэмп = 20.5 Укр (7;12)	З.Зн. Уэмп = 4.5 Укр (5;9)	З.Н.О. Уэмп = 8 Укр (5;9)	З.Н.О. Уэмп = 8 Укр (5;9)	З.Н.Зн. Уэмп = 11 Укр (4;8)
	<i>H. nigricornis</i>	З.Н.Зн. Уэмп = 11 Укр (2;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 14 Укр (2;5)	З.Н.Зн. Уэмп = 10 Укр (1;4)	З.Зн. Уэмп = 0 Укр (1;4)	З.Зн. Уэмп = 0.5 Укр (1;4)	З.Н.О. Уэмп = 2 Укр (0;2)
<i>H. bimaculata</i>	<i>H. montana</i>	З.Н.О. Уэмп = 27 Укр (21;30)	З.Н.О. Уэмп = 28 Укр (21;30)	З.Н.Зн. Уэмп = 49 Укр (21;30)	З.Зн. Уэмп = 18.5 Укр (21;30)	З.Н.О. Уэмп = 28.5 Укр (21;30)	З.Зн. Уэмп = 4 Укр (15;23)
	<i>H. nigricornis</i>	З.Зн. Уэмп = 1 Укр (8;13)	З.Зн. Уэмп = 0 Укр (8;13)	З.Н.Зн. Уэмп = 30 Укр (8;13)	З.Зн. Уэмп = 0 Укр (8;13)	З.Зн. Уэмп = 5.5 Укр (8;13)	З.Зн. Уэмп = 2 Укр (4;8)
<i>H. montana</i>	<i>H. nigricornis</i>	З.Н.О. Уэмп = 9 Укр (5;9)	З.Н.О. Уэмп = 9 Укр (5;9)	З.Н.Зн. Уэмп = 22 Укр (5;9)	З.Н.Зн. Уэмп = 11 Укр (5;9)	З.Н.Зн. Уэмп = 12 Укр (5;9)	З.Н.Зн. Уэмп = 9.5 Укр (2;5)

Примечание. Н.З. – зона незначимости; Н.О. – зона неопределённости, З. – зона значимости; Уэмп – расчётное значение критерия Манна-Уитни; Укр (X1; X2) – зона критических значений (Рисунок 5).

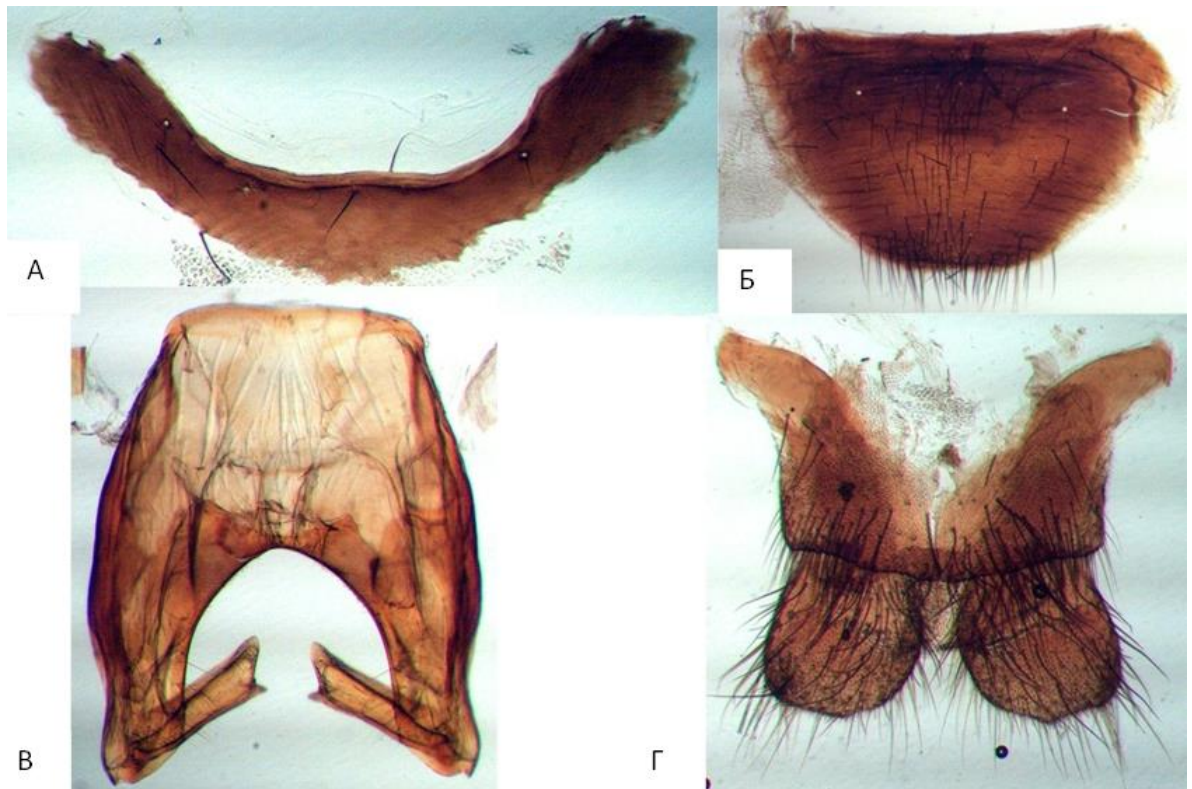


Рисунок 4 — Терминалии *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817) (вид с дорсальной стороны). А – VIII тергит, Б – VIII стернит, В – гипандрый, Г – эпандрый и церки.

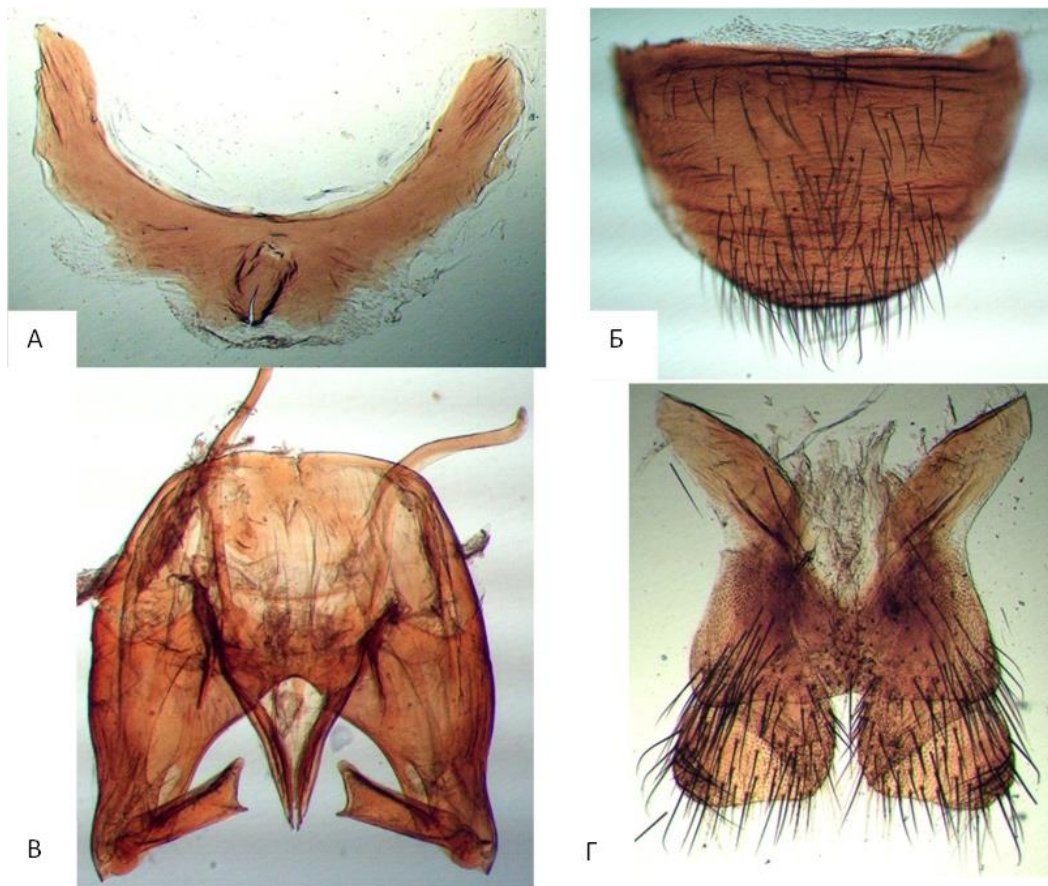


Рисунок 5 — Терминалии *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971) (вид с дорсальной стороны). А – VIII тергит, Б – VIII стернит, В – гипандрый, Г – эпандрый и церки.

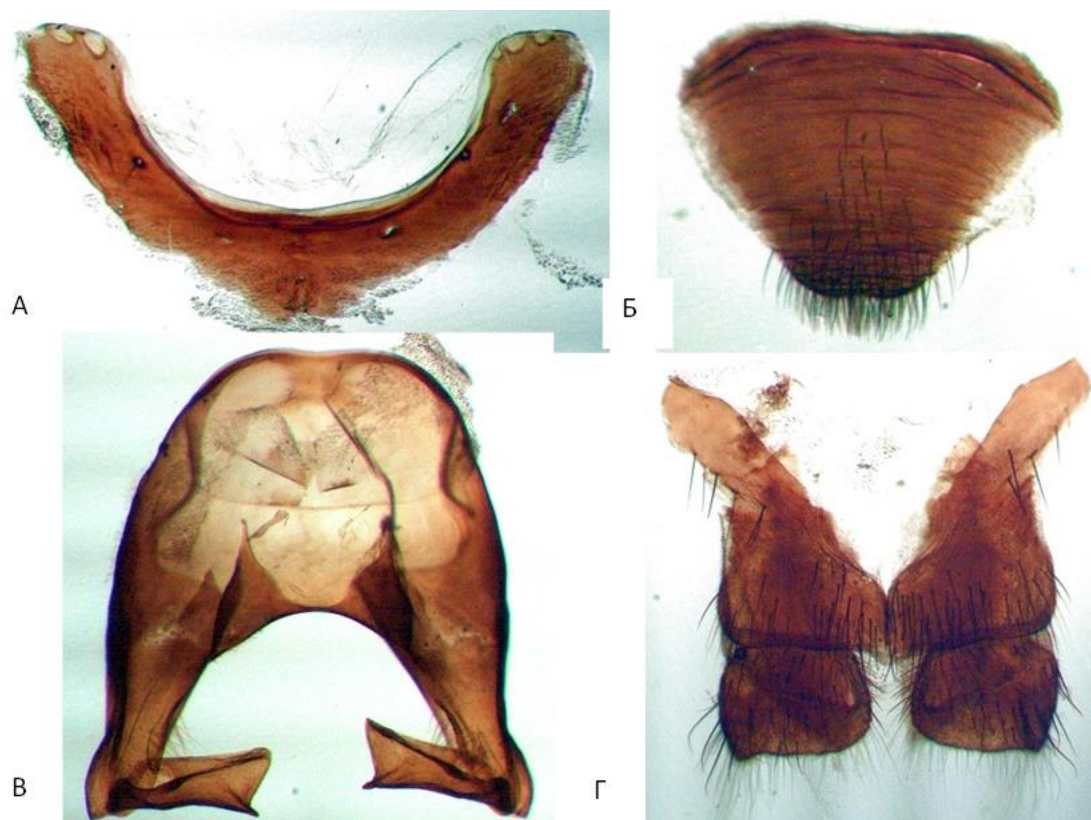


Рисунок 6 — Терминалии *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826) (вид с дорсальной стороны). А – VIII тергит, Б – VIII стернит, В – гипандрый, Г – эпандрый и церки.

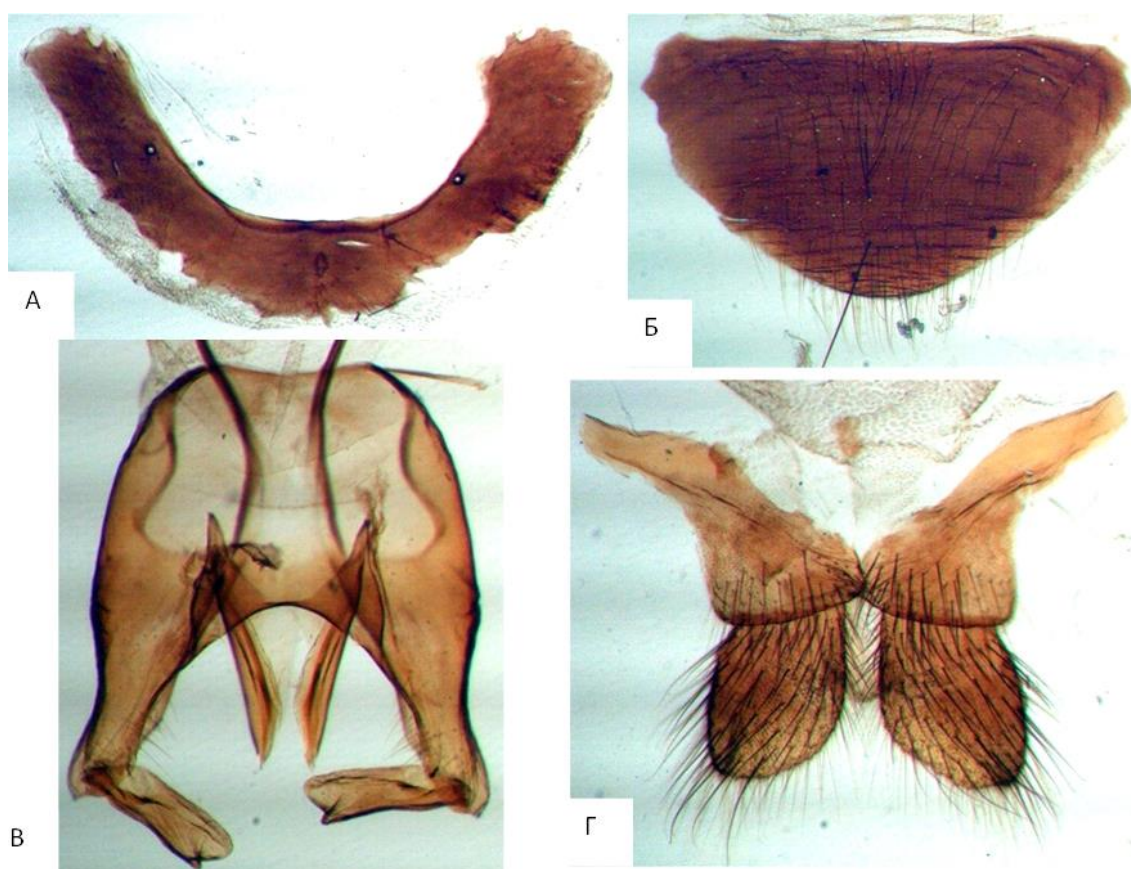


Рисунок 7 — Терминалии *Hybomitra muehlfeldi* (Brauer, 1880) (вид с дорсальной стороны). А – VIII тергит, Б – VIII стернит, В – гипандрый, Г – эпандрый и церки.

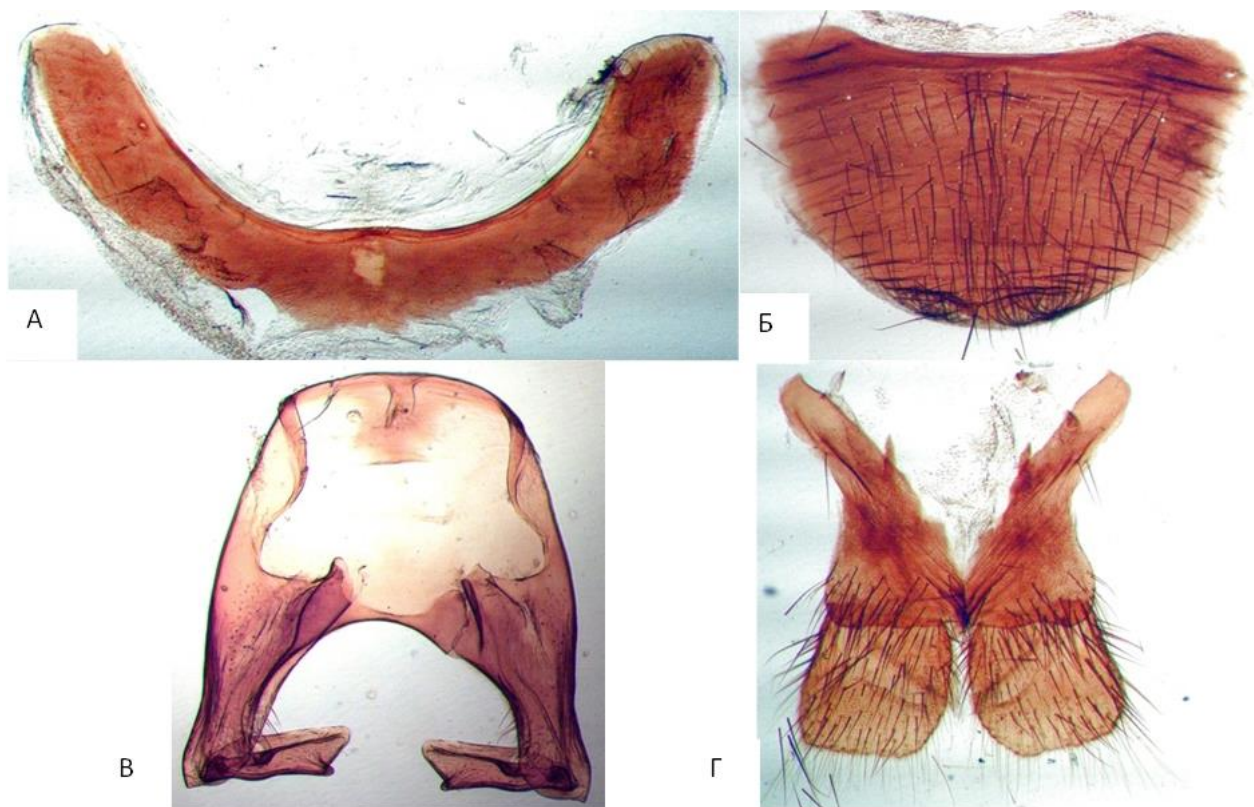


Рисунок 8 — Терминалии *Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909) (вид с дорсальной стороны). А – VIII тергит, Б – VIII стернит, В – гипандрый, Г – эпандрый и церки.

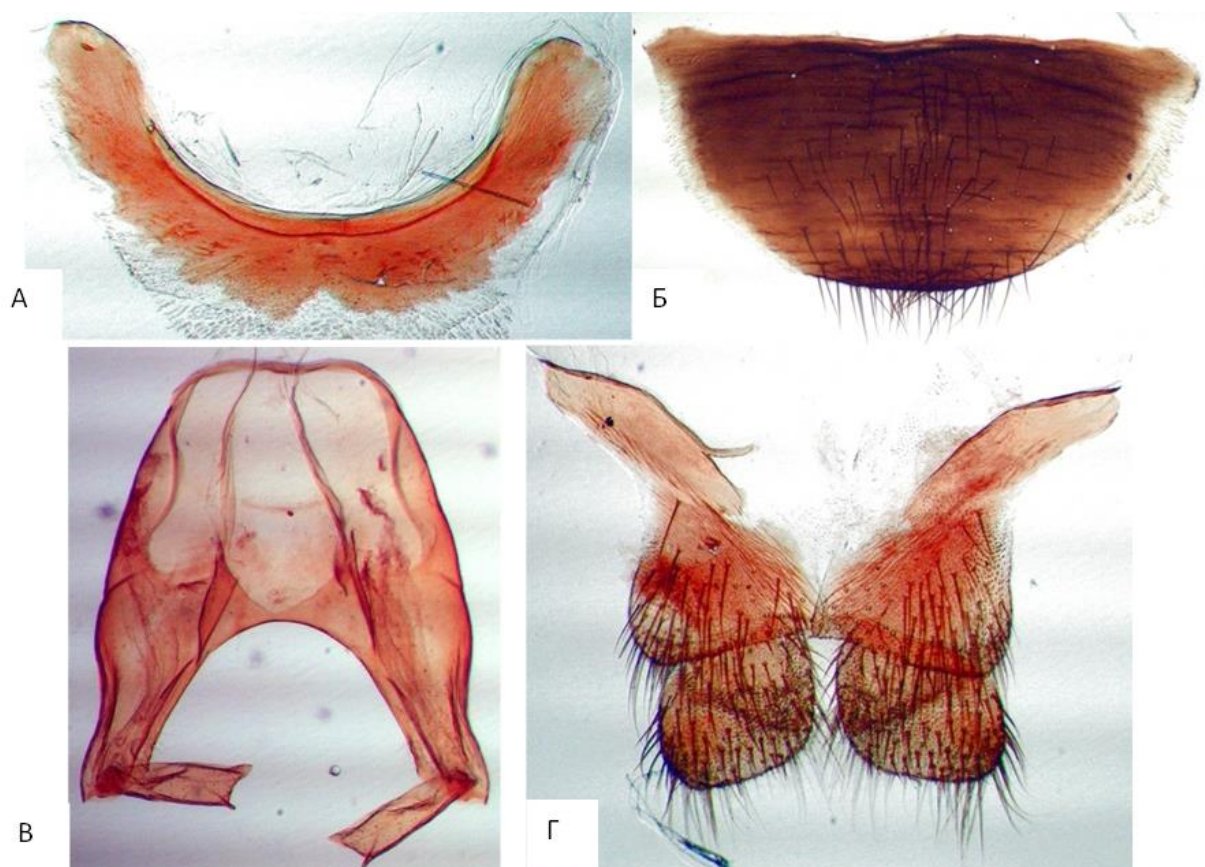


Рисунок 9 — Терминалии *Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960) (вид с дорсальной стороны). А – VIII тергит, Б – VIII стернит, В – гипандрый, Г – эпандрый и церки.

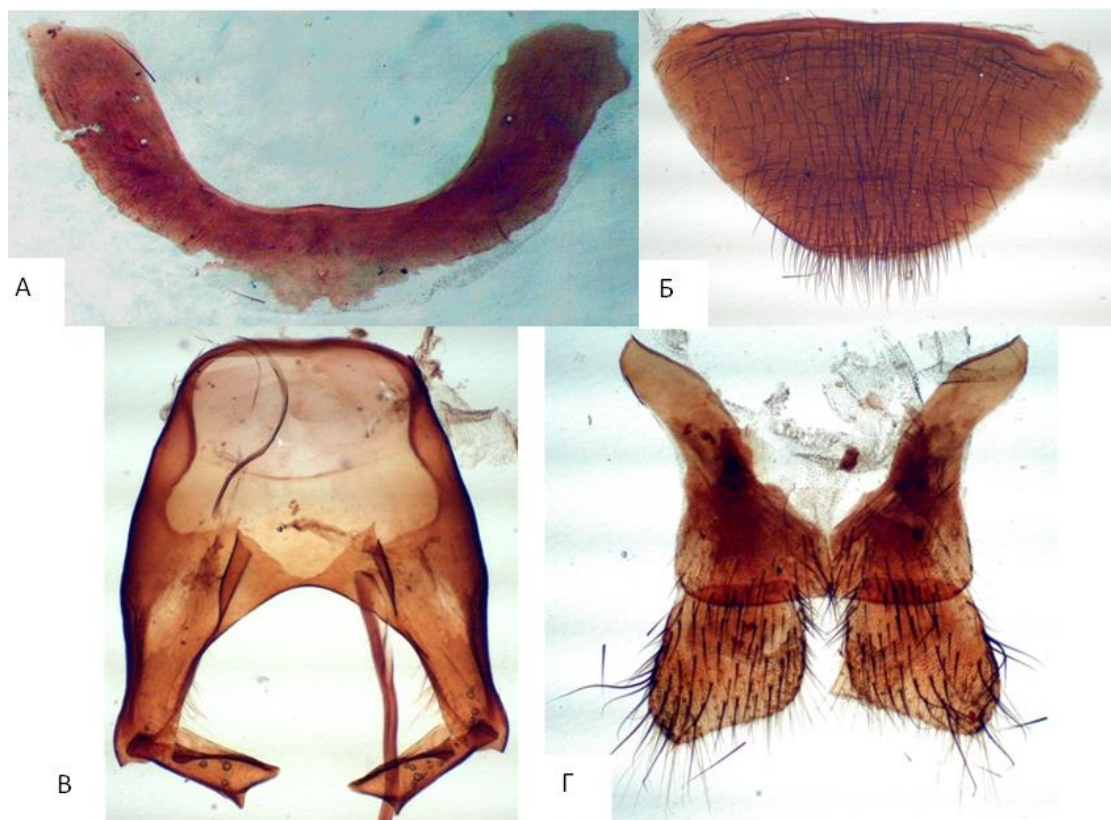


Рисунок 10 — Терминалии *Hybomitra ciureai* (Ségué, 1937) (вид с дорсальной стороны). А – VIII тергит, Б – VIII стернит, В – гипандрый, Г – эпандрый и церки.

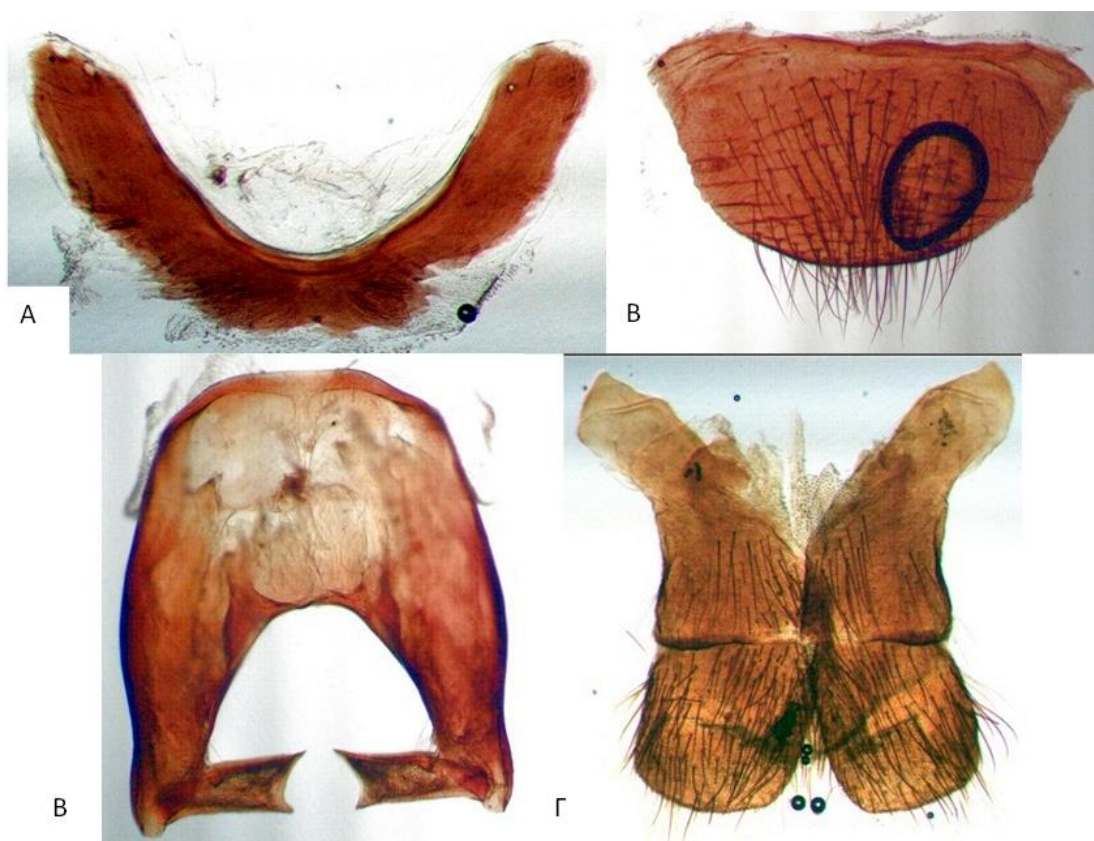


Рисунок 11 — Терминалии *Hybomitra nigricornis* (Zetterstedt, 1842) (вид с дорсальной стороны). А – VIII тергит, Б – VIII стернит, В – гипандрый, Г – эпандрый и церки.

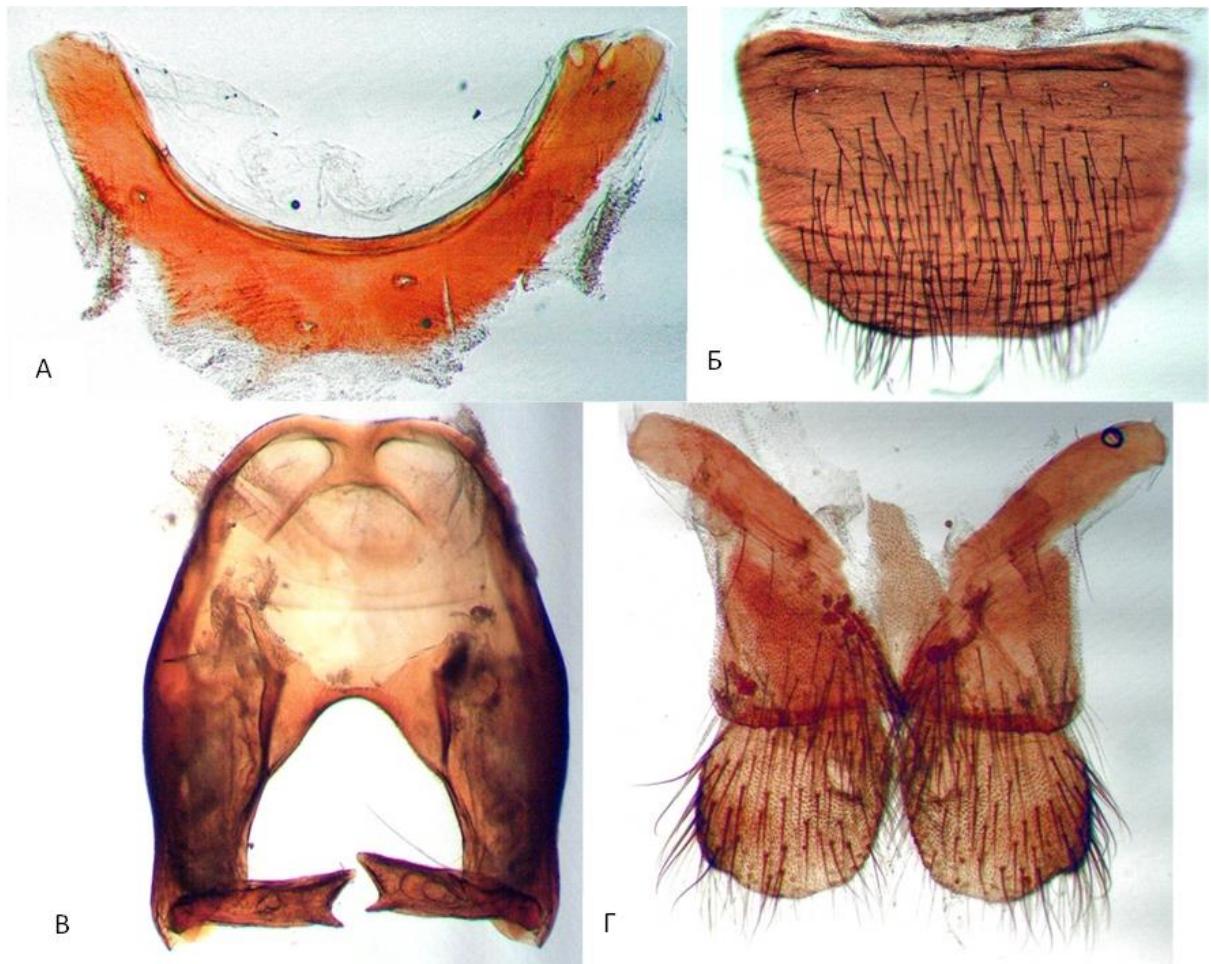


Рисунок 12 — Терминалии *Hybomitra montana montana* (Meigen, 1820) (вид с дорсальной стороны). А – VIII тергит, Б – VIII стернит, В – гипандрый, Г – эпандрый и церки.

Приложение 4 Личинки и куколки слепней

Таблица 1 – Видовой состав личинок, собранных на территории Псковской области в 2011–2020 гг.

№	Вид личинки	Видовая принадлежность слепней определена по	
		выведенному имаго	личинке
1.	<i>Atylotus f. fulvus</i>	10	1
2.	<i>Chrysops c. caecutiens</i>	430	39
3.	<i>C. relictus</i>	85	0
4.	<i>C. viduatus</i>	20	5
5.	<i>Haematopota p. pluvialis</i>	1	0
6.	<i>Hybomitra arpadi</i>	1	0
7.	<i>H. bimaculata</i>	79	10
8.	<i>H. ciureai</i>	30	45
9.	<i>H. d. distinguenda</i>	30	5
10.	<i>H. kaurii</i>	0	2
11.	<i>H. l. lundbecki</i>	31	6
12.	<i>H. lurida</i>	3	2
13.	<i>H. m. montana</i>	0	2
14.	<i>H. muehlfeldi</i>	85	10
15.	<i>H. nitidifrons confiformis</i>	2	2
16.	<i>Tabanus a. autumnalis</i>	1	0
17.	<i>T. bovinus</i>	3	1
18.	<i>T. bromius</i>	0	4
19.	<i>T. cordiger</i>	42	35
20.	<i>T. maculicornis</i>	64	7
Общее количество		917	176

Таблица 2 – Видовой состав и количество слепней, выведенных в лабораторных условиях из личинок и куколок

№	Вид	Имаго из куколок, выведенных в лаборатории (экз.)		Имаго из куколок, собранных в природе (экз.)	
		Самка	Самец	Самка	Самец
1.	<i>Atylotus fulvus fulvus</i>	5	5	–	–
2.	<i>Chrysops caecutiens caecutiens</i>	258	172	–	–
3.	<i>Chrysops relictus</i>	47	38	–	–
4.	<i>Chrysops viduatus</i>	10	10	1	–
5.	<i>Haematopota pluvialis pluvialis</i>	0	1	–	–
6.	<i>Hybomitra arpadi</i>	1	0	–	–
7.	<i>Hybomitra bimaculata</i>	60	19	7	9
8.	<i>Hybomitra ciureai</i>	12	18	1	1
9.	<i>Hybomitra distinguenda</i>	9	21	1	3
10.	<i>Hybomitra lundbecki</i>	19	12	2	2
11.	<i>Hybomitra lurida</i>	0	3	–	–
12.	<i>Hybomitra muehlfeldi</i>	38	47	5	2
13.	<i>Hybomitra nitidifrons confiformis</i>	0	2	–	–
14.	<i>Tabanus autumnalis autumnalis</i>	0	1	–	–
15.	<i>Tabanus bovinus</i>	2	1	–	–
16.	<i>Tabanus cordiger</i>	24	18	–	–
17.	<i>Tabanus maculicornis</i>	37	27	1	2
Общее количество		522	395	18	19

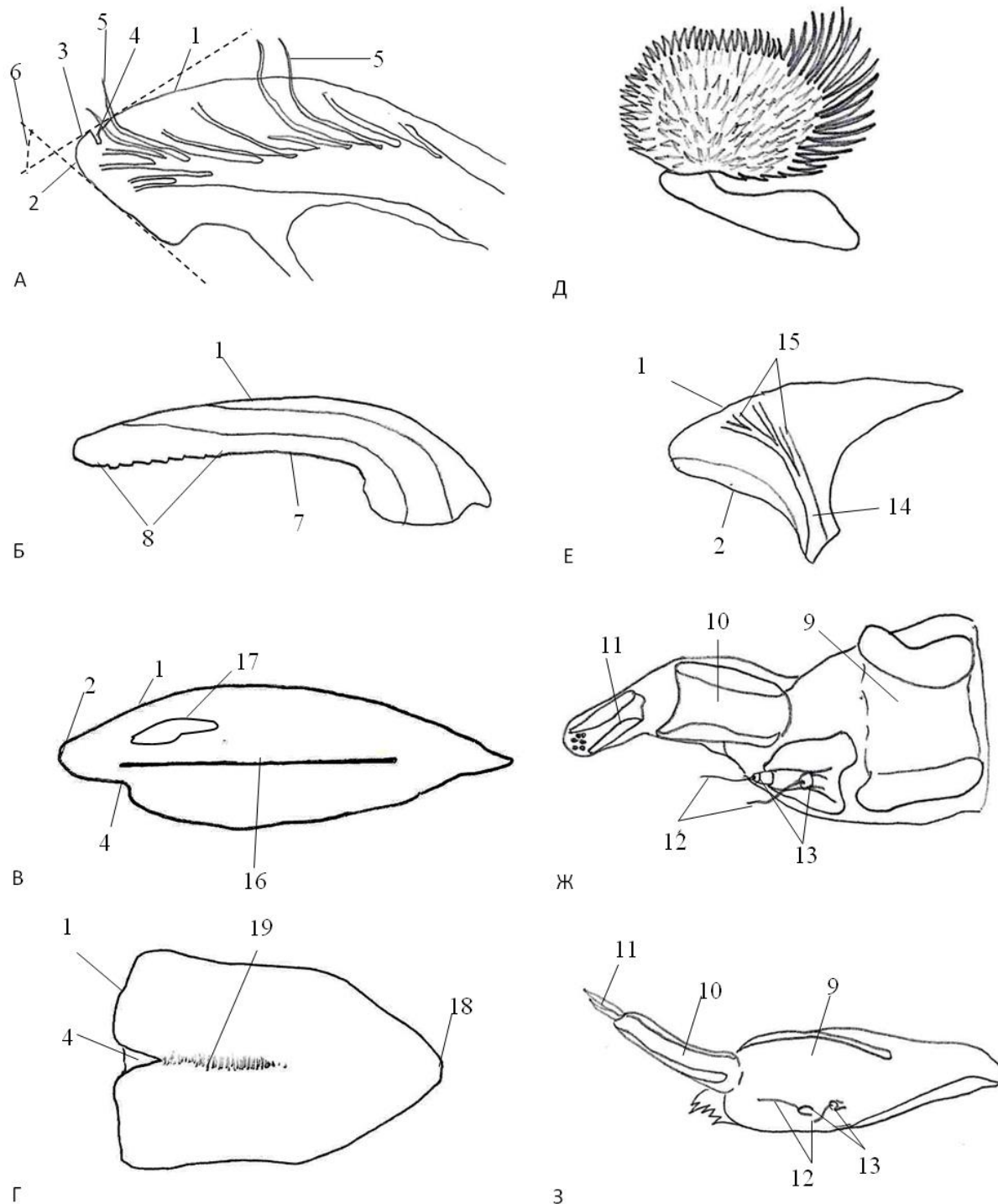


Рисунок 1 — Части ротового аппарата личинки слепня. А — верхняя губа (лабрум), Б — верхняя челюсть (мандибула), В — латеральный склерит, Г — субментум, Д — щётка, Е — нижняя челюсть (максилла или лациния), Ж — максиллярный щупик (нижнечелюстное щупальце), З — антенна (усик). 1 — верхний край, 2 — передний край, 3 — апикальный зубец, 4 — выемка, 5 — волосок, 6 — угол между передним и дорсальным краями, 7 — нижняя сторона, 8 — зубчики, 9 — первый членик, 10 — второй членик, 11 — третий членик, 12 — волосок, 13 — основание волоска, 14 — канал, 15 — разветвления канала (ветви, отходящие от канала), 16 — медиальная линия, 17 — светлое пятно, 18 — задний край, 19 — борозда.

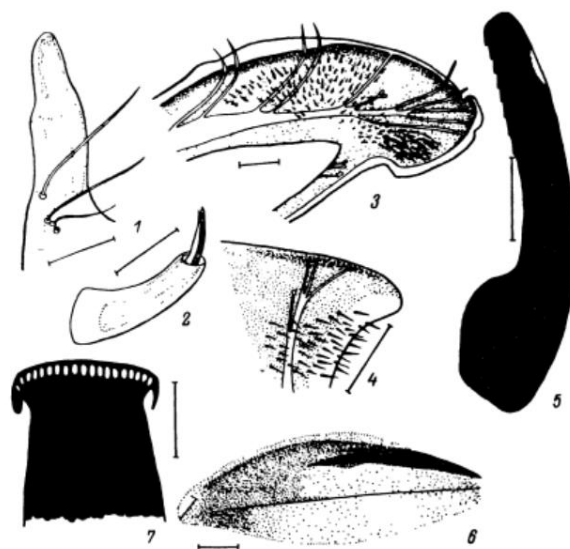


Рисунок 2 – *Hybomitra ciureai*, личинка (по: Лутта, Быкова, 1970): 1 – максиллярный щупик, 2 – антенна, 3 – верхняя губа, 4 – нижняя челюсть, 5 – верхняя челюсть, 6 – латеральный склерит, 7 – переднегрудное дыхальце.

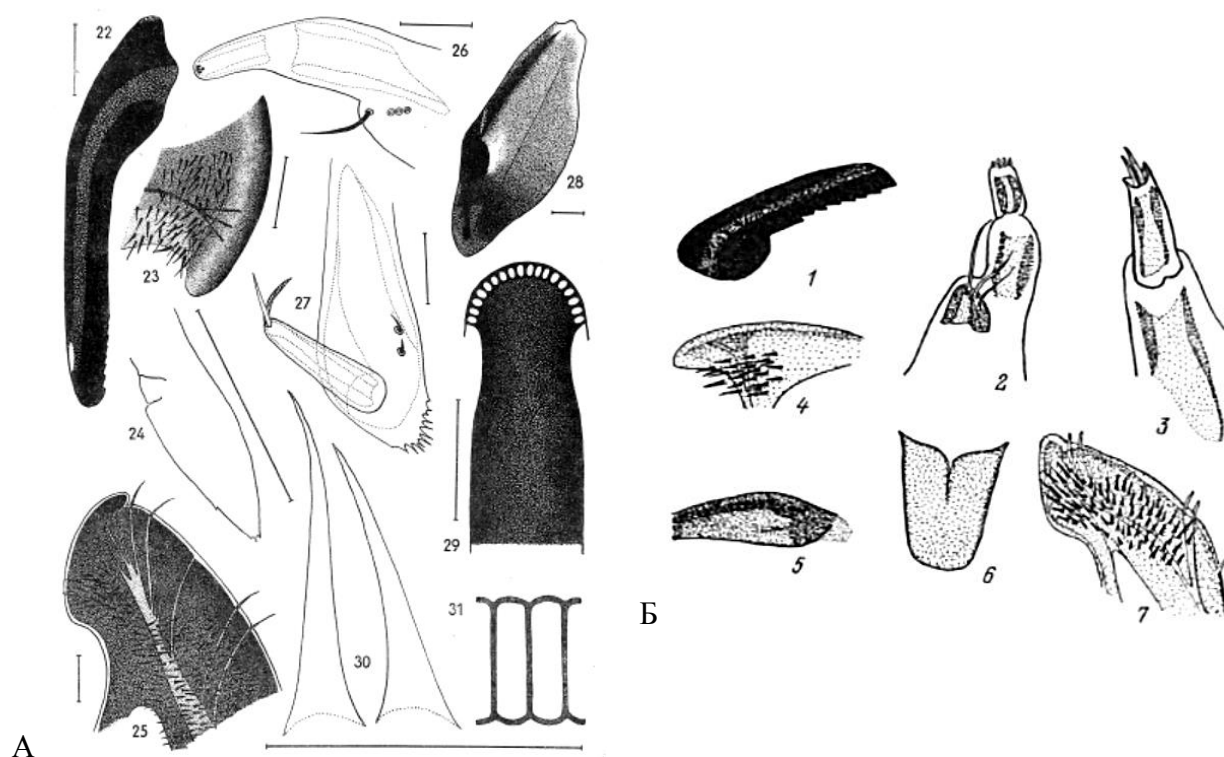


Рисунок 3 – Личинка последнего возраста. А – *Hybomitra nitidifrons confiformis* ChvJa & Moucha, 1971 (по: Jeek, 1977a): 22 – мандибула, 23 – максилла, 24 – глосса, 25 – клипеус и нижняя губа, 26 – максиллярный щупик, 27 – антенна, 28 – латеральный склерит, 29 – переднегрудное дыхальце, 30 – крупные шипы преанальной борозды, 31 – кутикулярные стержни заднего дыхальца, вид сбоку. Б – *Hybomitra ciureai* (по: Быкова, 1992): 1 – верхняя челюсть, 2 – максиллярный щупик, 3 – антенна, 4 – нижняя челюсть, 5 – латеральный склерит, 6 – субментум, 7 – верхняя губа.

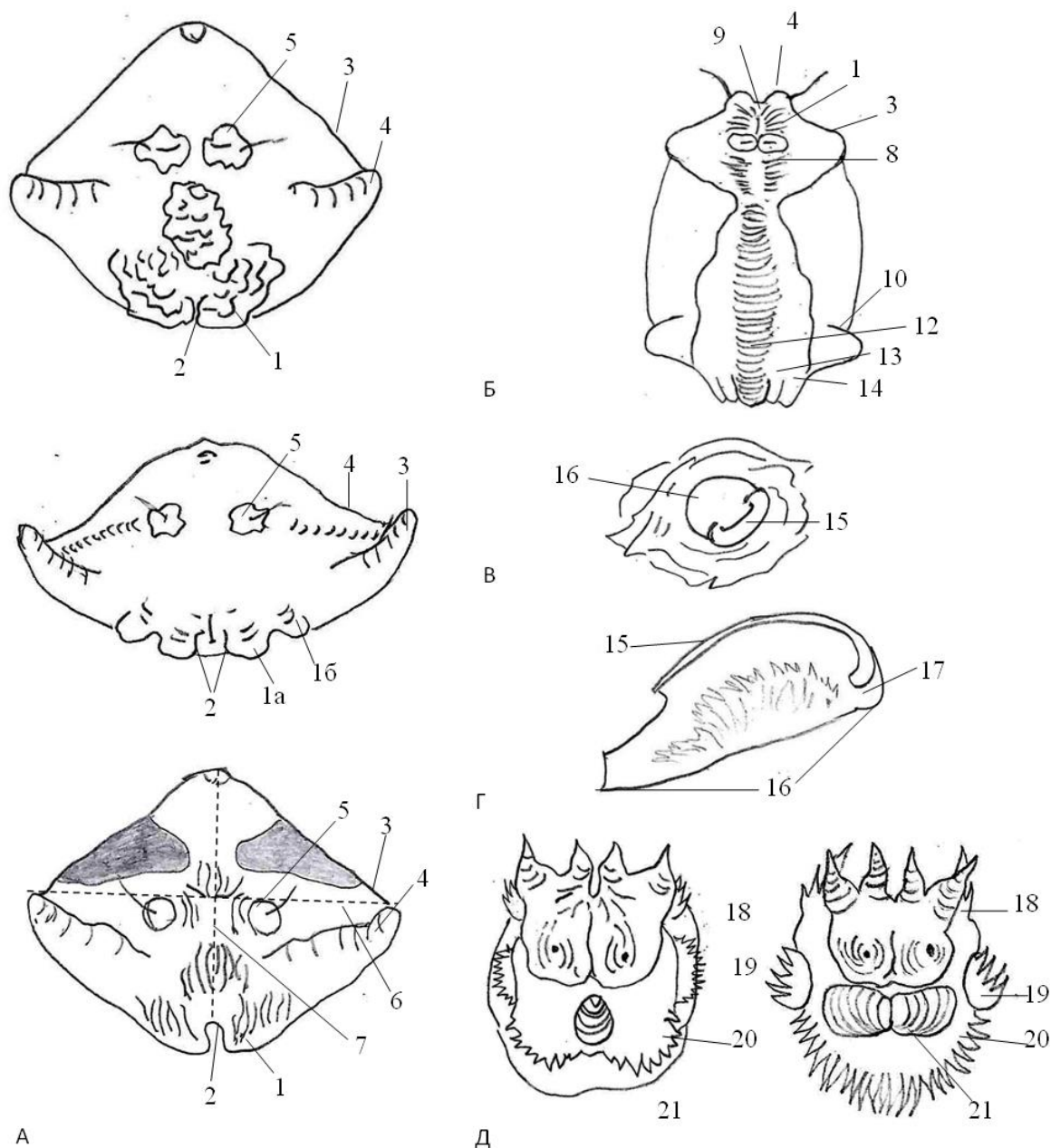


Рисунок 4 — Морфологические элементы экзувия куколки слепня. А — головной щит с фронтальной стороны (сверху вниз — род *Atylotus*, *Chrysops*, *Hybomitra*), Б — головной щит с вентральной стороны, В — среднегрудное дыхальце, Г — брюшное дыхальце, Д — анальная розетка с бахромой (с задней стороны) (слева — самки, справа — самца). 1 — фронтальные бугорки (а — внутренний, б — наружный), 2 — щель, 3 — антеннальные покрывшки, 4 — теменные бугорки, 5 — эпикраниальный шов, 6 — расстояние между концами антеннальных покрывшек, 7 — высота щита, 8 — лобные швы, 9 — лобная борозда, 10 — покрывшка нижнечелюстного щупика, 12 — покрывшка хоботка, 13 — покрывшка верхней челюсти, 14 — покрывшка нижней челюсти, 15 — перитрема, 16 — площадка грудного дыхальца, 17 — дыхальцевый холмик, 18 — дорсолатеральные гребни, 19 — латеральные гребни, 20 — вентральная преанальная бахрома шипов, 21 — преанальные бугры.

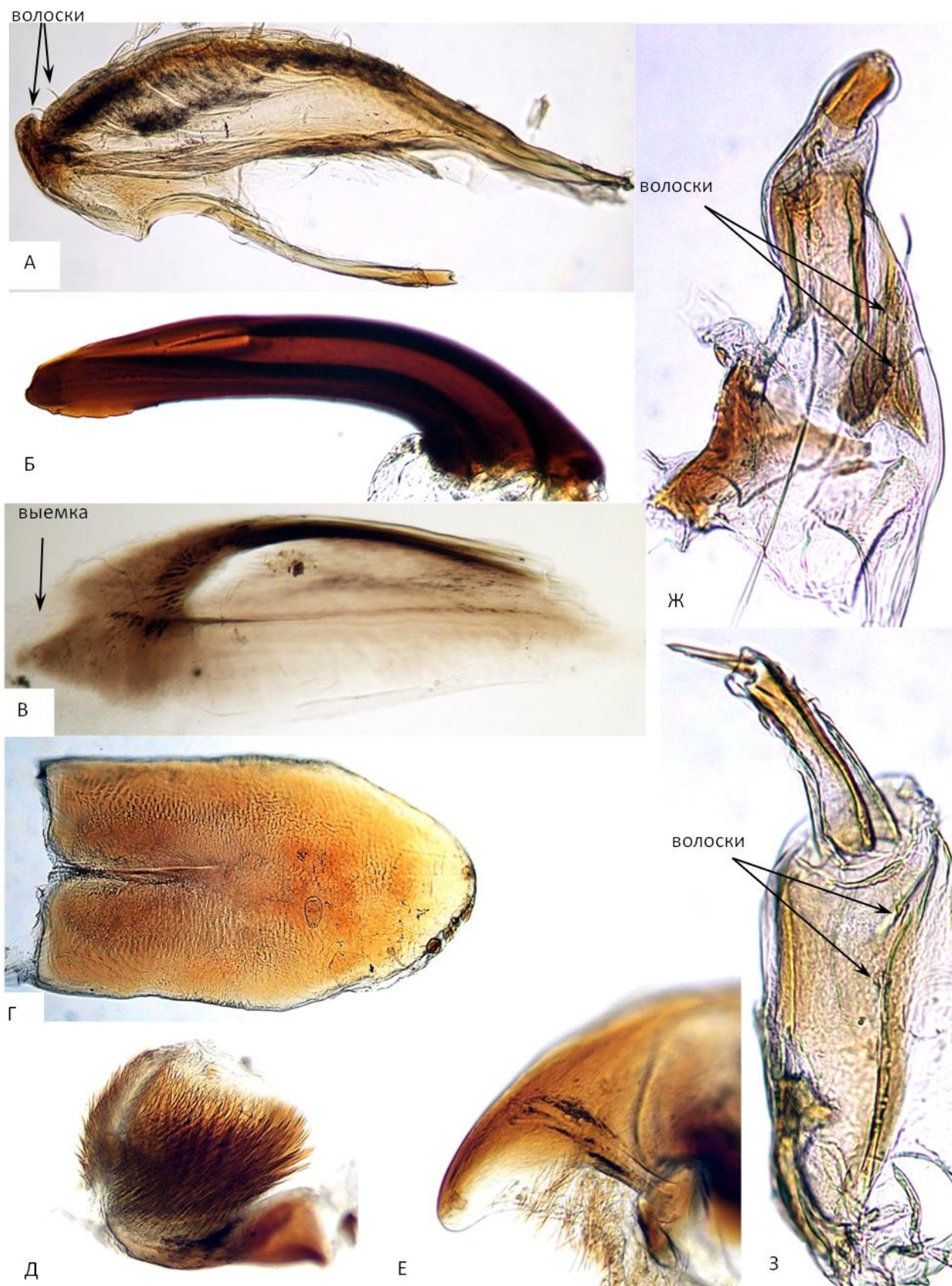


Рисунок 5 — Части ротового аппарата личинки *Atylotys fulvus fulvus* (Meigen, 1820). А — лабрум, Б — мандибула, В — латеральный склерит, Г — субментум, Д — щётка, Е — максилла, Ж — максиллярный щупик, З — антенна.

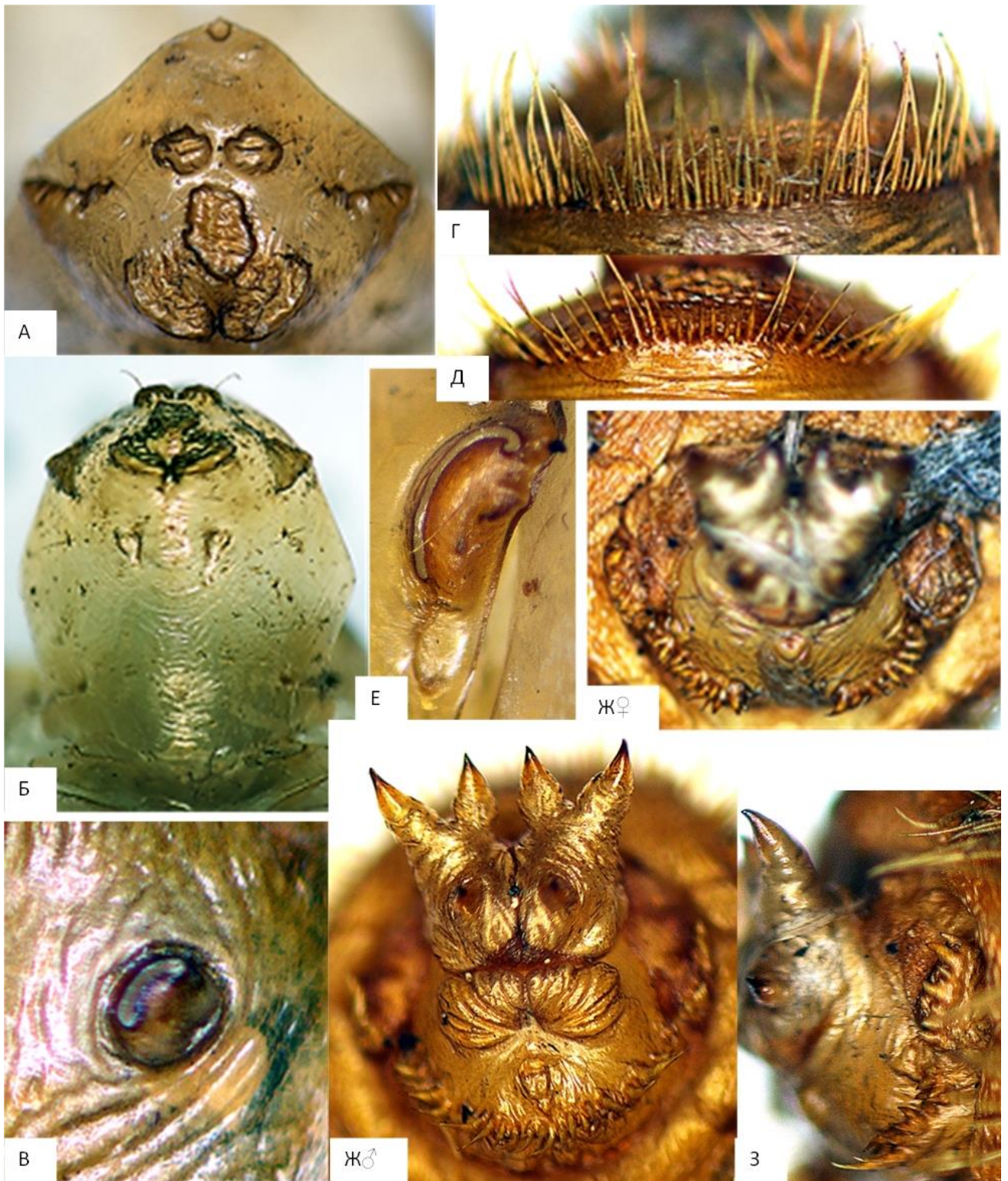


Рисунок 6 — Куколка *Atylotys fulvus fulvus* (Meigen, 1820). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Е – среднегрудное дыхальце, Ж – анальная розетка вид сзади, Ж♂ – анальная розетка вид сзади (самец), З – анальная розетка вид сбоку.

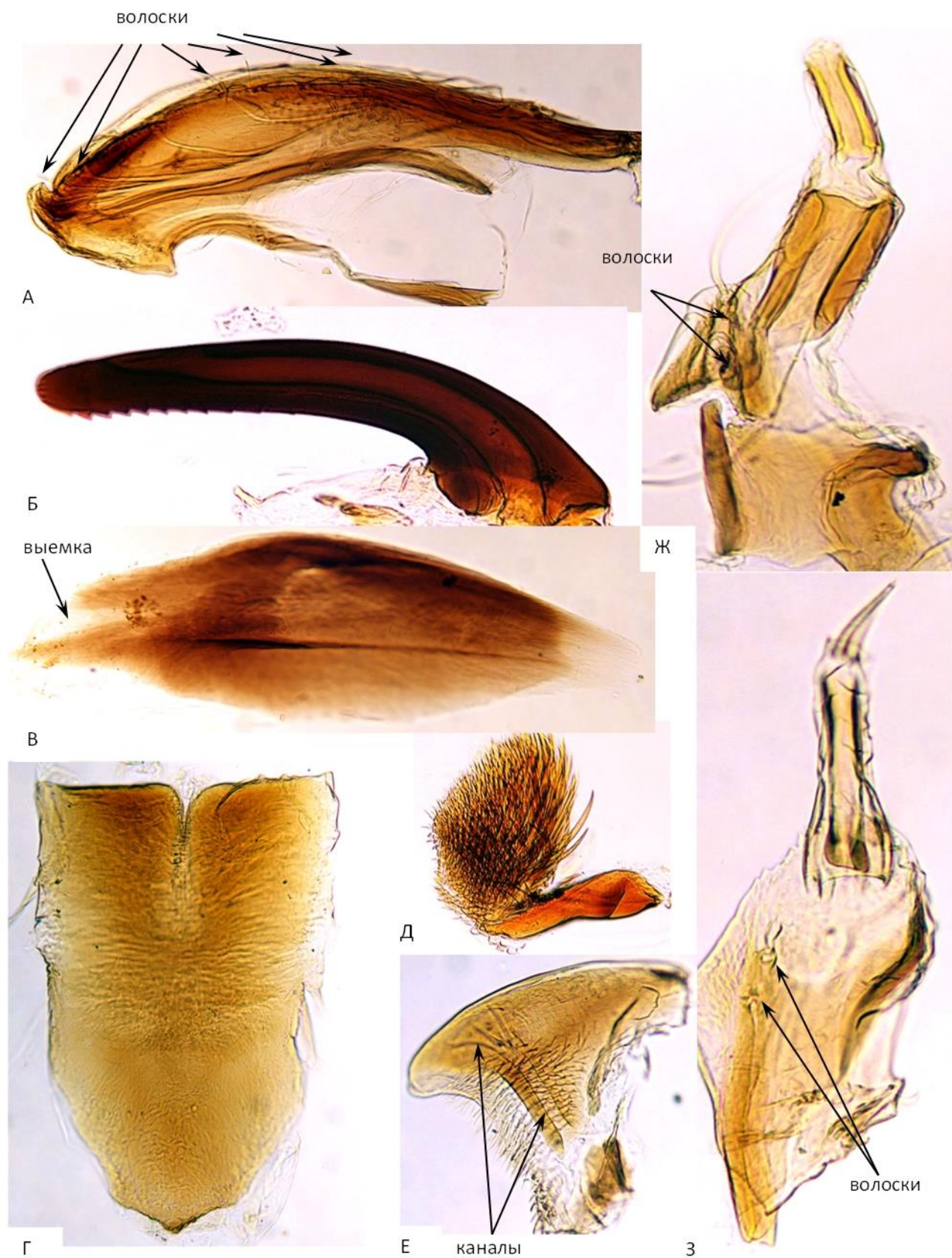


Рисунок 7 — Части ротового аппарата личинки *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826). А — лабрум, Б — мандибула, В — латеральный склерит, Г — субментум, Д — щётка, Е — максилла, Ж — максиллярный щупик, З — антенна.

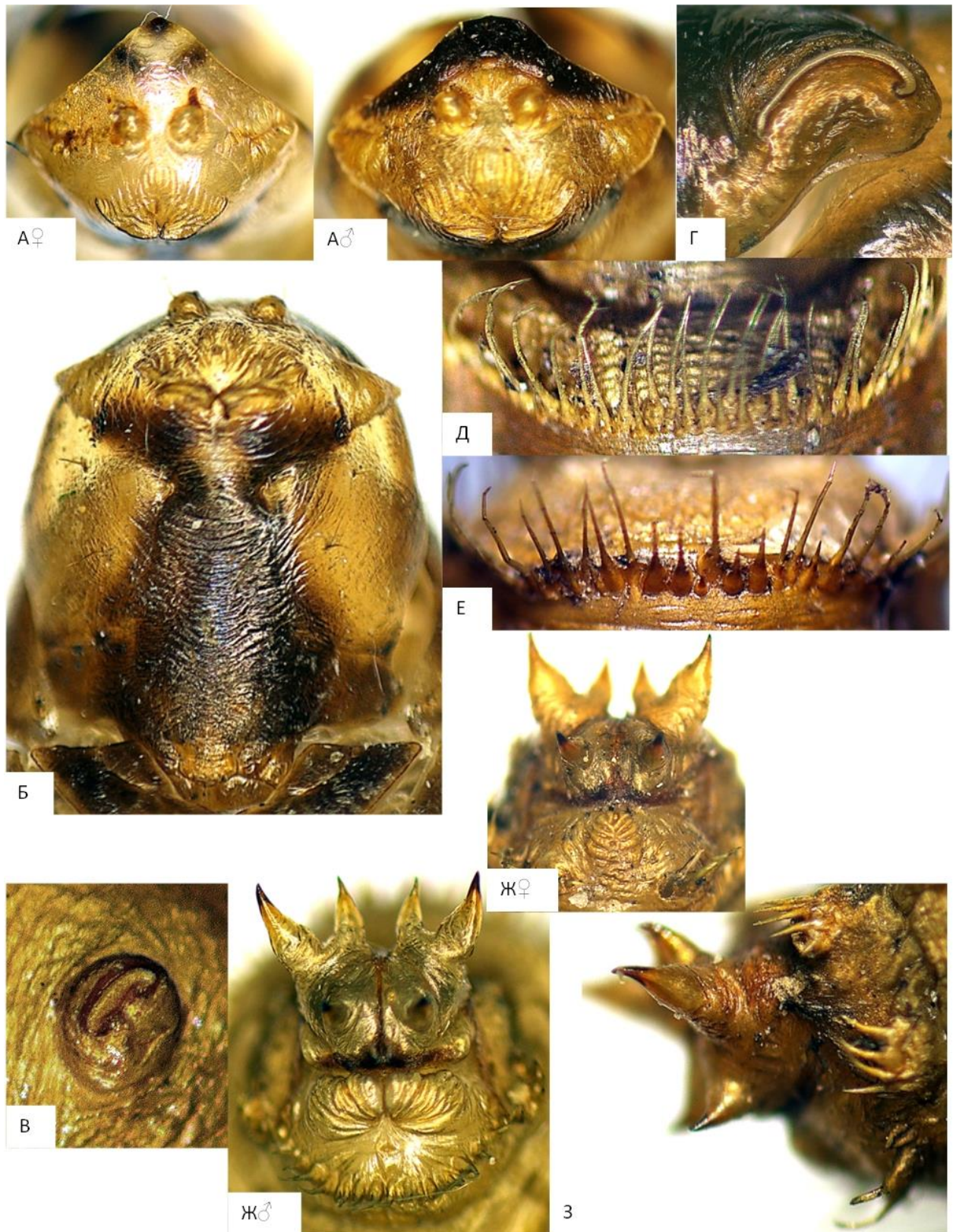


Рисунок 8 — Куколка *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – среднегрудное дыхальце, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Е – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Ж – анальная розетка вид сзади, З – анальная розетка вид сбоку.

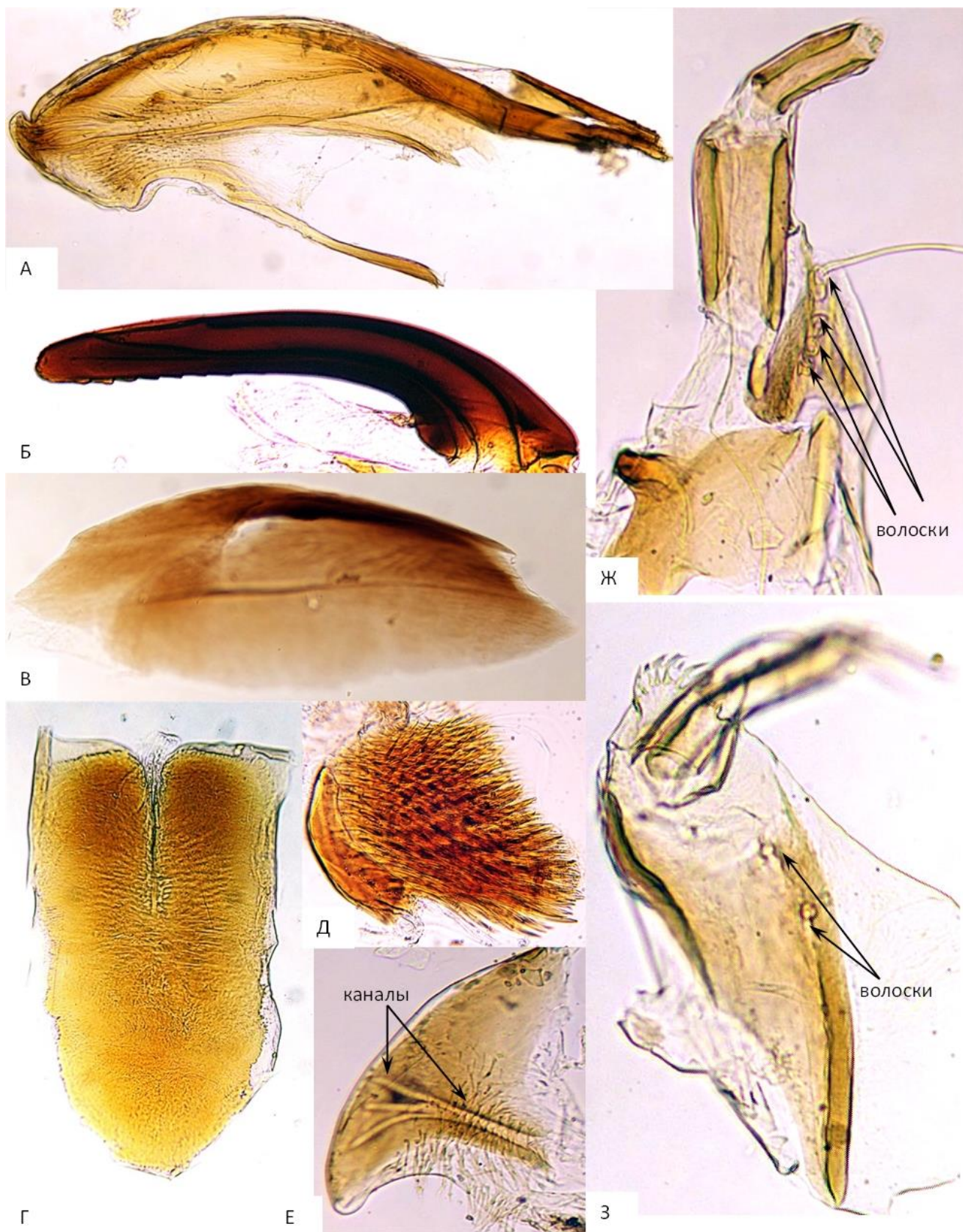


Рисунок 9 — Части ротового аппарата личинки *Hybomitra ciureai* (Ségué, 1937). А – лабрум, Б – мандибула, В – латеральный склерит, Г – субментум, Д – щётка, Е – максилла, Ж – максиллярный щупик, З – антенна.



Рисунок 10 — Куколка *Hybomitra ciureai* (Seguy, 1937). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Е – среднегрудное дыхальце, Ж – анальная розетка вид сзади, З – анальная розетка вид сбоку.

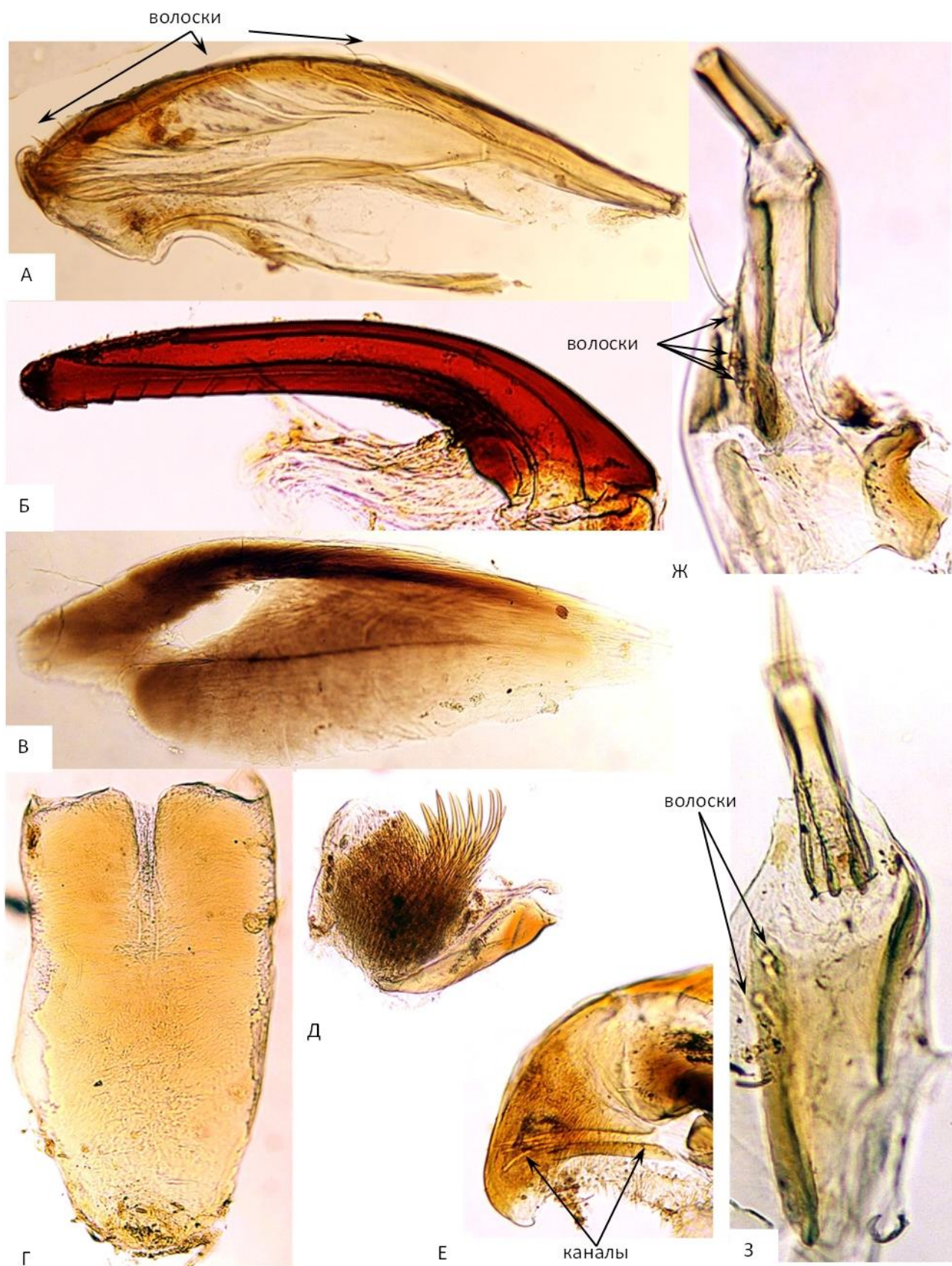


Рисунок 11 — Части ротового аппарата личинки *Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909). А – лабрум, Б – мандибула, В – латеральный склерит, Г – субментум, Д – щётка, Е – максилла, Ж – максиллярный щупик, З – антенна.

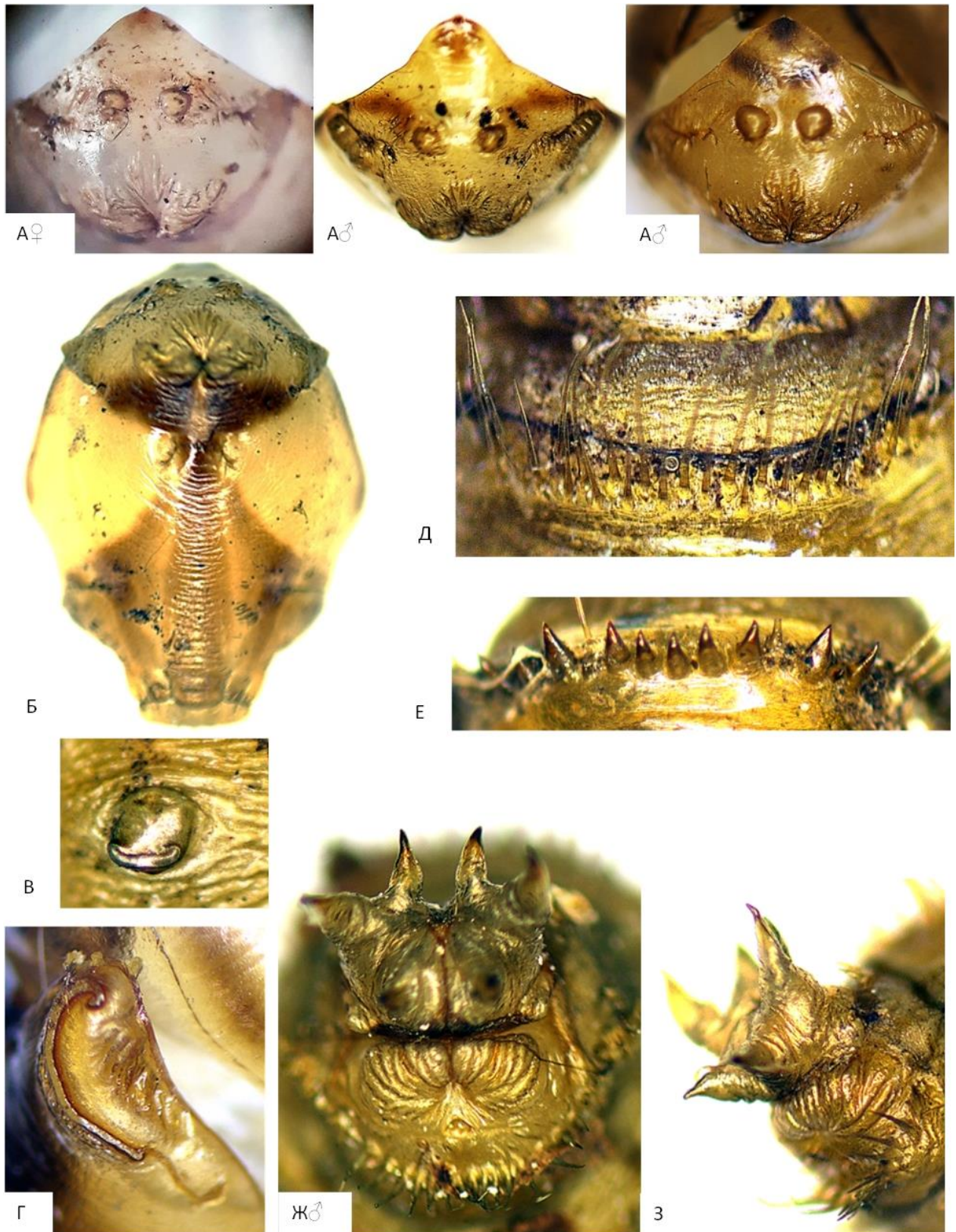


Рисунок 12 — Куколка *Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909). А – головной щит с фронтальной стороны (сверху – самка, снизу – самцы), Б – головной щит с вентральной стороны, В – среднегрудное дыхальце, Г – брюшное дыхальце, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Е – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Ж – анальная розетка вид сзади, З – анальная розетка вид сбоку.

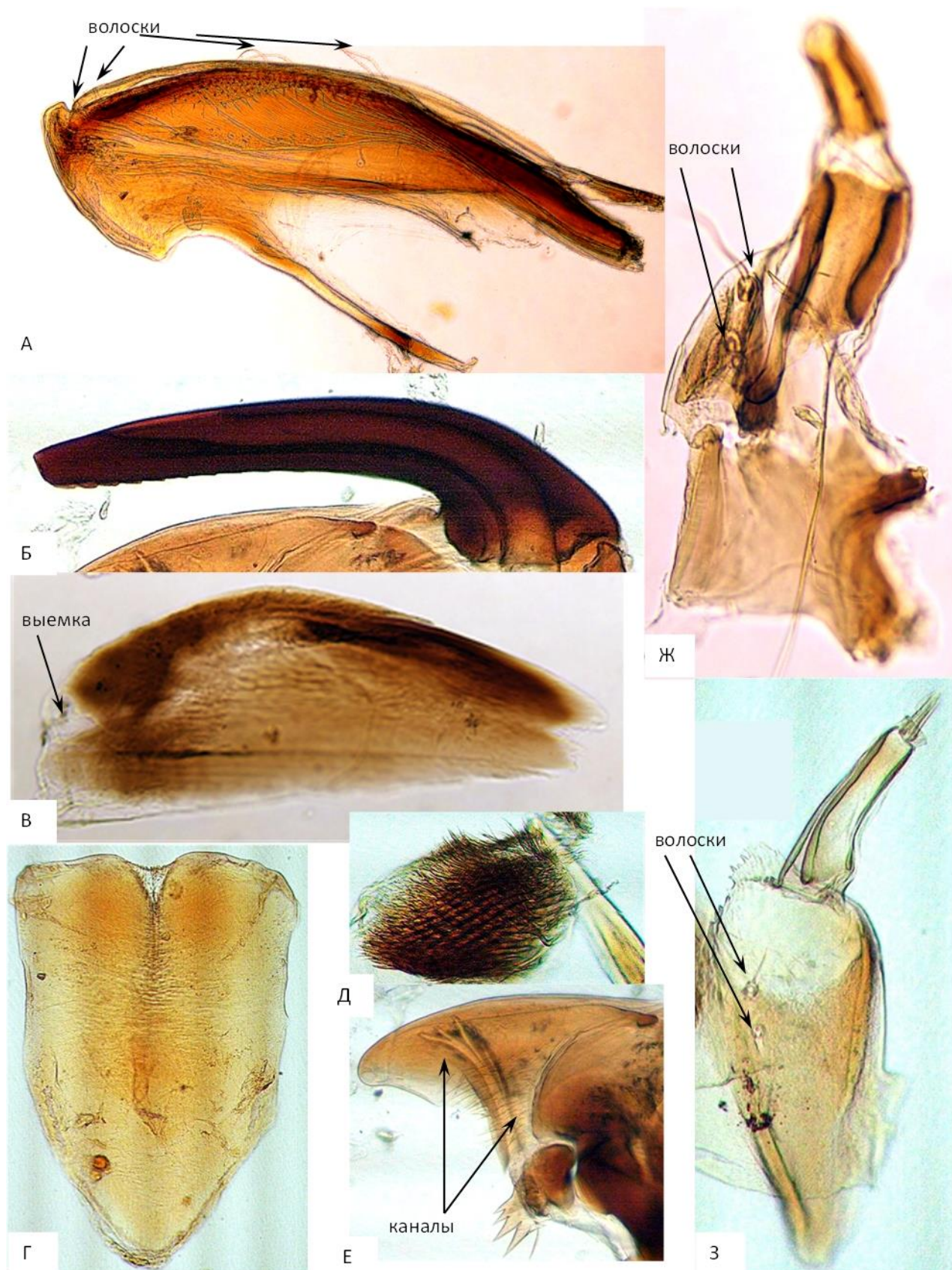


Рисунок 13 — Части ротового аппарата личинки *Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960). А – лабрум, Б – мандибула, В – латеральный склерит, Г – субментум, Д – щётка, Е – максилла, Ж – максиллярный щупик, З – антенна.



Рисунок 14 — Куколка *Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Е – среднегрудное дыхальце, Ж – анальная розетка вид сзади, З – анальная розетка вид сбоку.

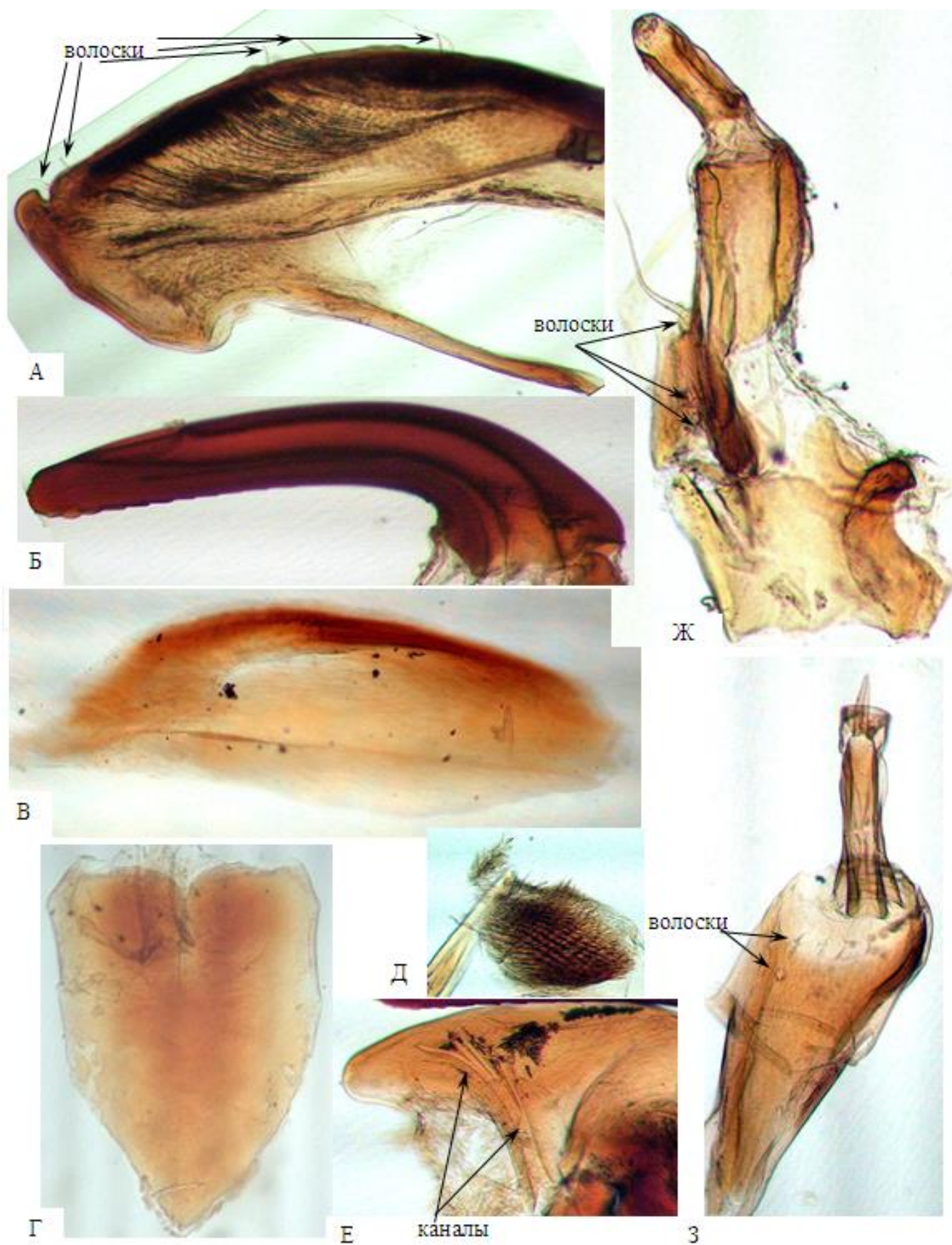


Рисунок 15 — Части ротового аппарата личинки *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817). А – лабрум, Б – мандибула, В – латеральный склерит, Г – субментум, Д – щётка, Е – максилла, Ж – максиллярный щупик, З – антенна.

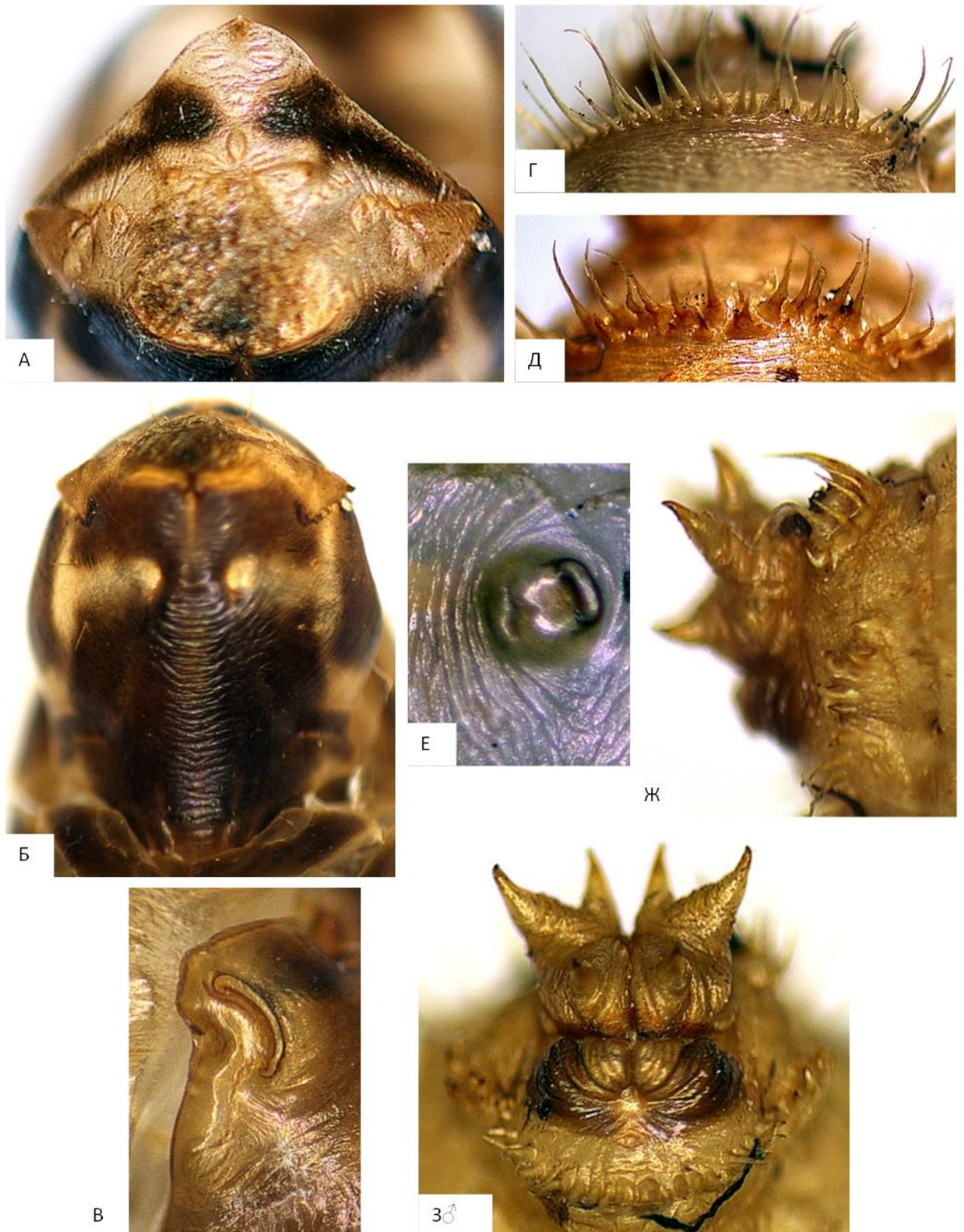


Рисунок 16 — Куколка *Hybomitra lurida* (Fallen, 1817). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – среднегрудное дыхальце, Г – брюшное дыхальце, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Е – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Ж – анальная розетка вид сбоку, З – анальная розетка вид сзади (самец).

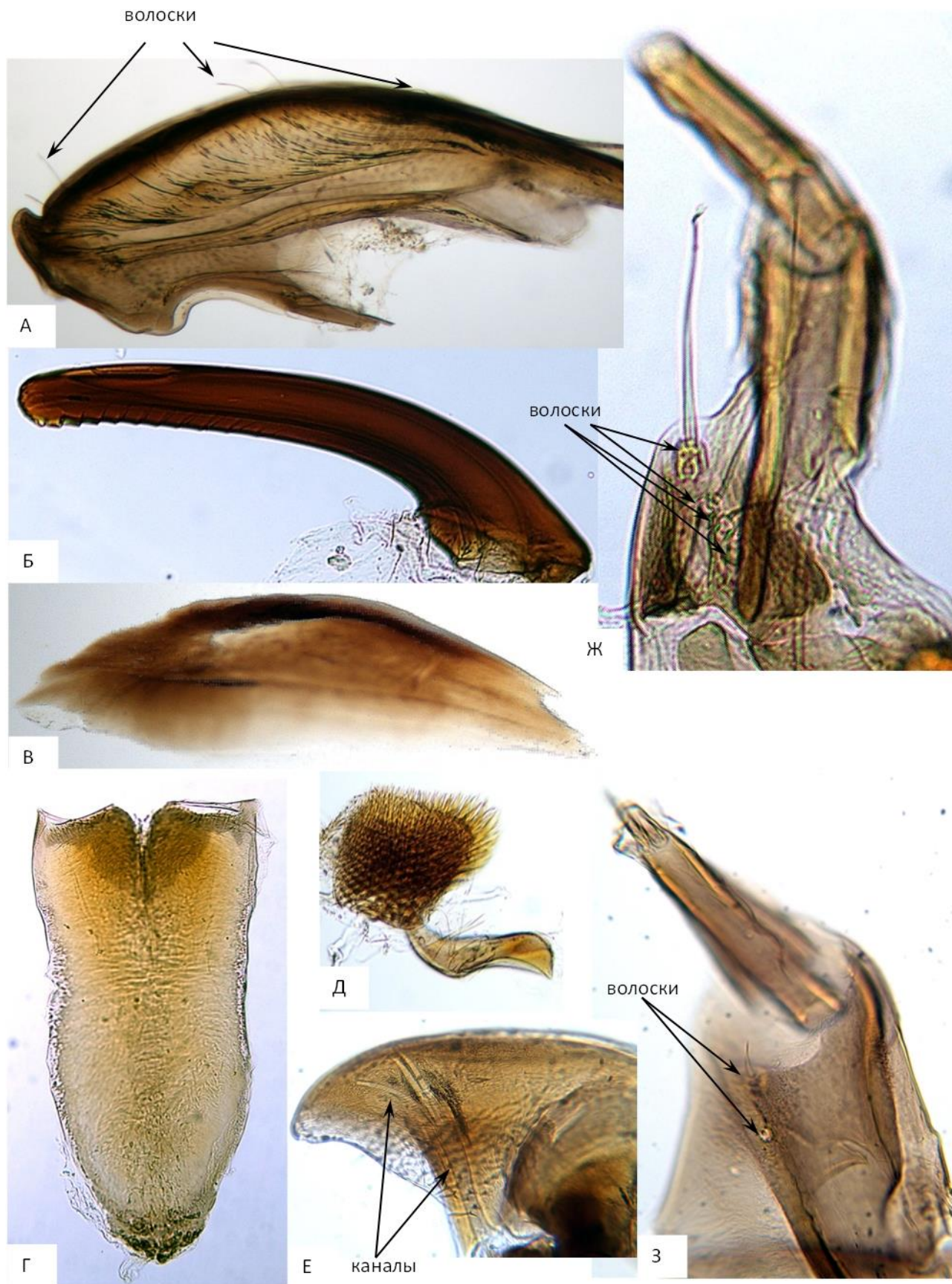


Рисунок 17 — Части ротового аппарата личинки *Hybomitra muehlfeldi* (Brauer, 1880). А — лабрум, Б — мандибула, В — латеральный склерит, Г — субментум, Д — щётка, Е — максилла, Ж — максиллярный щупик, З — антенна.



Рисунок 18 — Куколка *Hybomitra muehlfeldi* (Brauer, 1880). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Е – среднегрудное дыхальце, Ж – анальная розетка вид сзади, З – анальная розетка вид сбоку.

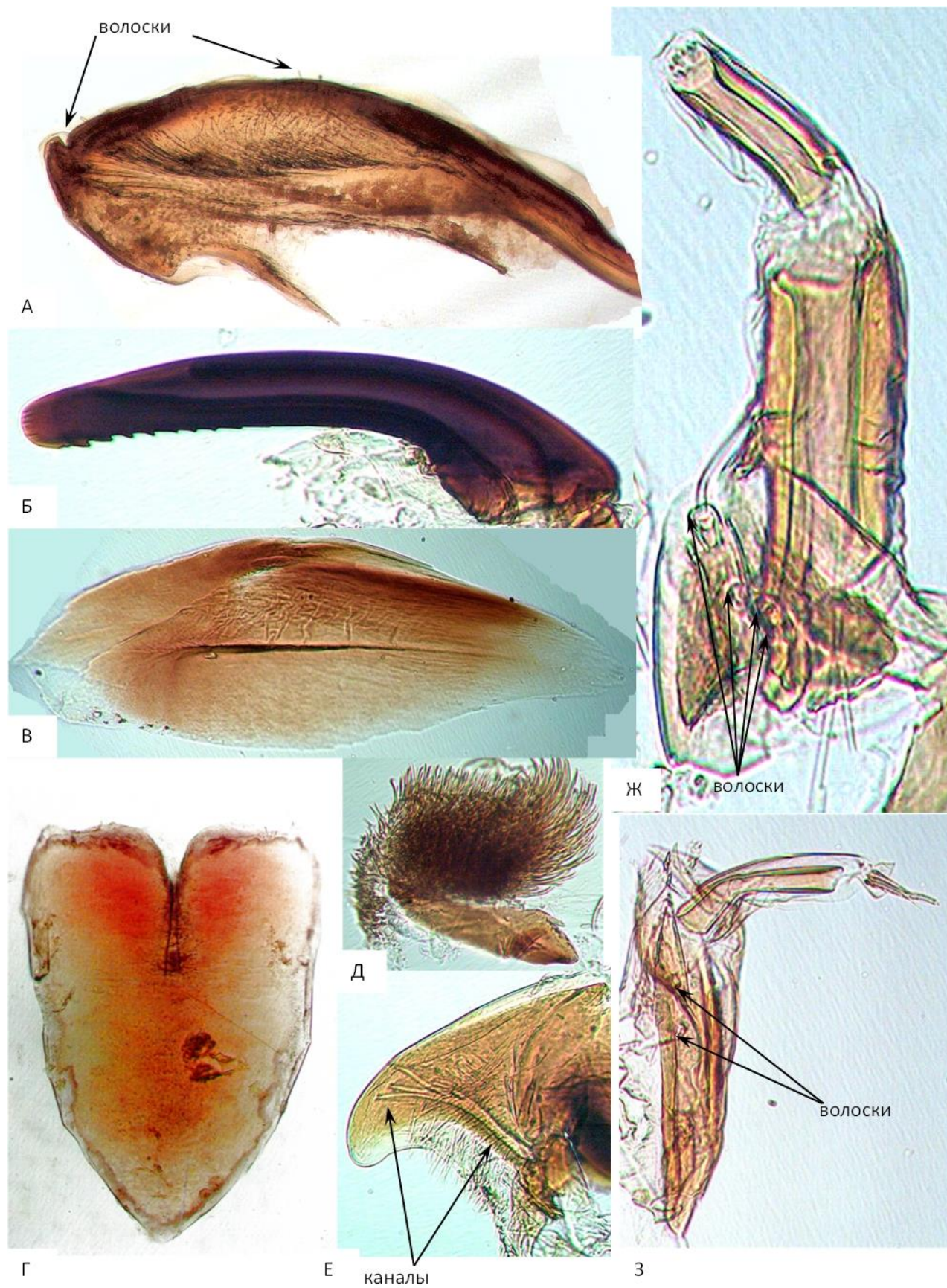


Рисунок 19 — Части ротового аппарата личинки *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Chvala et Moucha, 1971). А – лабрум, Б – мандибула, В – латеральный склерит, Г – субментум, Д – щётка, Е – максилла, Ж – максиллярный щупик, З – антенна.

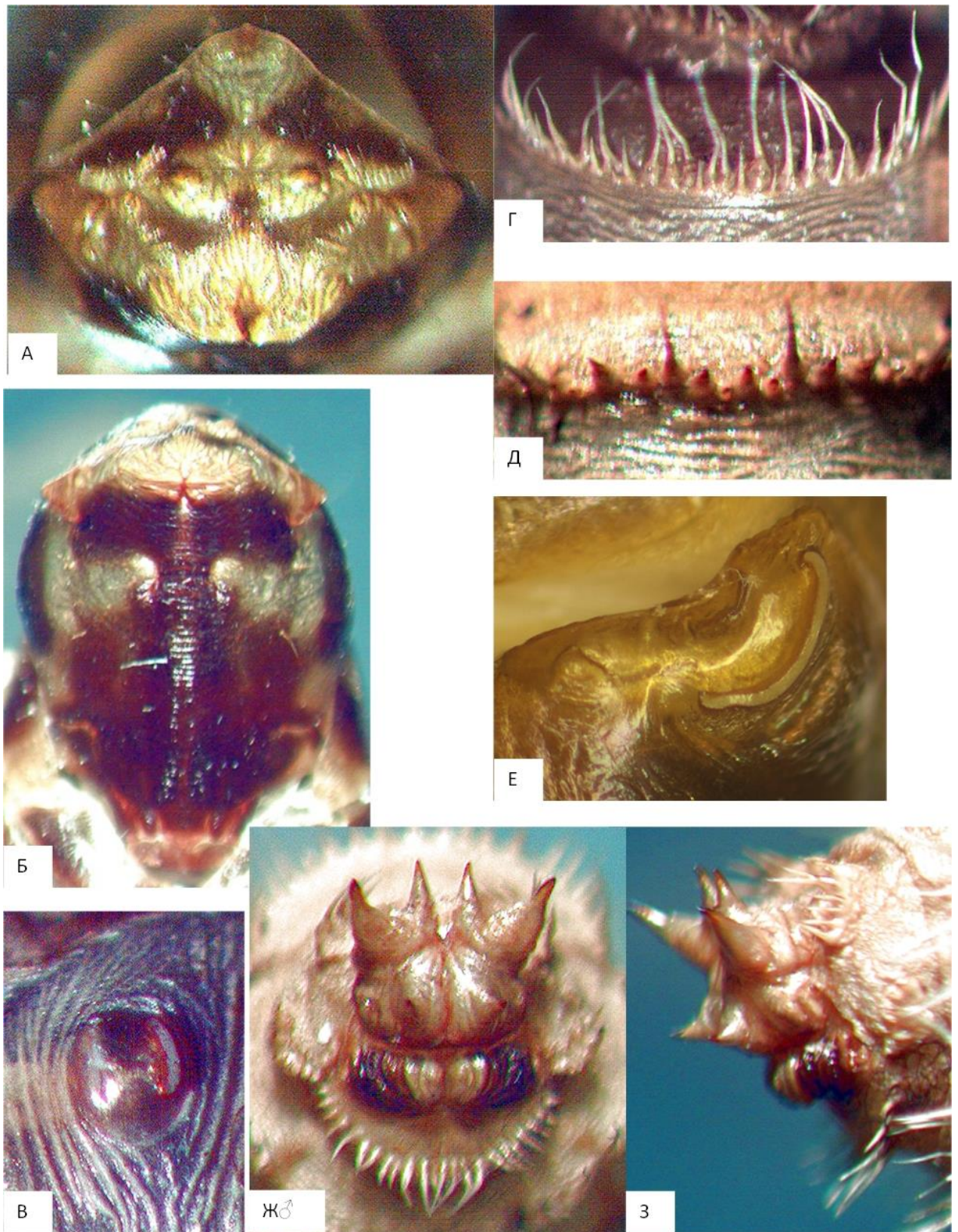


Рисунок 20 — Куколка *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Szilady, 1914). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – среднегрудное дыхальце, Г – брюшное дыхальце, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Е – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Ж – анальная розетка вид сзади (самец), З – анальная розетка вид сбоку.



Рисунок 21 — Части ротового аппарата личинки *Tabanus cordiger* (Meigen, 1820). А – лабрум, Б – мандибула, В – щётка, Г – антенна, Д – максиллярный щупик, Е – максилла, Ж – латеральный склерит, З – субментум.

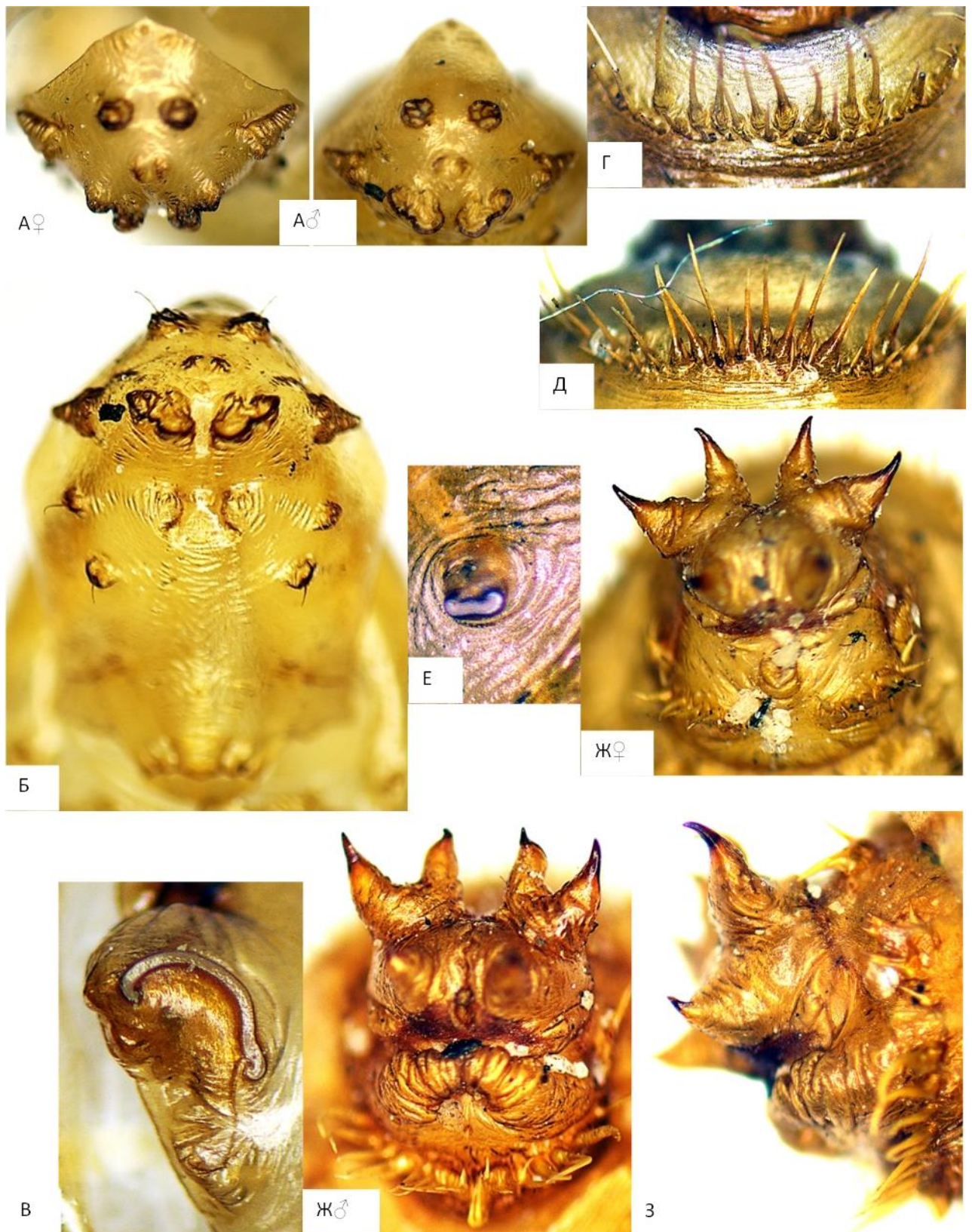


Рисунок 22 — Куколка *Tabanus cordiger* (Meigen, 1820). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – среднегрудное дыхальце, Г – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Е – брюшное дыхальце, Ж – анальная розетка вид сзади, З – анальная розетка вид сбоку.

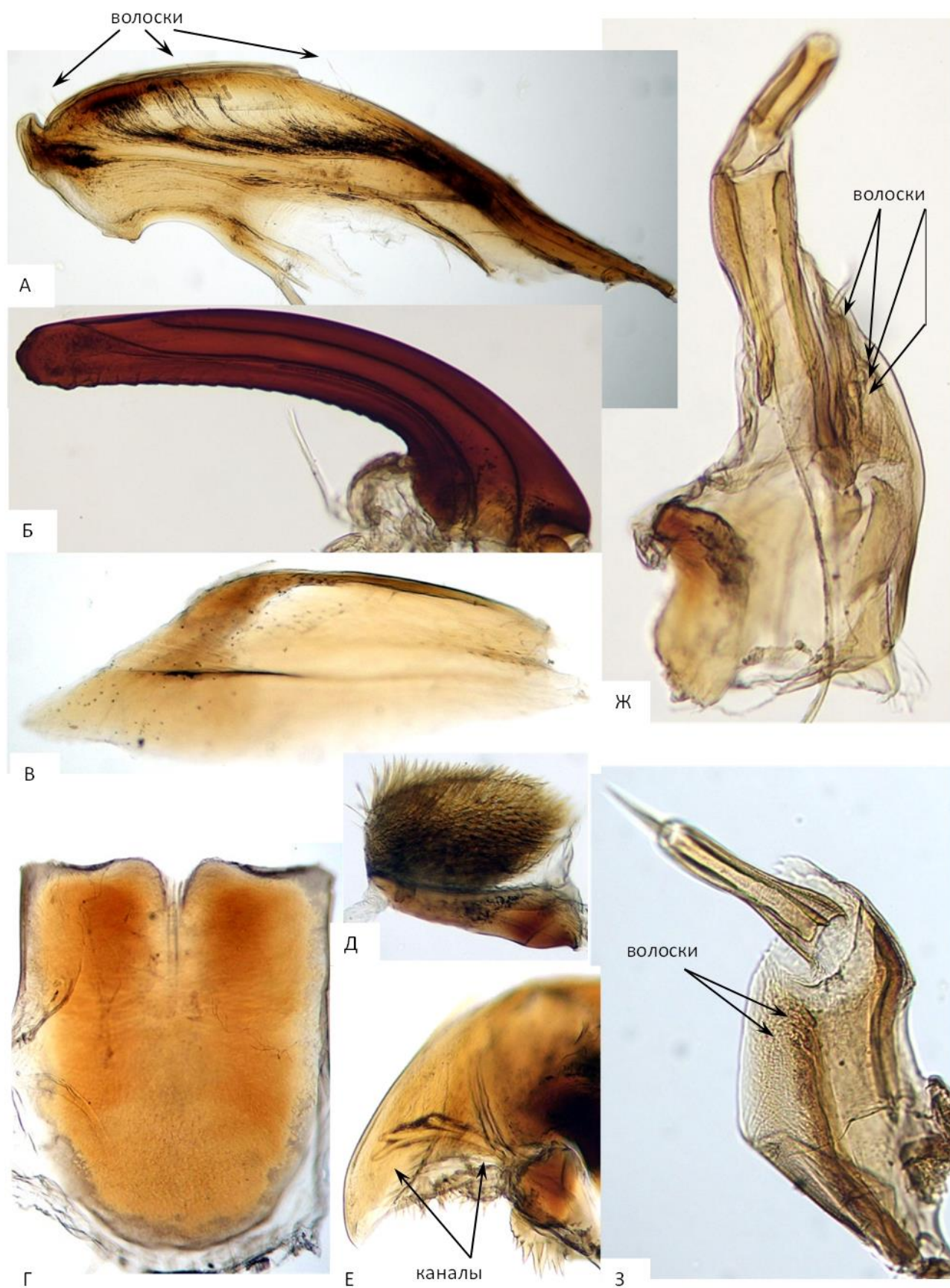


Рисунок 23 — Части ротового аппарата личинки *Tabanus maculicornis* (Zetterstedt, 1842). А — лабрум, Б — мандибула, В — щётка, Г — антенна, Д — максиллярный щупик, Е — максилла, Ж — латеральный склерит, З — субментум.



Рисунок 24 — Куколка *Tabanus maculicornis* (Zetterstedt, 1842). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – среднегрудное дыхальце, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Е – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Ж – анальная розетка вид сзади, З – анальная розетка вид сбоку.

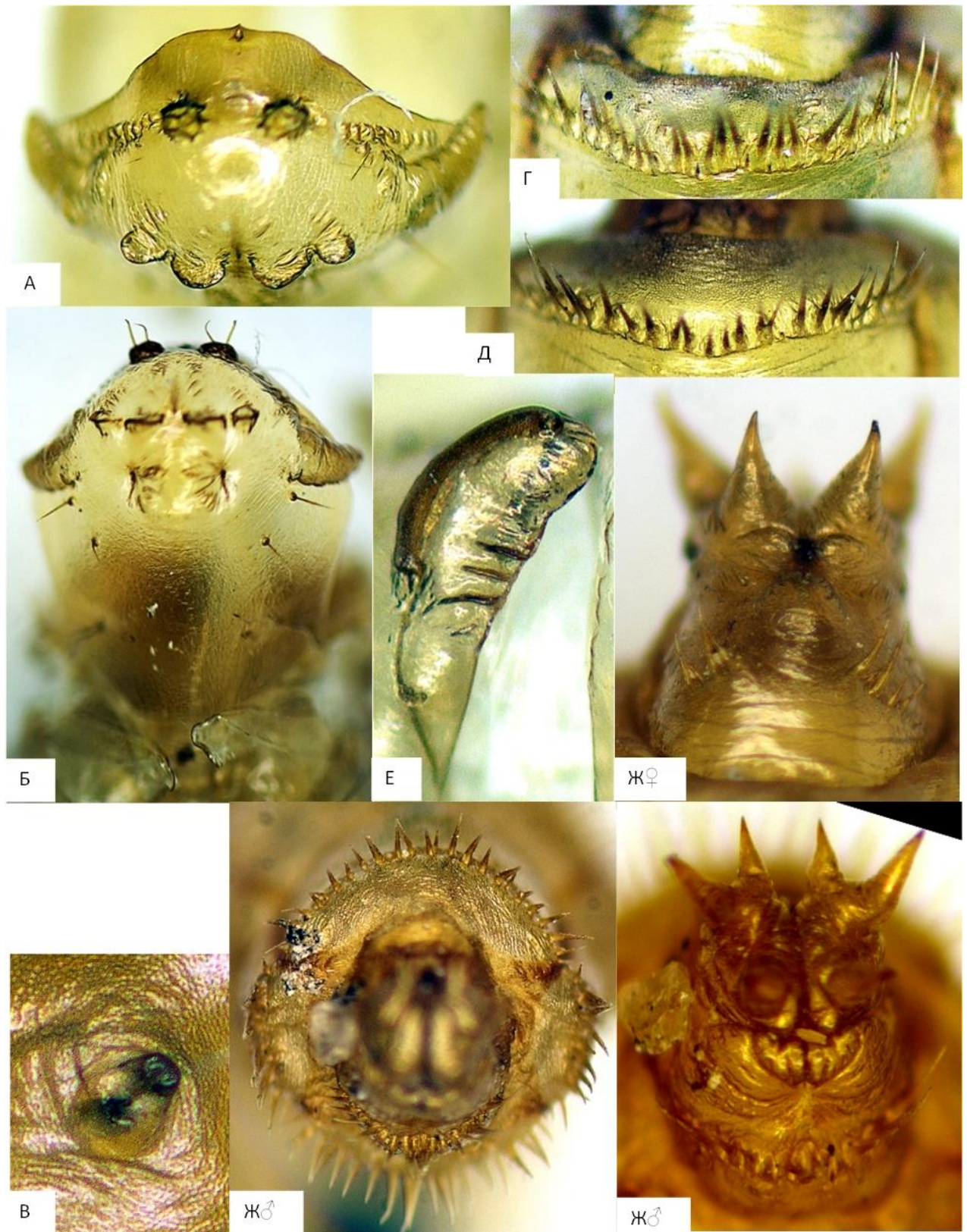


Рисунок 25 — Куколка *Chrysops caecutiens caecutiens* (Linnaeus, 1758). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Е – среднегрудное дыхальце, Ж – анальная розетка вид сзади.

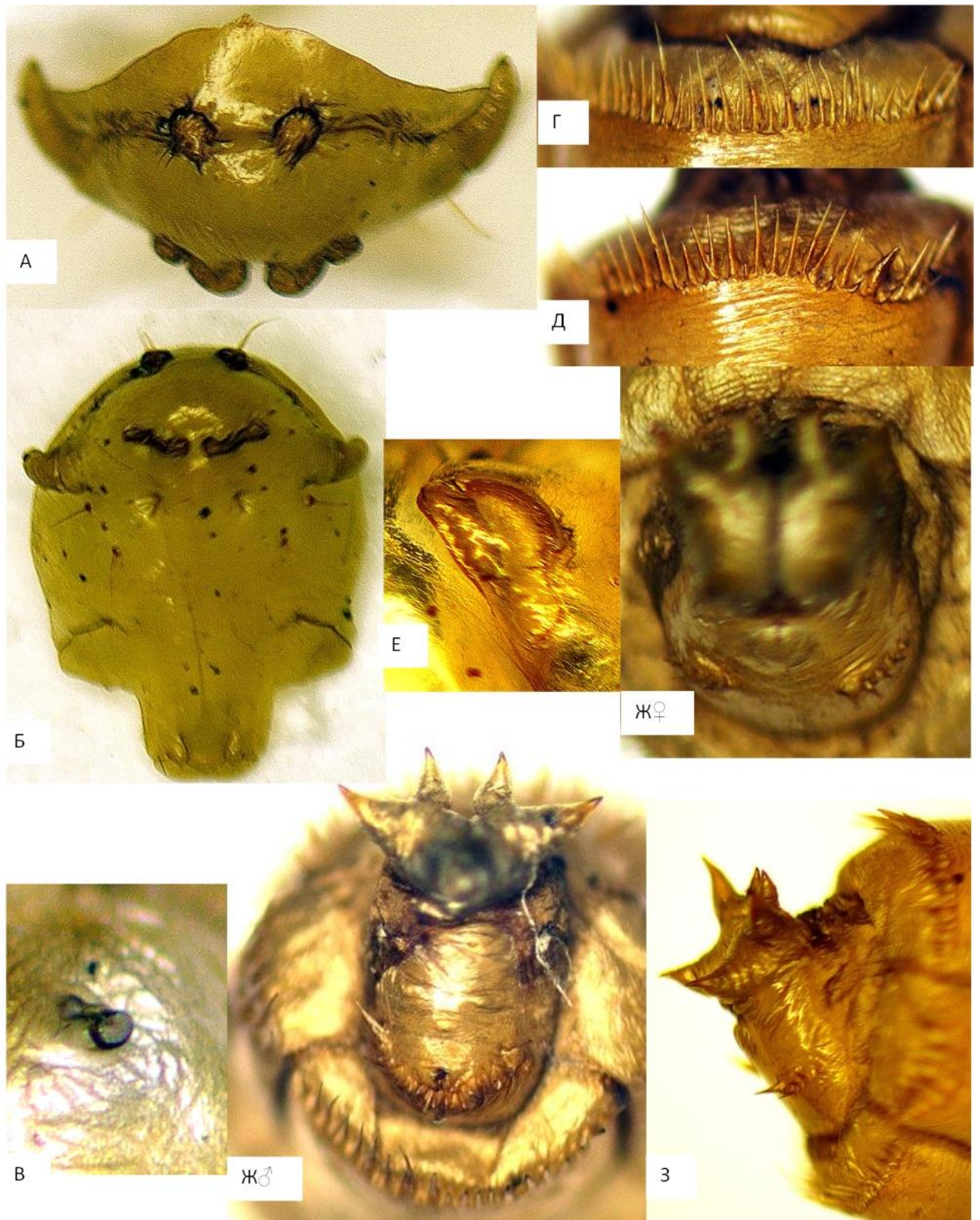


Рисунок 26 — Куколка *Chrysops relictus* (Meigen, 1820). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Е – среднегрудное дыхальце, Ж – анальная розетка вид сзади, Ж – анальная розетка вид сзади, З – анальная розетка вид сбоку.

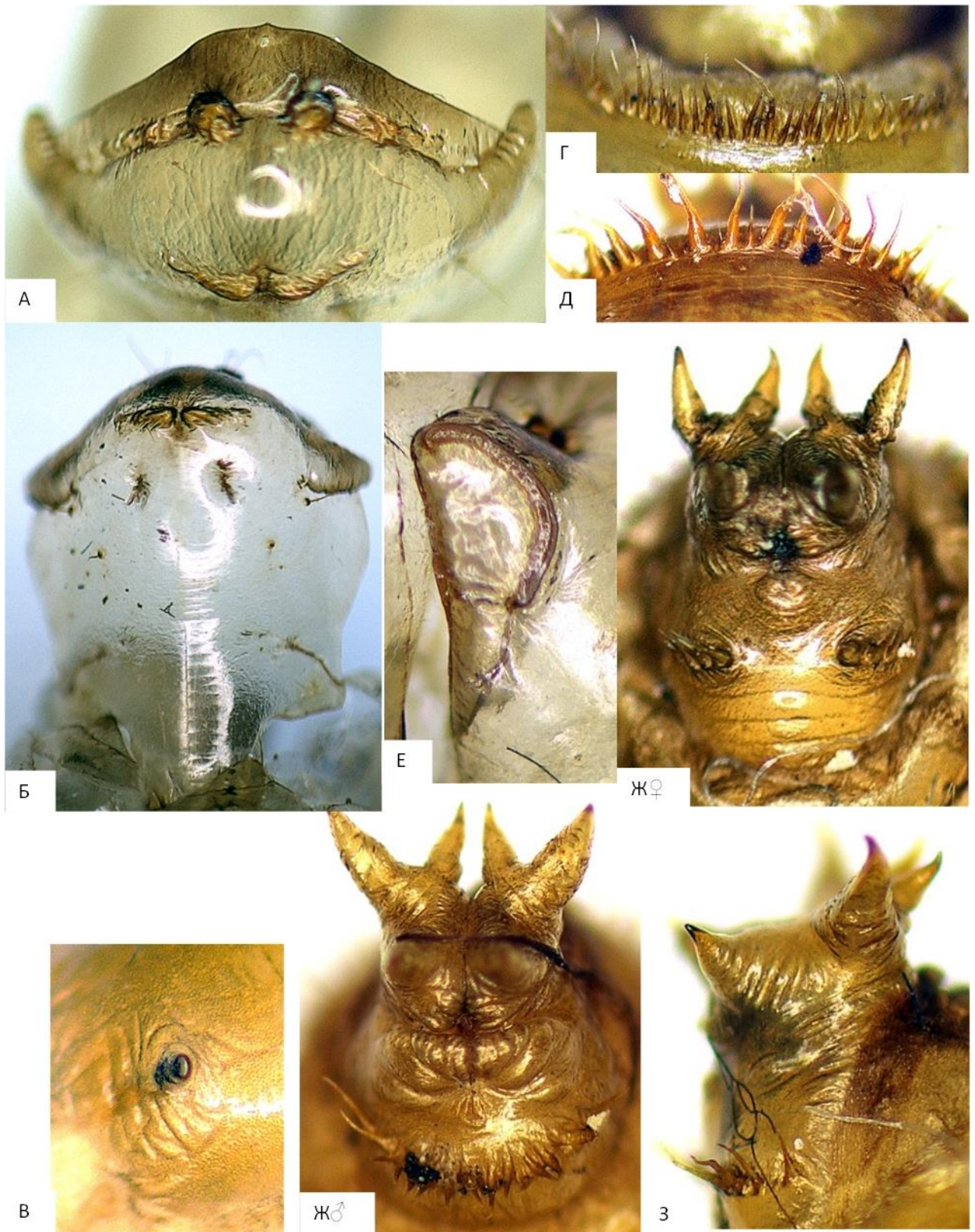


Рисунок 27 — Куколка *Chrysops viduatus* (Fabricius, 1794). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Е – среднегрудное дыхальце, Ж – анальная розетка вид сзади, З – анальная розетка вид сбоку.

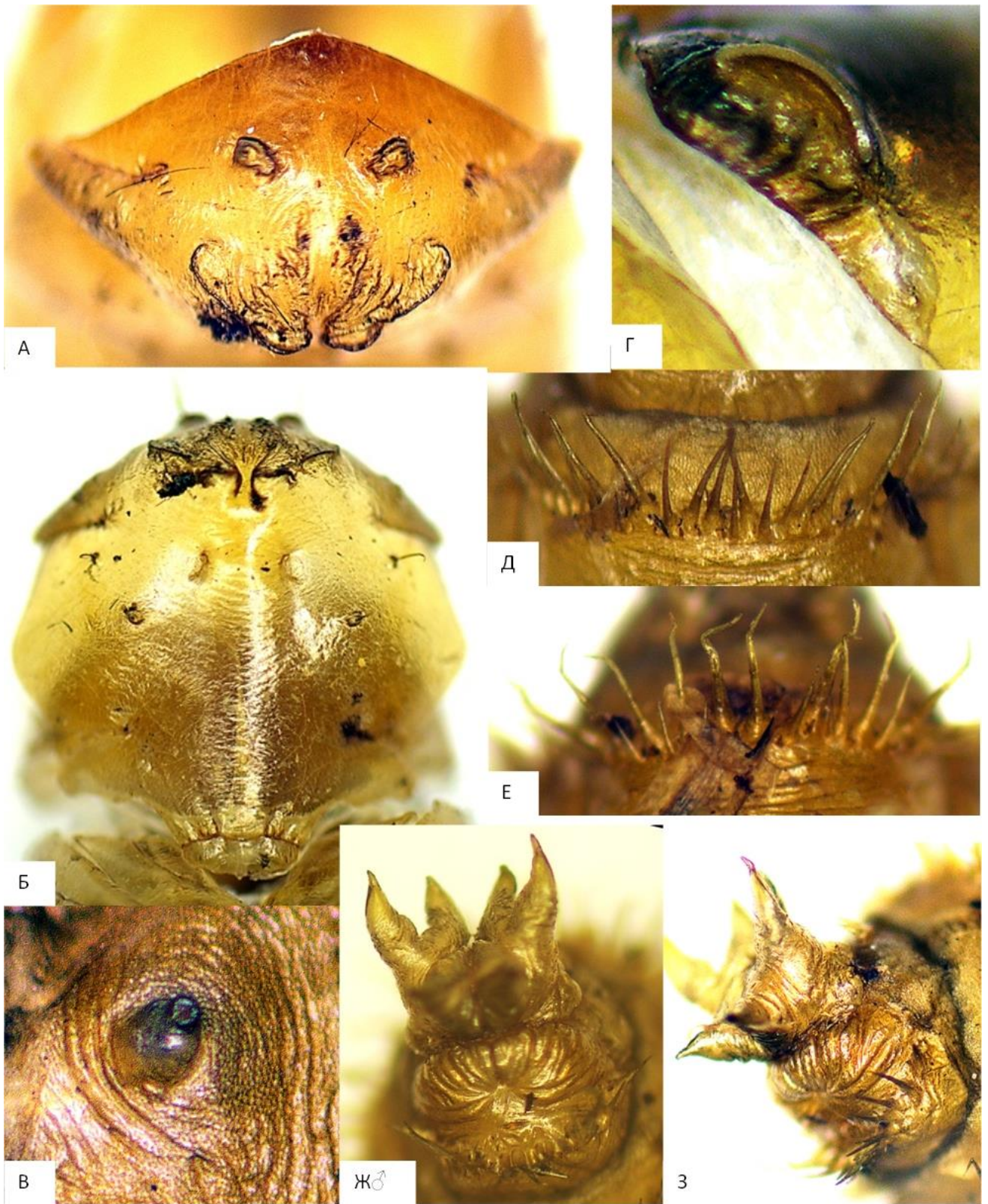


Рисунок 28 — Куколка *Haematopota pluvialis pluvialis* (Linnaeus, 1758) (самец). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – среднегрудное дыхальце, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Е – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Ж – анальная розетка вид сзади, З – анальная розетка вид сбоку.



Рисунок 29 — Куколка *Hybomitra arpadi* (Szilady, 1923). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – среднегрудное дыхальце, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Е – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны.

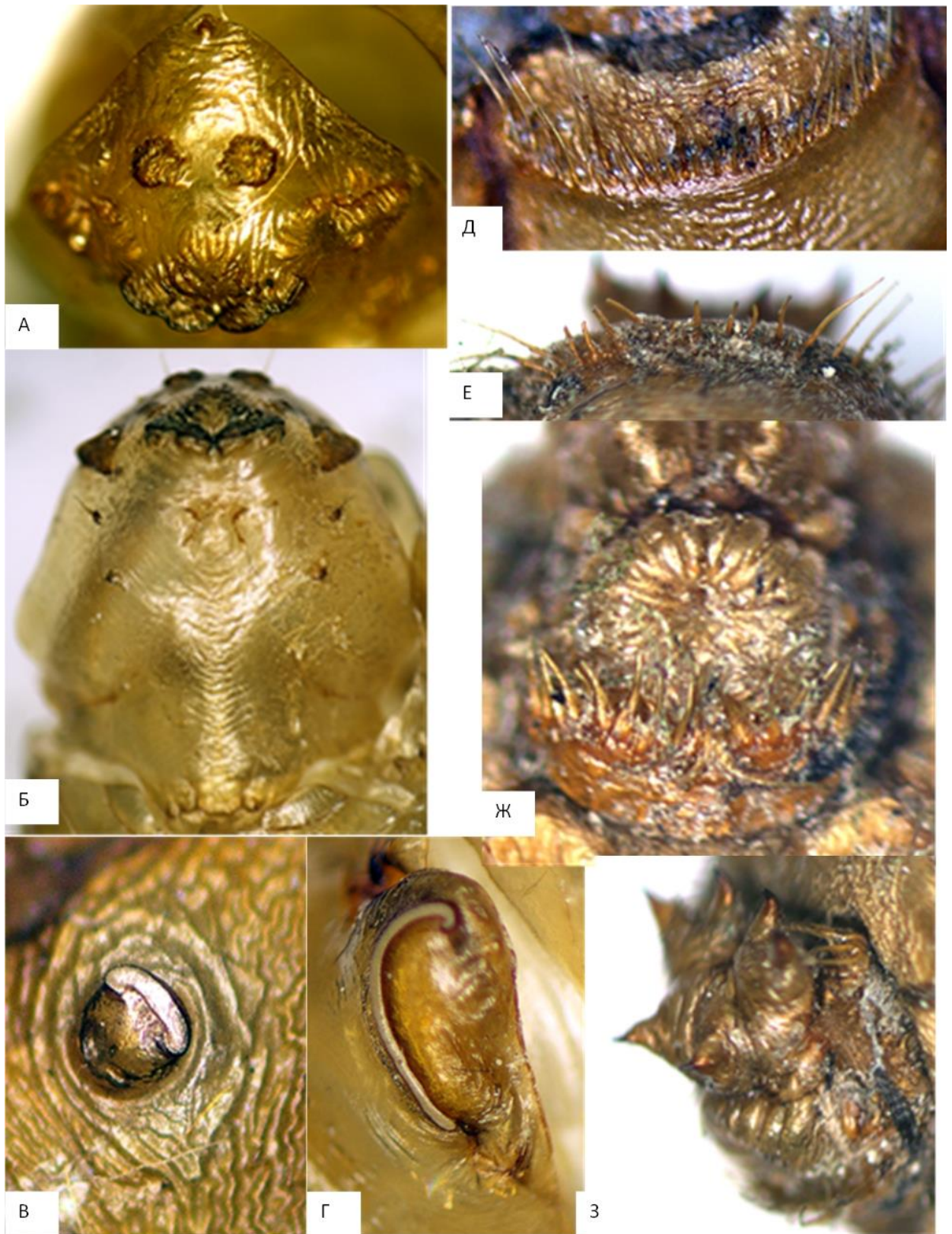


Рисунок 28 — Куколка *Tabanus autumnalis autumnalis* (Linnaeus, 1762). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – среднегрудное дыхальце, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Е – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Ж – анальная розетка вид сзади (самец), З – анальная розетка вид сбоку.



Рисунок 31 — Куколка *Tabanus bovinus* (Linnaeus, 1758). А – головной щит с фронтальной стороны, Б – головной щит с вентральной стороны, В – брюшное дыхальце, Г – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с вентральной стороны, Д – бахрома шипов на VII брюшном сегменте с дорсальной стороны, Е – среднегрудное дыхальце, Ж – анальная розетка вид сзади, З – анальная розетка вид сбоку.

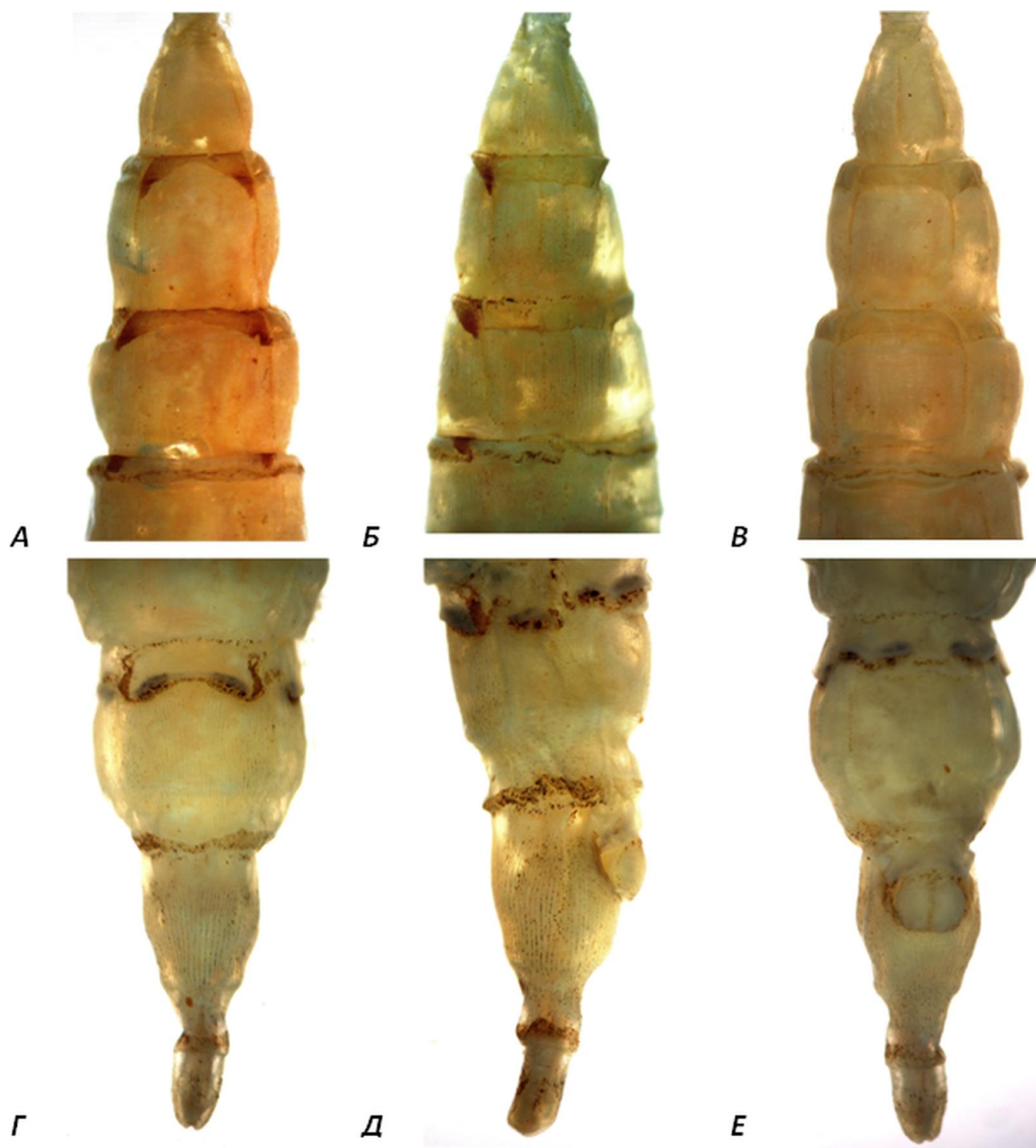


Рисунок 32 — Личинка *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826). А – грудные сегменты с дорсальной стороны, Б – грудные сегменты с латеральной стороны, В – грудные сегменты с вентральной стороны, Г – брюшные сегменты с дорсальной стороны, Д – брюшные сегменты с латеральной стороны, Е – брюшные сегменты с вентральной стороны.



Рисунок 33 — Личинка *Hybomitra ciureai* (Ségué, 1937): А – грудные сегменты с дорсальной стороны, Б – грудные сегменты с латеральной сторона, В – грудные сегменты с вентральной стороны, Г – брюшные сегменты с дорсальной стороны, Д – брюшные сегменты с латеральной сторона, Е – брюшные сегменты с вентральной стороны.



Рисунок 34 — Личинка *Hybomitra distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909): А – грудные сегменты с дорсальной стороны, Б – грудные сегменты с латеральной сторона, В – грудные сегменты с вентральной стороны, Г – брюшные сегменты с дорсальной стороны, Д – брюшные сегменты с латеральной сторона, Е – брюшные сегменты с вентральной стороны.

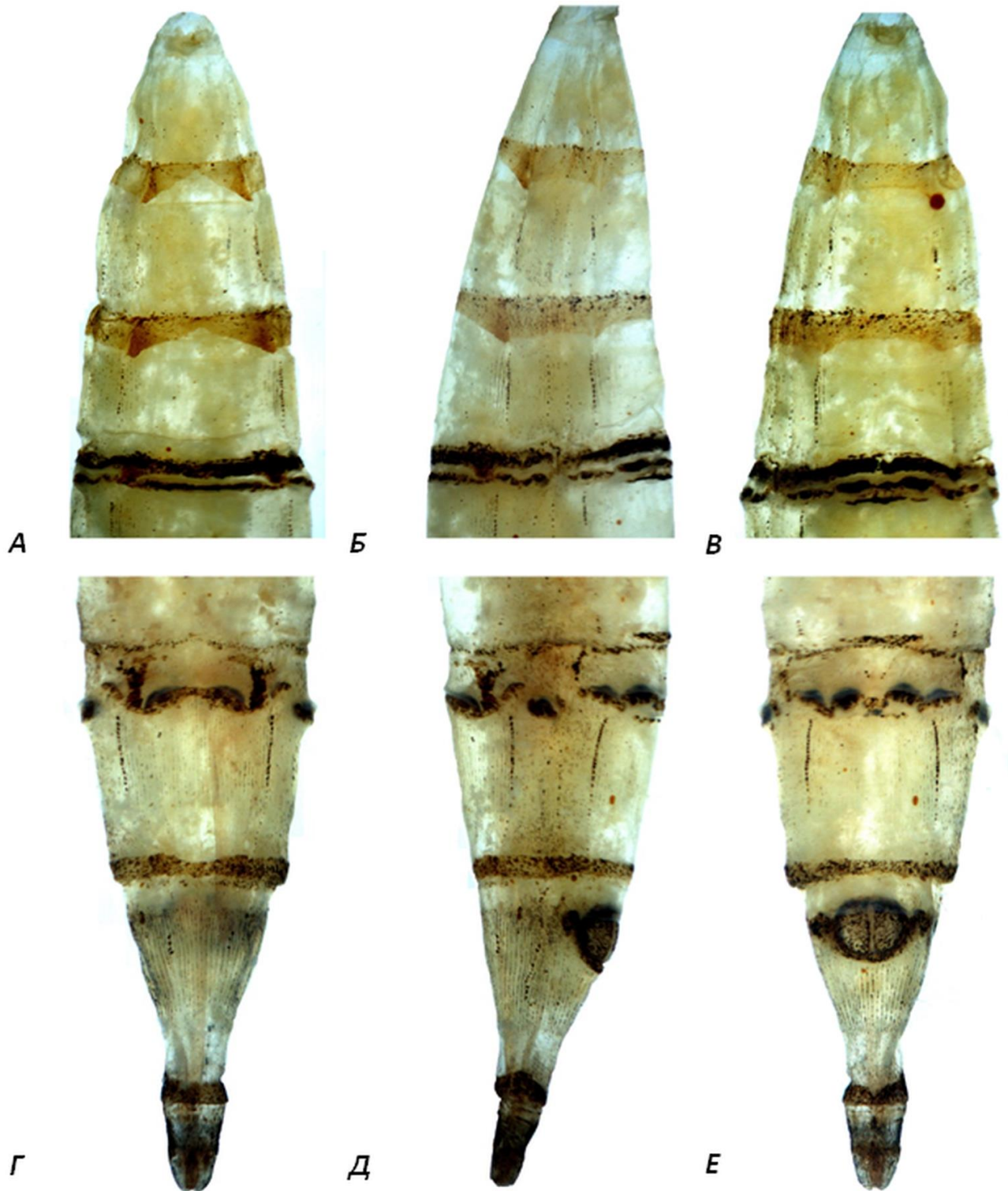


Рисунок 35 — Личинка *Hybomitra lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960): А – грудные сегменты с дорсальной стороны, Б – грудные сегменты с латеральной сторона, В – грудные сегменты с вентральной стороны, Г – брюшные сегменты с дорсальной стороны, Д – брюшные сегменты с латеральной стороны, Е – брюшные сегменты с вентральной стороны.



Рисунок 36 — Личинка *Hybomitra lurida* (Fallén, 1817): А – грудные сегменты с дорсальной стороны, Б – грудные сегменты с латеральной стороны, В – грудные сегменты с вентральной стороны, Г – брюшные сегменты с дорсальной стороны, Д – брюшные сегменты с латеральной стороны, Е – брюшные сегменты с вентральной стороны.

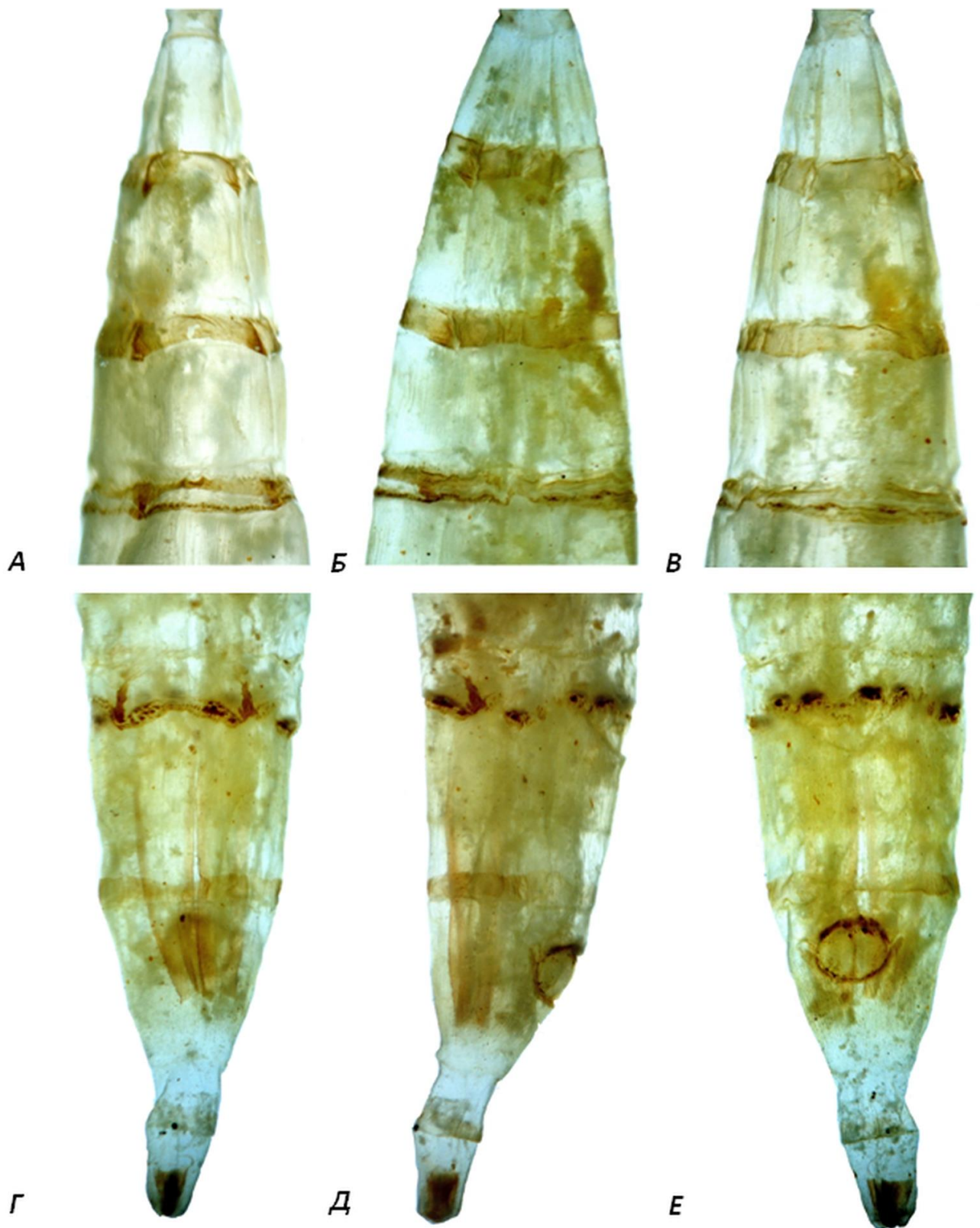


Рисунок 37 — Личинка *Hybomitra muehlfeldi* (Brauer, 1880): А – грудные сегменты с дорсальной стороны, Б – грудные сегменты с латеральной стороны, В – грудные сегменты с вентральной стороны, Г – брюшные сегменты с дорсальной стороны, Д – брюшные сегменты с латеральной стороны, Е – брюшные сегменты с вентральной стороны.



Рисунок 38 — Личинка *Hybomitra nitidifrons confiformis* (Chvála et Moucha, 1971): А – грудные сегменты с дорсальной стороны, Б – грудные сегменты с латеральной сторона, В – грудные сегменты с вентральной стороны, Г – брюшные сегменты с дорсальной стороны, Д – брюшные сегменты с латеральной сторона, Е – брюшные сегменты с вентральной стороны.

Приложение 5 Экология слепней Псковской области

Таблица 1 – Сезонная динамика изменений температуры воздуха в д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области с 2011 по 2020 г.

Месяц	Декада	Температура воздуха (°C)							
		2011	2012	2013	2016	2017	2018	2019	2020
Апрель	III	11.3	11.9	6.6	6.5	4.0	8.5	12.4	5.5
Май	I	9.0	11.5	13.3	14.1	7.1	13.3	7.4	11.3
	II	13.0	13.3	18.5	13.2	10.8	16.8	14.5	6.0
	III	14.4	14.0	16.1	16.8	14.1	17.7	15.5	12.9
	t _{ср.м. в.}	12.2	12.9	16.0	14.7	10.7	15.9	12.4	10.2
Июнь	I	20.6	13.3	20.1	14.6	12.2	14.3	19.8	16.2
	II	16.9	16.8	16.2	16.0	15.7	18.0	20.0	20.9
	III	17.1	15.6	21.0	20.7	14.4	17.0	18.1	21.3
	t _{ср.м. в.}	18.2	15.2	19.1	17.1	14.1	16.5	19.3	19.5
Июль	I	21.8	21.0	19.4	17.4	15.2	15.7	14.7	17.6
	II	20.5	16.0	18.3	18.3	15.9	22.3	15.8	18.0
	III	21.6	20.3	17.9	20.9	17.8	22.9	19.1	16.2
	t _{ср.м. в.}	21.4	19.1	18.6	18.9	16.3	20.3	16.3	17.2
Август	I	17.7	17.8	20.4	17.8	17.9	16.0	14.7	18.7
	II	17.4	15.7	16.7	15.0	18.6	18.0	17.0	16.7
	III	16.9	14.6	15.0	17.7	13.7	21.2	17.5	15.6
	t _{ср.м. в.}	17.3	16.0	17.3	16.8	16.7	18.4	16.4	16.9

Примечание. t_{ср. м. в.} – среднемесячная температура воздуха.

Таблица 2 – Сезонная динамика изменений относительной влажности воздуха в д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области с 2011 по 2020 г.

Месяц	Декада	Относительная влажность воздуха ($U_{в.}$). %							
		2011	2012	2013	2016	2017	2018	2019	2020
Апрель	III	55.6	66.8	64.0	77.9	76.6	71.5	44.0	62.1
Май	I	62.2	58.0	52.7	56.4	52.9	60.8	68.1	52.7
	II	72.3	68.2	71.9	55.6	56.5	59.6	62.1	75.7
	III	70.4	70.1	82.8	68.2	68.0	52.8	72.9	53.0
	$U_{ср. м. в.}$	68.3	65.4	69.1	60.0	59.1	57.7	67.7	60.2
Июнь	I	58.6	66.8	65.9	57.6	71.2	57.8	62.4	69.8
	II	75.9	71.6	71.7	73.3	71.2	66.3	69.1	68.8
	III	74.9	72.3	75.2	74.4	71.2	66.5	64.8	62.8
	$U_{ср. м. в.}$	69.8	70.2	70.9	68.4	71.2	63.5	65.4	67.1
Июль	I	72.4	68.3	70.8	78.0	74.2	81.2	78.8	71.1
	II	75.7	80.3	72.8	77.5	80.0	69.5	74.7	64.3
	III	74.5	71.7	81.9	83.7	76.7	73.3	70.7	79.1
	$U_{ср. м. в.}$	74.2	73.4	75.2	79.8	77.0	74.7	74.7	71.7
Август	I	72.2	74.0	73.9	84.4	77.9	67.4	78.6	73.5
	II	85.3	81.9	79.5	84.6	78.7	79.2	77.2	69.9
	III	81.1	82.7	77.9	78.5	84.5	77.7	76.6	83.0
	$U_{ср. м. в.}$	79.6	79.5	77.1	82.5	80.4	74.8	77.4	75.7

Примечание. $U_{ср. м. в.}$ – среднемесячная относительная влажность воздуха.

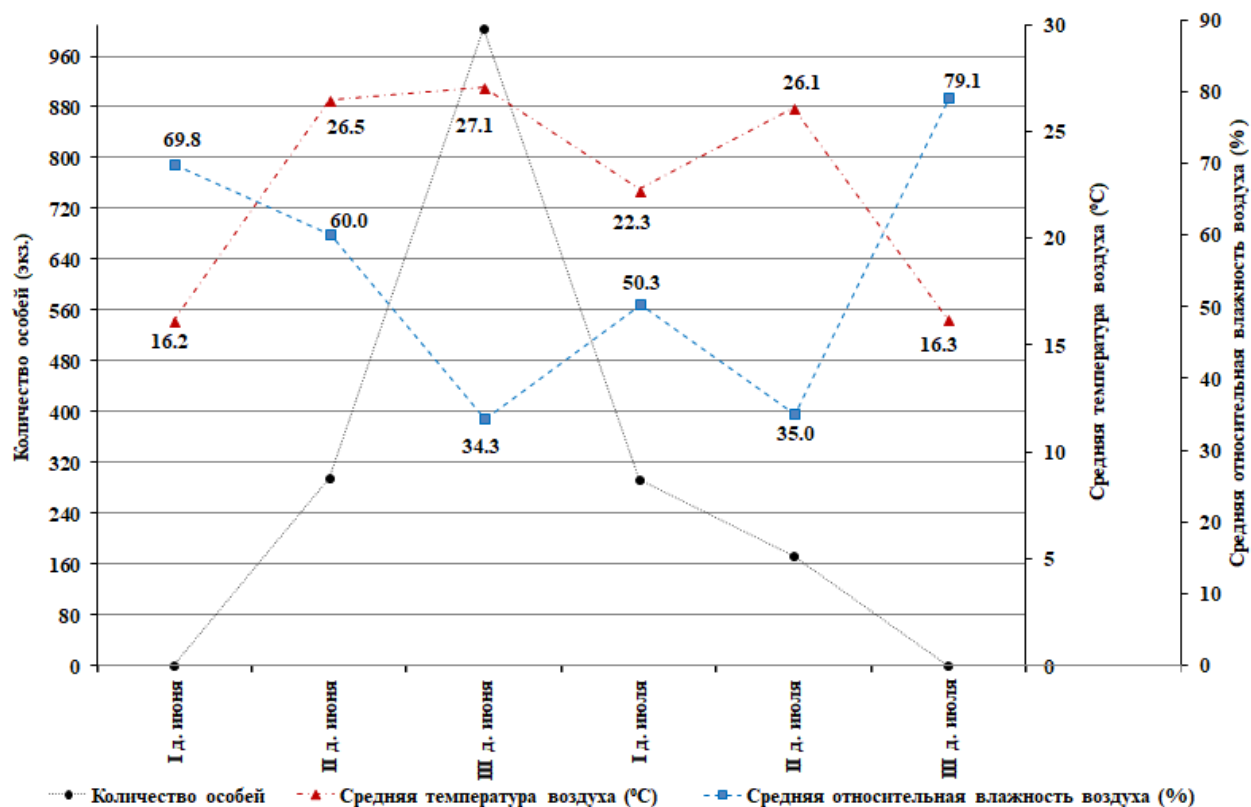


Рисунок 1 — Динамика лёта слепней на низинном лугу в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в 2020 г.

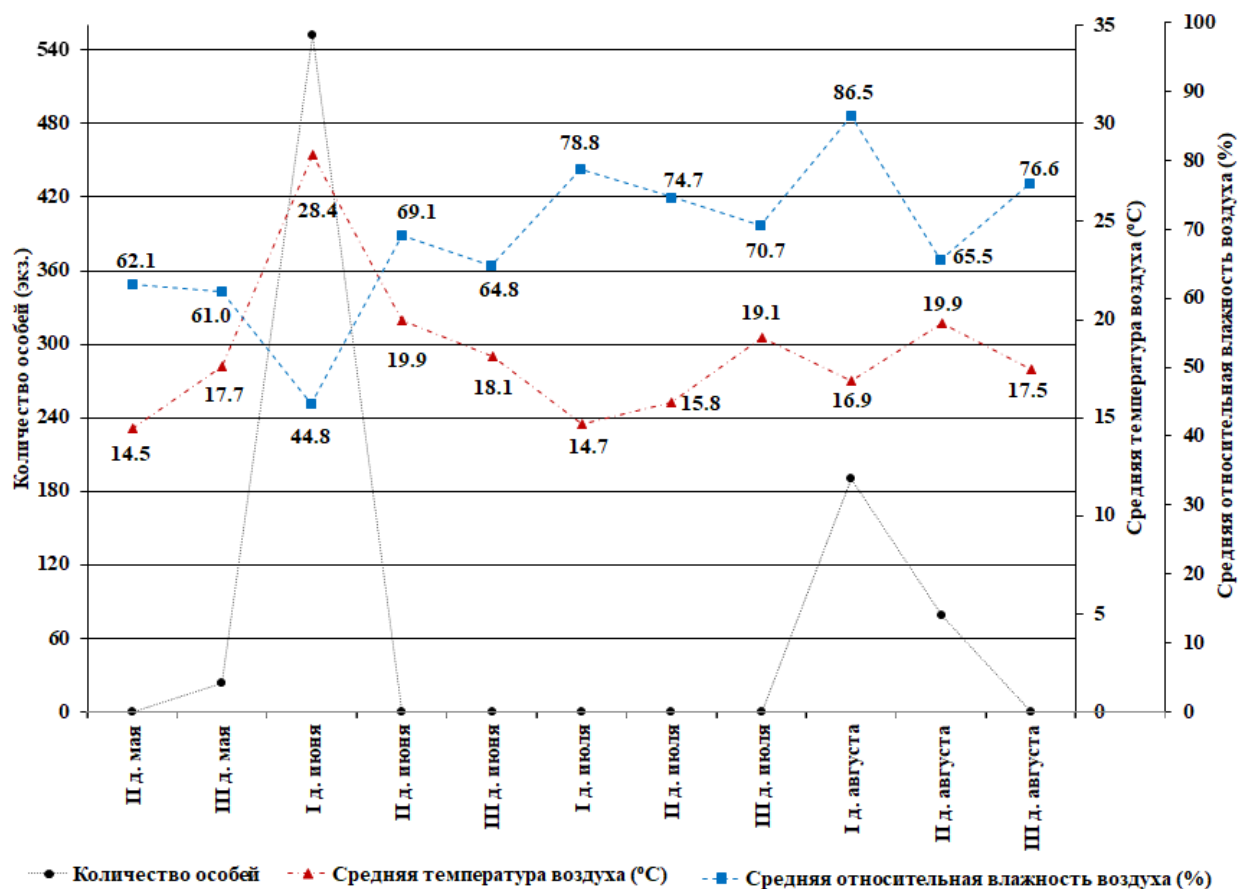


Рисунок 2 — Динамика лёта слепней на низинном лугу в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в 2019 г.

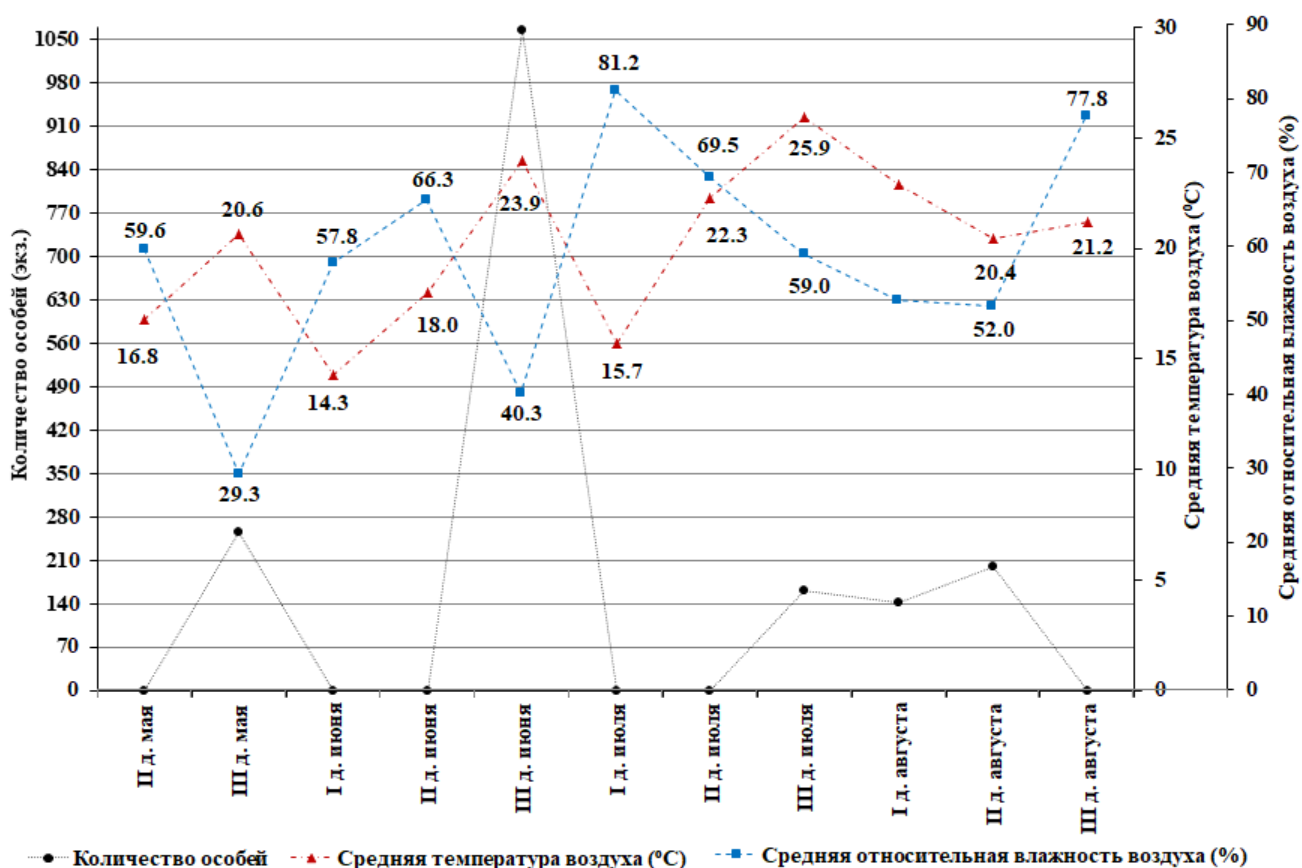


Рисунок 3 — Динамика лёта слепней на низинном лугу в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в 2018 г.

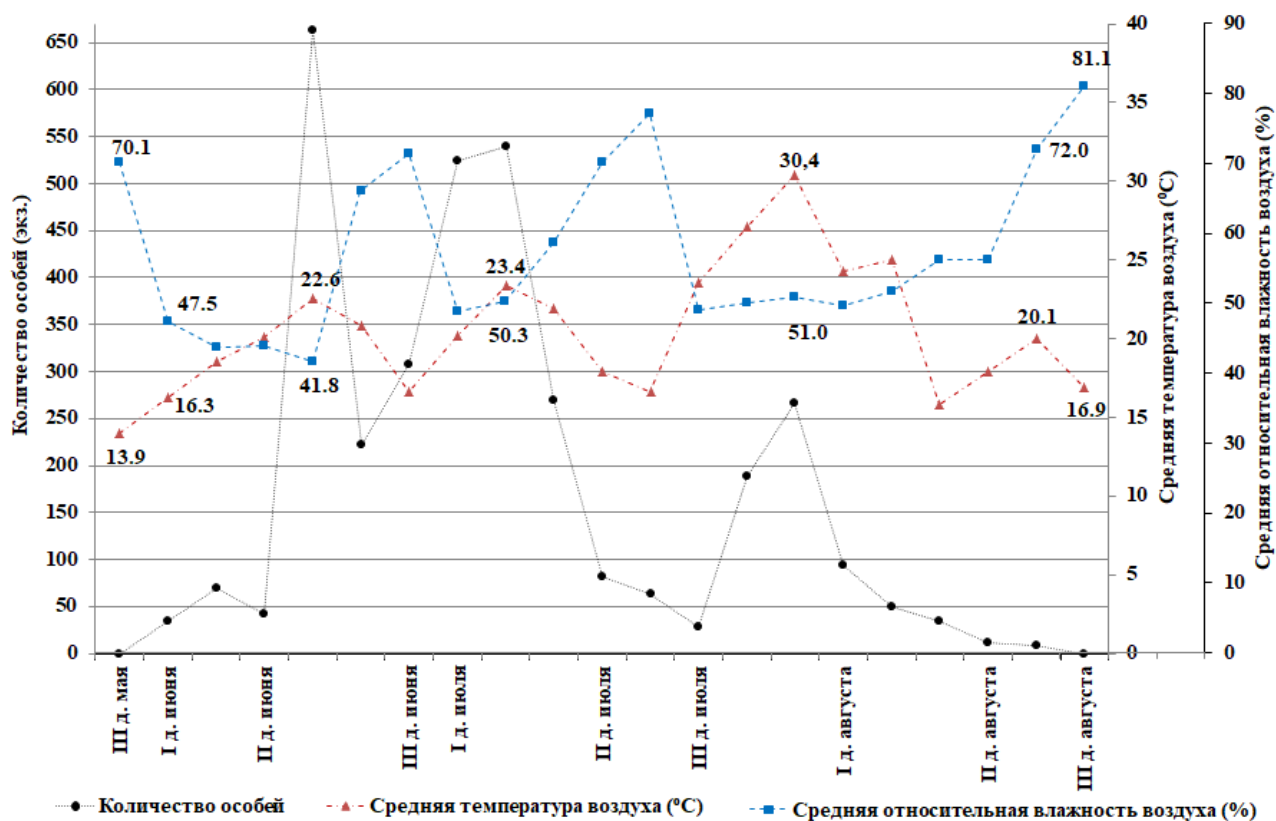


Рисунок 4 — Динамика лёта слепней на низинном лугу в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в 2012 г.

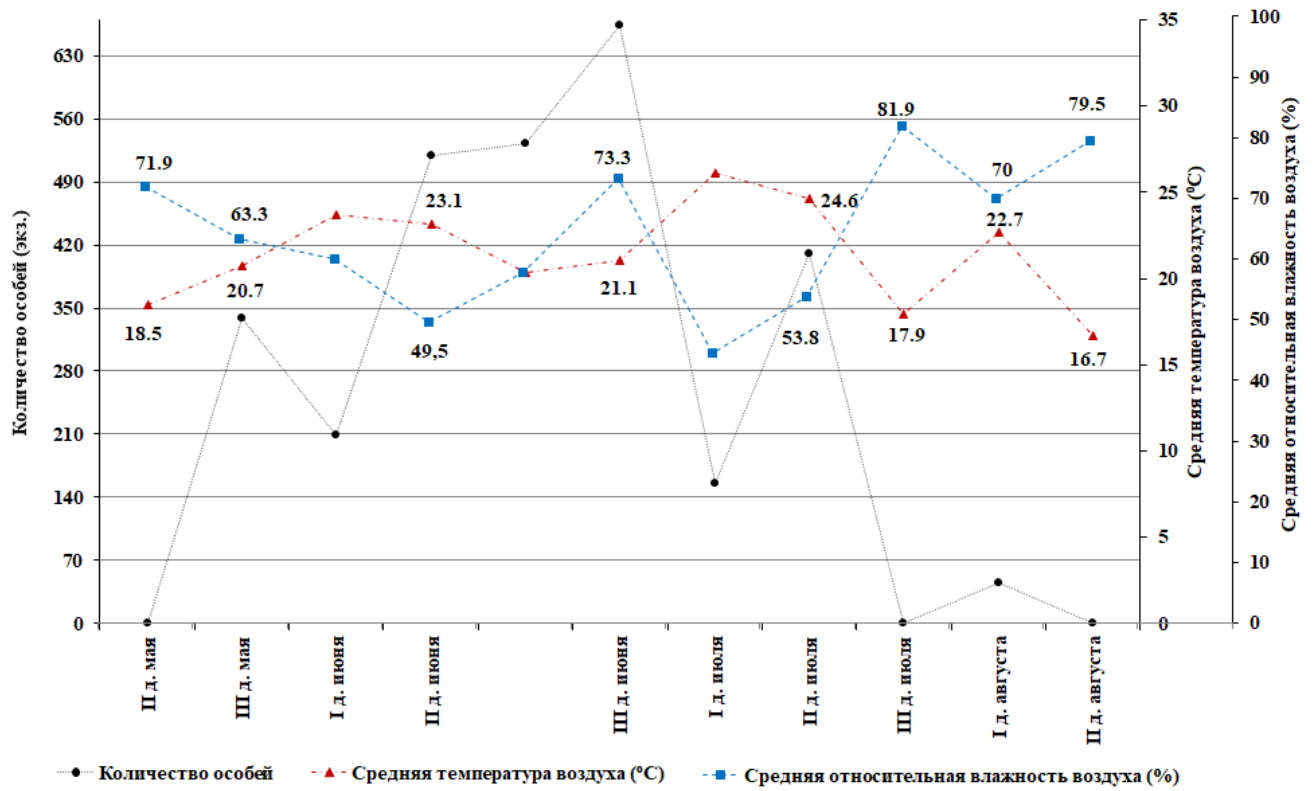


Рисунок 5 — Динамика лёта слепней на низинном лугу в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в 2013 г.

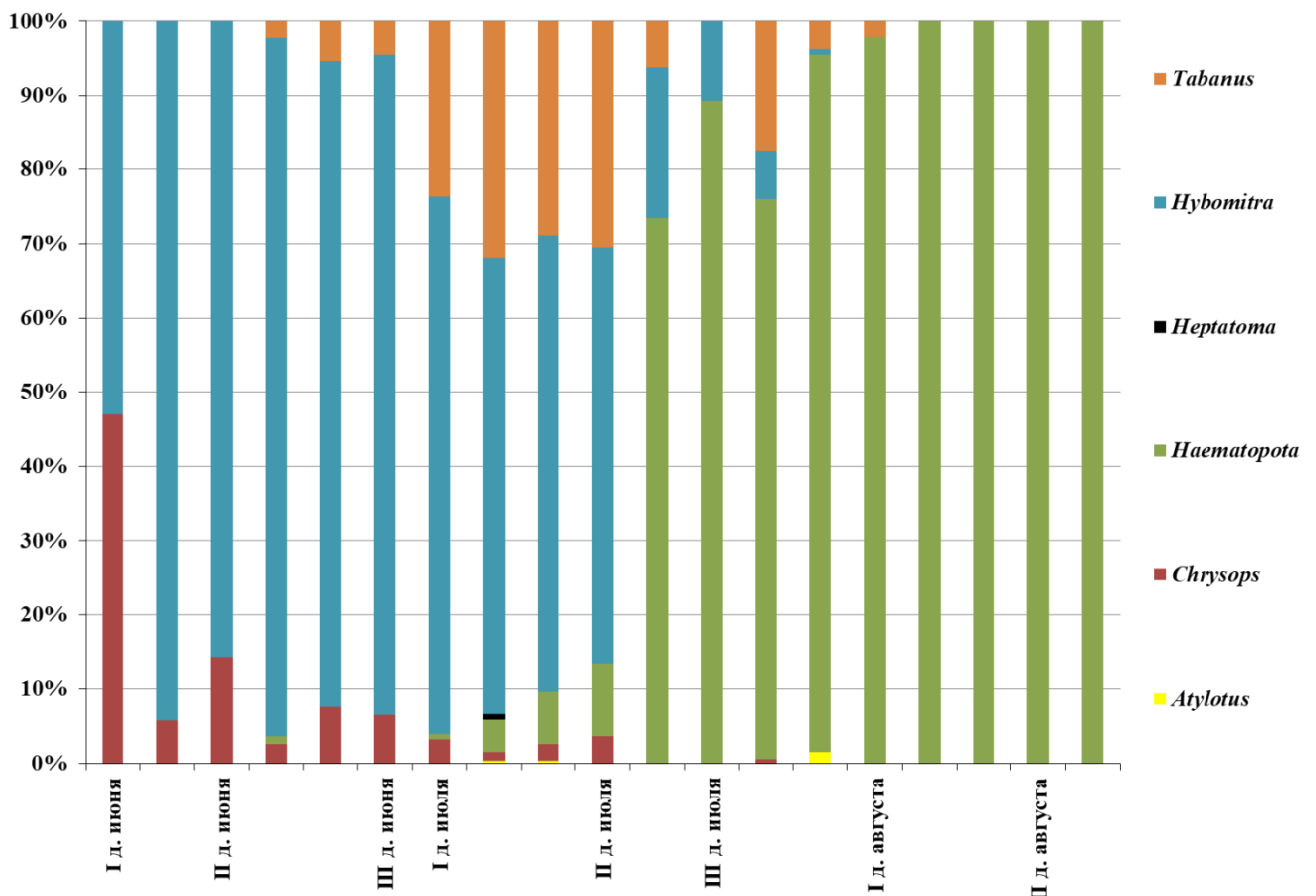


Рисунок 6 — Динамика лёта слепней различных родов на низинном лугу в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в 2012 г.

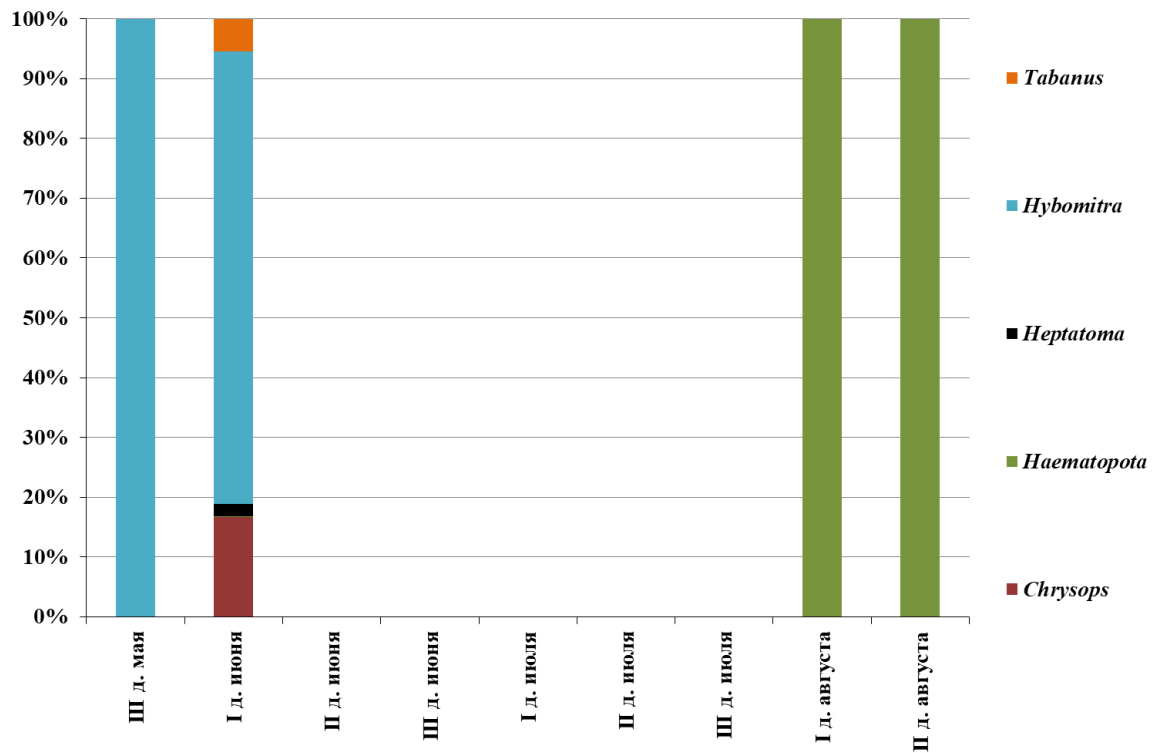


Рисунок 7 — Динамика лёта слепней различных родов на низинном лугу в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в 2019 г.

Таблица 3 – Интенсивность лета слепней в начале сезона в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского района Псковской области

Вид	Год/ месяц/ декада							
	2011/ Июнь/ I	2012/ Июнь/ I	2013/ Май/ III	2016/ Июнь/ I	2017/ Июнь/ II	2018/ Май/ III	2019/ Май/ III	2020/ Июнь/ II
<i>Chrysops c. caecutiens</i>	1	3	0	2	2	5	0	4
<i>Chrysops viduatus</i>	0	0	0	0	1	4	0	2
<i>Haematopota crassicornis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Heptatoma p. pellucens</i>	0	0	1	2	1	3	0	2
<i>Hybomitra arpadi</i>	0	0	1	0	0	1	0	1
<i>H. bimaculata</i>	3	4	5	4	3	5	4	5
<i>H. ciureai</i>	0	2	0	2	0	0	0	1
<i>H. d. distinguenda</i>	0	1	1	1	1	0	0	1
<i>H. l. lundbecki</i>	1	2	3	3	3	2	1	4
<i>H. lurida</i>	1	2	3	3	1	0	1	0
<i>H. m. montana</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. muehlfeldi</i>	1	1	2	2	0	1	0	2
<i>H. nitidifrons confiormis</i>	1	3	5	4	3	3	2	3
<i>H. tarandina</i>	1	0	1	0	0	1	1	2
<i>Tabanus bromius</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>T. cordige</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>T. maculicornis</i>	0	0	1	1	0	1	0	3

Примечание. I – первая декада месяца, II – вторая декада месяца, III – третья декада месяца, 5 – массовый лет (свыше 50 экземпляров, пойманных сачком за 20 минут), 4- обильный лет (26–50 экз.), 3 – умеренный лет (11–25 экз.), 2 – слабый лет (4–10 экз.), 1 – единичный лет (1–3 экз.), 0 –отсутствует лет (по: Скуфьин, 1973).

Таблица 4 – Фенограмма лёта слепней в подзоне южной тайги Псковской (наши данные), Ленинградской, Новгородской (Весёлкин, 1985б) и Тюменской (Атнагулова, 2008) областей

Область	Вид	Месяцы и декады								
		Май	Июнь			Июль			Август	
		III	I	II	III	I	II	III	I	II
	Таёжный									
Псковская	<i>Hybomitra arpad</i>	+	+	+	+	+	+	+		
Ленинградская			+	+	+	+	+	+		
Новгородская			+	+	+	+	+	+	+	
Тюменская				+	+	+	+			
	Таёжно-неморальный									
Псковская	<i>Hybomitra bimaculata</i>	+	+	+	+	+	+	+		
Ленинградская			+	+	+	+	+	+	+	
Новгородская		+	+	+	+	+	+	+	+	
Тюменская				+		+				
Псковская	<i>H. lundbecki</i>	+	+	+	+	+	+	+		
Ленинградская			+	+	+	+	+			
Новгородская			+	+	+	+	+			
Тюменская				+	+					
	Неморальный									
Псковская	<i>Tabanus maculicornis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ленинградская				+	+	+	+	+		
Новгородская			+	+	+	+	+			
Тюменская				+	+	+				
Псковская	<i>Haematopota p. pluvialis</i>			+	+	+	+	+	+	+
Ленинградская					+	+	+	+	+	
Новгородская					+	+	+	+	+	+
Тюменская					+	+	+	+	+	
	Лесостепной									
Псковская	<i>Tabanus bromius</i>		+	+	+	+	+	+	+	+
Ленинградская					+	+	+	+	+	
Новгородская					+	+	+	+	+	+
Тюменская					+	+	+	+	+	

Примечание. В таблице приведены лишь виды общие для Псковской, Новгородской, Ленинградской и Тюменской областей.

Таблица 5 – Фенограмма лёта слепней в подзоне южной тайги Струго-Красненского района (наши данные) и смешанных лесов Себежского района (Весёлкин, 1985) Псковской области

Район	Вид	Месяцы и декады									
		Май		Июнь			Июль			Август	
		II	III	I	II	III	I	II	III	I	II
		Таёжно-неморальный									
Струго-Красненский	<i>Hybomitra</i>		+	+	+	+	+	+	+		
Себежский	<i>bimaculata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Струго-Красненский	<i>H. lundbecki</i>		+	+	+	+	+	+	+		
Себежский			+	+	+	+					
Струго-Красненский	<i>H. muehlfeldi</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Себежский			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Струго-Красненский	<i>H. nitidifrons</i>		+	+	+	+	+	+	+		
Себежский	<i>confirormis</i>	+	+	+	+						
		Неморальный									
Струго-Красненский	<i>Haematopota</i>				+	+	+	+	+	+	+
Себежский	<i>p. pluvialis</i>				+	+	+	+	+	+	+
Струго-Красненский	<i>Tabanus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Себежский	<i>maculicornis</i>			+	+	+	+	+	+	+	
		Лесостепной									
Струго-Красненский	<i>Hybomitra</i>			+	+	+	+	+	+		
Себежский	<i>ciureai</i>			+	+	+	+	+	+	+	+
Струго-Красненский	<i>Tabanus</i>			+	+	+	+	+	+	+	+
Себежский	<i>bromius</i>					+	+	+	+	+	+

Примечание. В таблице приведены данные только для доминирующих и субдоминирующих видов общих для Струго-Красненского и Себежского районов Псковской области.

Таблица 6 – Количество имаго слепней родов *Atylotys*, *Chrysops*, *Haematopota*, *Heptatoma*, собранных в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского района Псковской области в период с 2011 по 2020 г.

Год	Месяц/Декада	Количество слепней (экз.)											
		Код вида											
		01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2011	Ию/И	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ию/II	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0
	Ию/III	0	0	5	0	0	0	1	0	5	0	0	0
	Ил/И	0	0	37	1	2	3	42	3	7	65	18	0
	Ил/II	0	4	13	0	0	1	13	3	4	424	65	2
	Ил/III	0	1	4	0	0	0	6	8	2	239	37	0
	Авг/И	0	1	0	0	0	0	0	2	0	70	4	0
2012	Ию/И	2	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ию/II	0	0	31	0	0	0	9	0	4	0	3	0
	Ию/III	0	0	0	2	0	10	8	0	0	0	0	0
	Ил/И	0	1	10	4	1	0	14	0	1	42	4	1
	Ил/II	0	0	0	0	0	0	3	0	0	51	4	0
	Ил/III	1	3	0	0	0	0	1	2	0	255	90	0
	Авг/И	0	0	0	0	0	0	0	0	0	161	34	0
	Авг/II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	2	0
2013	Май/III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
	Ию/И	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ию/II	0	0	32	0	0	0	15	0	2	0	2	1
	Ию/III	4	0	6	2	0	0	6	1	0	28	8	2
	Ил/И	0	0	0	0	0	0	4	0	0	13	4	0
	Ил/II	0	0	8	0	0	0	3	0	0	215	95	2
	Авг/И	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32	9	0
2016	Ию/И	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	6
	Ию/II	2	0	19	2	0	0	9	1	4	29	11	4
	Ию/III	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0
	Ил/И	0	0	0	2	0	0	0	0	0	14	1	0

Таблица 6 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2016	Ил/II	0	3	0	0	0	0	0	2	0	204	84	0
	Ил/III	0	0	0	0	0	0	0	0	1	175	39	0
	Авг/I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	39	11	0
2017	Ин/II	0	0	5	0	0	0	1	0	0	0	0	2
	Ин/III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ил/I	0	0	5	0	0	0	3	0	0	67	0	2
	Ил/II	0	0	0	1	0	0	0	0	0	155	0	5
	Ил/III	2	1	18	3	0	1	34	0	0	85	38	10
	Авг/II	0	0	0	1	0	0	2	0	0	192	45	5
2018	Май/III	0	0	60	0	0	0	33	0	2	0	0	22
	Ин/III	1	0	24	2	1	0	103	0	0	34	15	37
	Ил/III	2	0	0	0	0	0	1	0	2	82	34	16
	Авг/I	0	0	0	1	0	0	2	0	0	98	24	0
	Авг/II	0	0	0	1	0	0	0	0	0	156	34	0
2019	Май/III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ин/I	0	0	76	2	0	0	14	0	1	0	0	11
	Ил/III	0	0	0	0	0	0	0	0	0	156	34	0
	Авг/II	0	0	0	0	0	0	0	0	0	58	21	0
2020	Ин/II	0	0	43	0	0	0	7	0	0	0	0	6
	Ин/III	1	0	67	0	0	0	43	0	3	2	2	10
	Ил/I	0	0	11	0	0	0	20	0	0	21	22	12
	Ил/II	0	0	9	0	0	0	3	0	0	58	41	2

Примечание. Ин – июнь, Ил – июль, Авг – август; 01 – *Atylotus f. fulvus*, 02 – *A. rusticus*, 03 – *Chrysops c. caecutiens*, 04 – *Ch. divaricatus*, 05 – *Ch. nigripes*, 06 – *Ch. relictus*, 07 – *Ch. viduatus*, 08 – *Haematopota italica*, 09 – *H. crassicornis*, 10 – *H. p. pluvialis*, 11 – *H. subcylindrica*, 12 – *Heptatoma p. pellucens*.

Таблица 7 – Количество имаго слепней родов *Hybomitra* и *Tabanus*, собранных в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского района Псковской области в период с 2011 по 2020 г.

Год	Месяц/ Декада	Количество слепней (экз.)																			
		Код вида																			
		01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
2011	Ин/І	0	11	0	0	0	0	3	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ин /ІІ	0	6	1	0	0	1	0	0	0	1	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0
	Ин/ІІІ	0	15	0	1	0	0	5	0	1	2	4	0	0	0	5	0	0	12	0	0
	Ил/І	0	16	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	4	7	0	0	10	0	0
	Ил/ІІ	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	2	0	0	6	18	0	0	32	1	0
	Ил/ІІІ	0	0	2	0	0	0	2	0	0	6	2	0	0	7	20	1	0	8	0	0
	Авг/І	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
2012	Ин/І	0	33	6	4	0	0	8	17	0	2	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ин/ІІ	4	356	24	30	6	0	222	35	2	53	107	14	1	7	5	0	0	14	0	0
	Ин/ІІІ	0	197	16	7	1	0	8	4	1	33	6	0	0	0	7	1	0	7	0	0
	Ил/І	4	478	45	80	13	0	42	0	0	209	8	0	0	2	121	0	0	250	1	0
	Ил/ІІ	0	31	2	8	0	0	3	0	0	15	0	0	0	0	16	0	0	13	0	0
	Ил/ІІІ	0	7	3	1	0	0	3	0	1	2	0	0	0	0	43	0	0	0	0	0
	Авг/І	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
	Авг/ІІ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2013	Май/ІІІ	1	128	0	1	0	0	24	22	0	4	152	1	0	0	0	0	0	1	0	0
	Ин/І	0	105	2	0	0	0	20	20	1	3	56	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Таблица 7 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
2013	Ин/П	5	484	28	18	4	0	144	91	0	73	120	9	0	5	7	0	0	12	0	0
	Ин/ПП	5	344	12	34	9	0	11	0	0	90	0	0	0	0	38	0	0	64	0	0
	Ил/П	0	49	5	11	0	0	5	0	0	13	0	0	0	0	23	0	0	29	0	0
	Ил/ПП	0	9	0	2	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	25	0	0	37	0	0
	Авг/П	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0
2016	Ин/П	0	43	4	1	0	0	17	11	0	6	27	0	0	0	1	0	0	3	0	0
	Ин/ПП	8	524	40	64	11	0	181	23	2	155	80	14	1	0	50	0	0	102	0	0
	Ин/ППП	0	131	9	7	1	0	6	4	0	24	4	0	0	0	4	0	0	8	0	0
	Ил/П	0	39	6	6	5	0	37	0	0	12	0	0	0	1	23	0	0	23	0	0
	Ил/ПП	0	5	2	1	0	1	0	0	0	3	0	0	0	1	25	0	0	9	1	1
	Ил/ППП	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Авг/П	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2017	Ин/П	0	19	0	1	0	0	13	1	0	0	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ин/ПП	0	7	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ил/П	0	52	1	5	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	3	0	0
	Ил/ПП	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
	Ил/ППП	3	83	9	20	0	0	2	0	1	61	0	0	0	0	36	0	0	83	0	0
	Авг/П	0	0	0	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	19	0	0	6	0	0
2018	Май/ПП	2	103	0	0	0	0	6	0	0	3	17	3	0	0	0	1	0	3	0	0
	Ин/ПП	6	358	13	108	15	0	9	0	0	203	3	0	0	1	59	0	0	82	0	0
	Ил/ПП	0	0	2	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	15	0	0	0	1	0

Таблица 7 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
2018	Авг/І	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	10	0	0	4	0	0
	Авг/ІІ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	4	0	0
2019	Май/ІІІ	0	12	0	0	0	0	1	1	0	0	8	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	Ін/І	10	298	0	3	2	1	36	2	0	27	35	4	0	1	0	0	0	29	0	0
	Іл/ІІІ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Авг/ІІ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2020	Ін/ІІ	3	143	1	2	0	0	48	0	0	10	16	7	0	0	0	0	0	11	0	0
	Ін/ІІІ	14	369	7	99	4	0	33	0	0	129	6	4	0	1	3	0	0	201	0	0
	Іл/І	0	59	1	39	2	0	0	0	0	44	0	0	0	1	4	1	1	57	0	0
	Іл/ІІ	1	8	0	3	0	0	0	0	0	10	0	0	0	1	17	1	0	17	0	1

Примечание. Ін – июнь, Іл – июль, Авг – август; 01 – *Hybomitra arpadі*, 02 – *H. bimaculata*, 03 – *H. ciureai*, 04 – *H. d. distinguenda*, 05 – *H.*

kaurii, 06 – *H. lapponica*, 07 – *H. l. lundbecki*, 08 – *H. lurida*, 09 – *H. m. montana*, 10 – *H. muehlfeldi*, 11 – *H. nitidifrons confiformis*, 12 – *H.*

tarandina, 13 – *Tabanus a. autumnalis*, 14 – *T. bovinus*, 15 – *T. bromius*, 16 – *T. cordiger*, 17 – *T. glaucopis*, 18 – *T. maculicornis*, 19 – *T. m. miki*, 20 – *T. sudeticus*

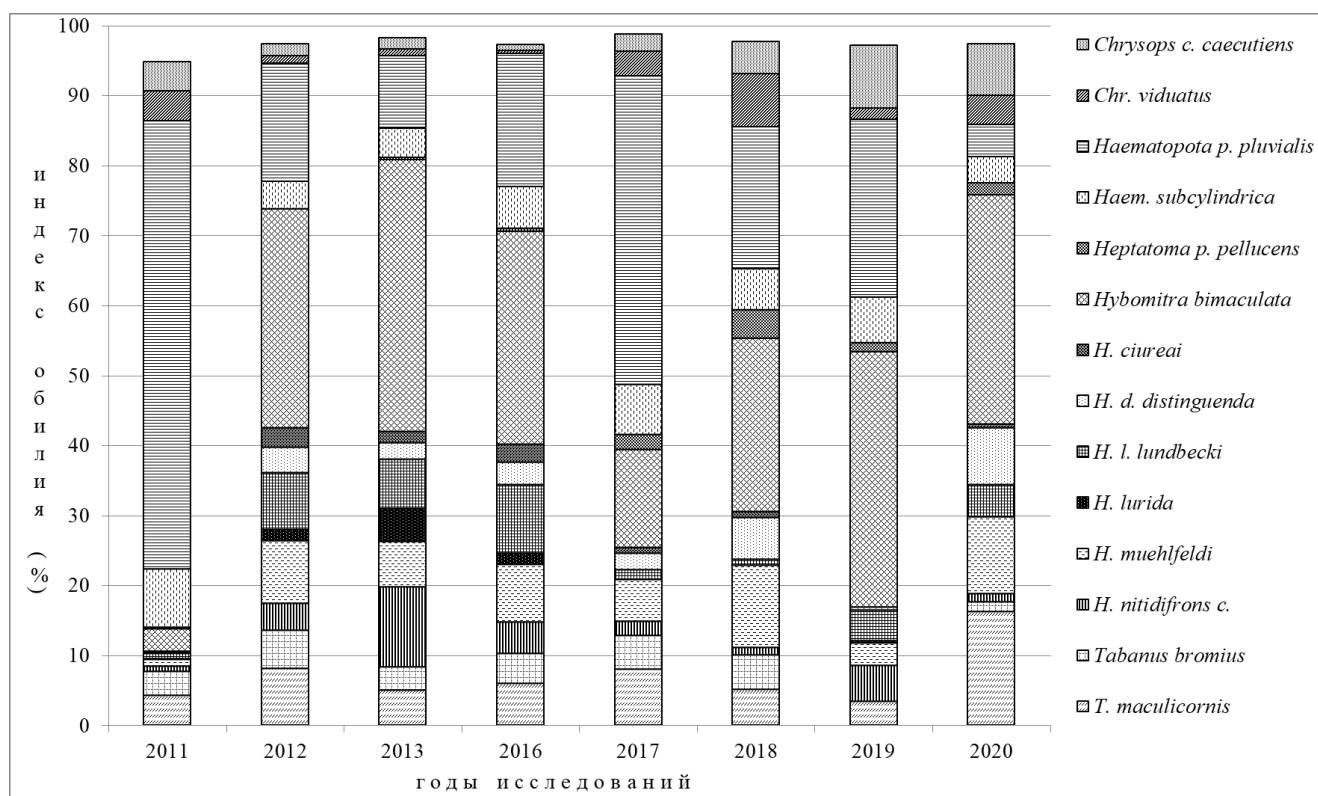


Рисунок 8 — Частота встречаемости слепней в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в период с 2011 по 2020 г.

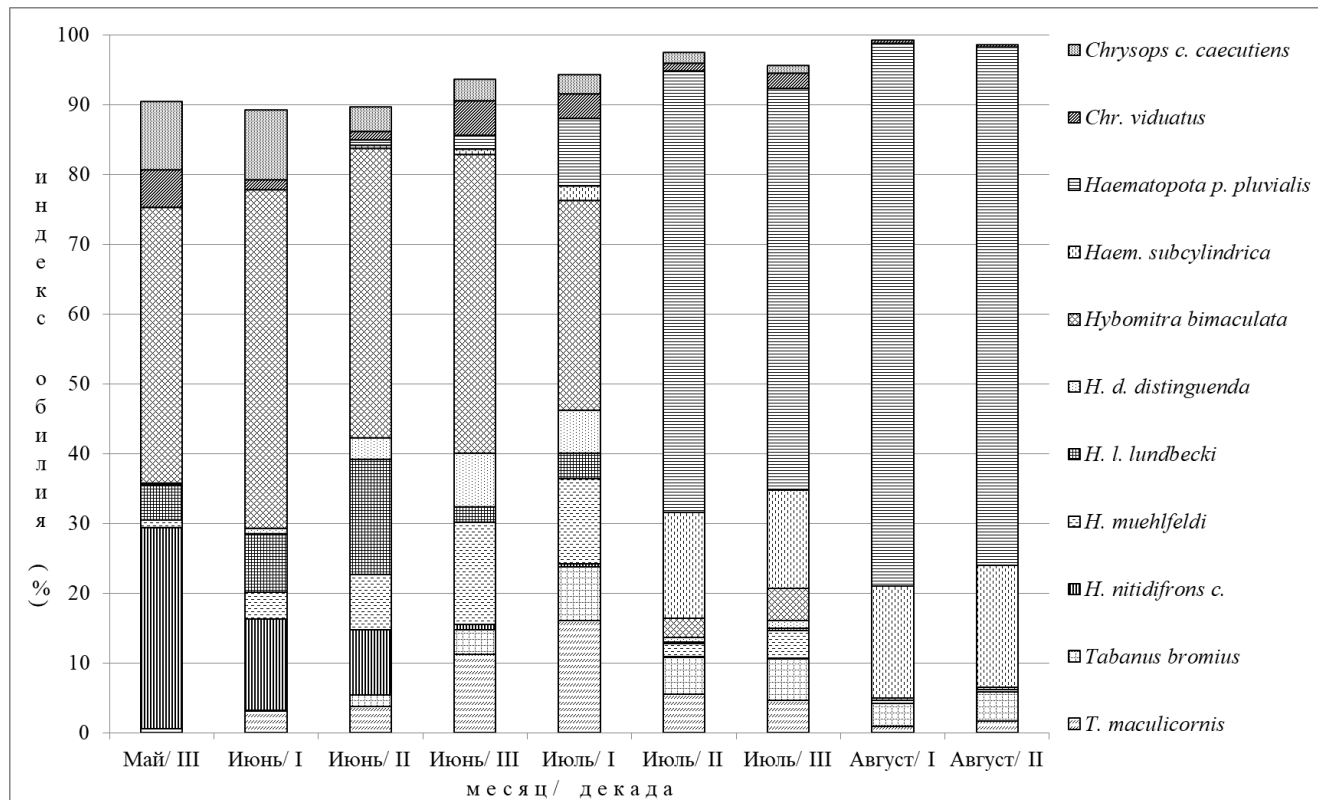


Рисунок 9 — Подекадная частота встречаемости слепней в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в период с 2011 по 2020 г.

Таблица 8 – Степень обилия слепней за период с 2011 по 2020 г. в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области

Вид	Месяц/декада								
	Май/ III	Июнь/ I	Июнь/ II	Июнь/ III	Июль/ I	Июль/ II	Июль/ III	Август/ I	Август/ II
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Atylotus fulvus</i>	-	рд	рд	рд	-	-	рд	-	-
<i>A. rusticus</i>	-	-	-	-	рд	рд	рд	рд	-
<i>Chrysops caecutiens</i>	мс	мс	мнч	мнч	мнч	млч	млч	-	-
<i>Ch. divaricatus</i>	-	рд	рд	рд	рд	рд	рд	рд	рд
<i>Ch. nigripes</i>	-	-	-	рд	рд	-	-	-	-
<i>Ch. relictus</i>	-	-	-	рд	рд	рд	рд	-	-
<i>Ch. viduatus</i>	мнч	млч	млч	мнч	мнч	млч	мнч	рд	рд
<i>Haematopota italica</i>	-	-	рд	рд	рд	рд	млч	рд	-
<i>H. crassicornis</i>	рд	рд	рд	рд	млч	рд	рд	-	-
<i>H. pluvialis</i>	-	-	млч	млч	мс	мс	мс	мс	мс
<i>H. subcylindrica</i>	-	-	рд	млч	мнч	мс	мс	мс	мс
<i>Heptatoma pellucens</i>	мнч	млч	рд	млч	млч	млч	млч	-	млч
<i>Hybomitra arpadi</i>	рд	млч	млч	млч	рд	рд	рд	-	-
<i>H. bimaculata</i>	мс	мс	мс	мс	мс	мнч	мнч	-	-
<i>H. ciureai</i>	-	млч	мнч	млч	мнч	рд	млч	-	-
<i>H. distinguenda</i>	рд	млч	мнч	мнч	мнч	млч	млч	рд	рд
<i>H. kaurii</i>	-	рд	млч	млч	млч	-	-	-	-
<i>H. lapponica</i>	-	рд	рд	рд	-	рд	-	-	рд
<i>H. lundbecki</i>	мнч	мс	мс	мнч	мнч	рд	рд	-	-

Таблица 8 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>H. lurida</i>	мнч	мнч	мнч	рд	рд	-	-	-	-
<i>H. montana</i>	-	рд	рд	рд	-	-	рд	-	-
<i>H. muehlfeldi</i>	млч	мнч	мнч	мс	мс	млч	мнч	рд	рд
<i>H. nitidifrons confiformis</i>	мс	мс	мс	млч	млч	рд	рд	-	-
<i>H. tarandina</i>	млч	млч	млч	рд	-	-	-	-	-
<i>Tabanus autumnalis</i>	-	-	рд	рд	-	-	-	-	-
<i>T. bovinus</i>	-	рд	рд	рд	рд	рд	рд	-	-
<i>T. bromius</i>	-	рд	млч	мнч	мнч	мнч	мнч	мнч	мнч
<i>T. cordiger</i>	рд	-	рд	рд	-	рд	рд	-	-
<i>T. maculicornis</i>	млч	мнч	мнч	мс	мс	мнч	мнч	млч	млч
<i>T. miki</i>	-	-	-	-	рд	рд	рд	-	-
<i>T. sudeticus</i>	-	-	-	-	-	рд	-	-	-

Примечание. Мс – массовый вид, мнч – многочисленный, млч – малочисленный, рд – редкий (по Скуфьину, 1973), «-» – вид отсутствует в сборах. Вид *Hybomitra glaucopis* в таблице не указан, т.к. представлен всего одним экземпляром.

Таблица 9 – Индекс сезонности лёта слепней за период с 2011 по 2020 г. в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области

Вид	Значение индекса сезонности (%)								
	Май	Июнь			Июль			Август	
	Декады								
	III	I	II	III	I	II	III	I	II
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Atylotus f. fulvus</i>	0	0	120	360	120	0	240	0	60
<i>A. rusticus</i>	0	0	0	0	64	450	321	64	0
<i>Chrysops c. caecutiens</i>	106	179	232	180	111	53	39	0	0
<i>Ch. divaricatus</i>	0	90	90	90	315	45	225	0	45
<i>Ch. nigripes</i>	0	0	0	113	338	450	0	0	0
<i>Ch. relictus</i>	0	0	0	600	180	60	60	0	0
<i>Ch. viduatus</i>	74	31	97	364	186	49	94	0	4
<i>Haematopota crassicornis</i>	46	23	254	185	185	92	115	0	0
<i>Haematopota italica</i>	0	0	41	41	123	205	409	82	0
<i>H. p. pluvialis</i>	0	0	9	20	46	316	327	131	82
<i>H. subcylindrica</i>	0	0	19	29	57	337	276	104	79
<i>Heptatoma pellucens</i>	140	95	73	274	84	61	145	0	28
<i>Hybomitra arpadi</i>	41	136	273	341	55	14	41	0	0
<i>H. bimaculata</i>	48	98	306	282	138	11	18	0	0
<i>H. ciureai</i>	0	45	351	213	217	15	60	0	0
<i>H. d. distinguenda</i>	2	13	185	413	227	23	34	0	3
<i>H. kaurii</i>	0	29	252	361	240	0	0	0	0
<i>H. lapponica</i>	0	450	225	225	0	0	0	0	0
<i>H. l. lundbecki</i>	31	85	614	73	86	6	5	0	0
<i>H. lurida</i>	89	197	579	31	4	0	0	0	0
<i>H. m. montana</i>	0	180	360	180	0	0	180	0	0
<i>H. muhlfeldi</i>	5	29	216	357	209	76	6	1	0
<i>H. nitidifrons confiformis</i>	230	171	449	31	13	3	3	0	0
<i>H. tarandina</i>	138	121	571	69	0	0	0	0	0
<i>Tabanus a. autumnalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tabanus bovinus</i>	0	26	309	26	180	180	180	0	0

Таблица 9 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>T. bromius</i>	0	1	91	223	261	148	142	25	7
<i>T. cordiger</i>	0	0	150	300	150	150	150	0	0
<i>T. maculicornis</i>	3	26	111	299	297	86	73	1	5
<i>T. miki</i>	0	0	0	0	225	450	225	0	0
<i>T. s. sudeticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. Индекс сезонности рассчитывается для данных, полученных не менее чем за три года наблюдений. Вид *Tabanus a. autumnalis* отмечен в 2012 и 2016 г., *T. s. sudeticus* – 2016 и 2020 г., *T. glaucopis* – 2020 г., и поэтому индекс сезонности для них не рассчитывался.

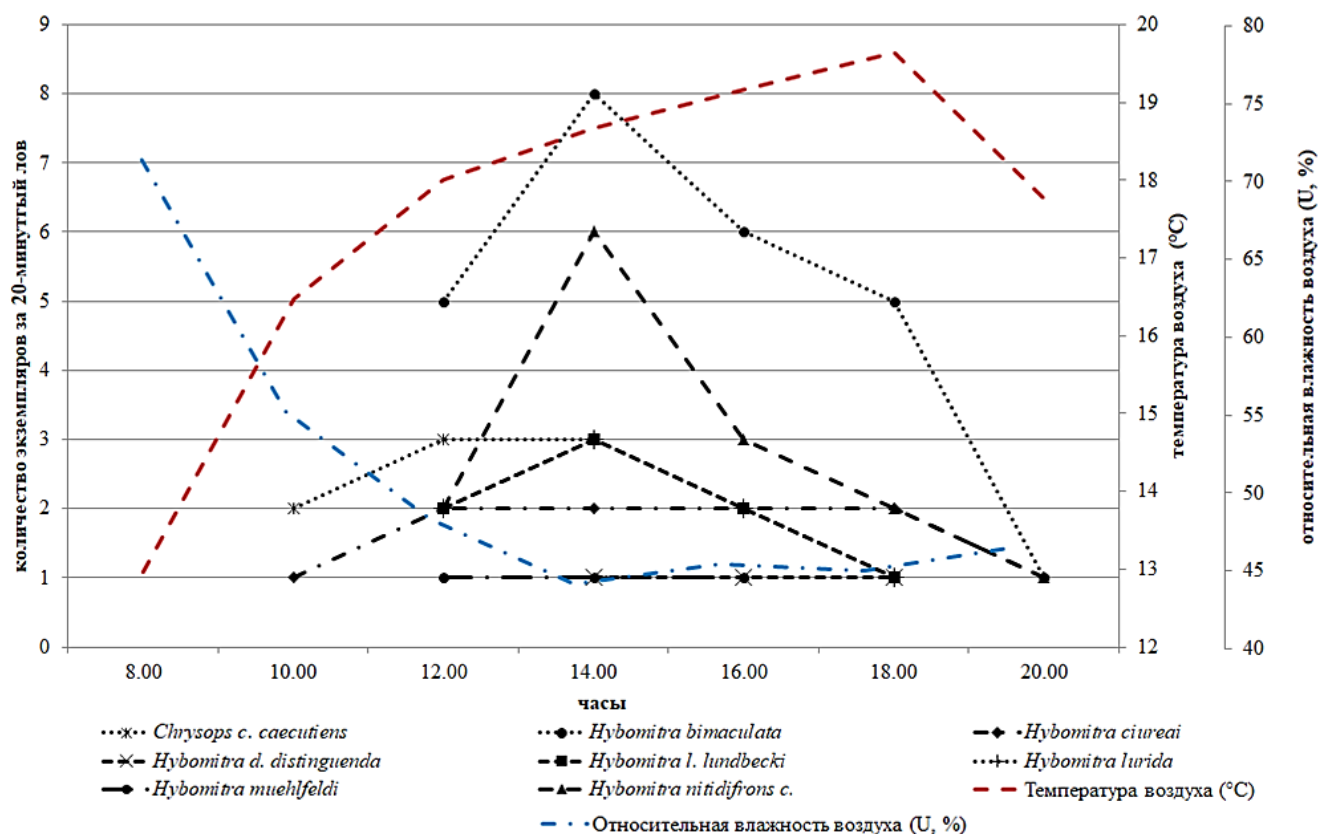


Рисунок 10 — Суточная динамика лёта слепней на низинном лугу в I декаде июня 2012 г. (06 июня) в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области.

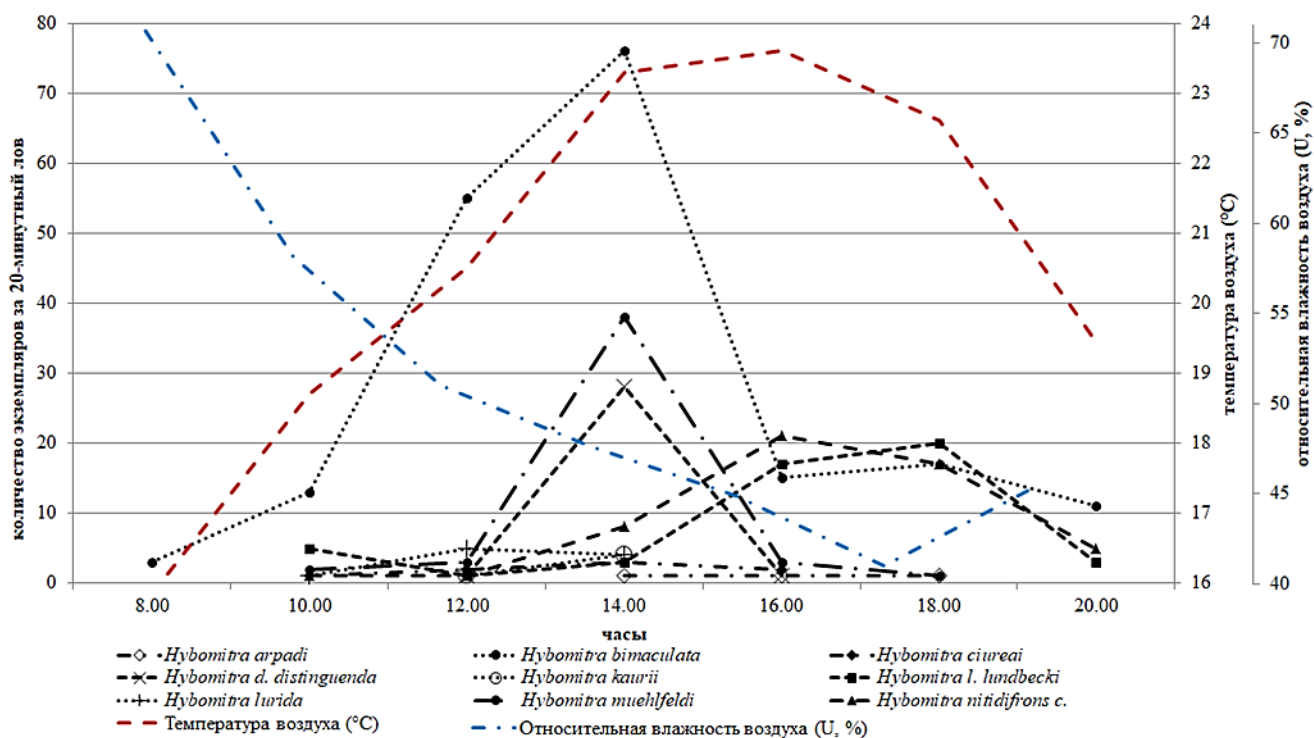
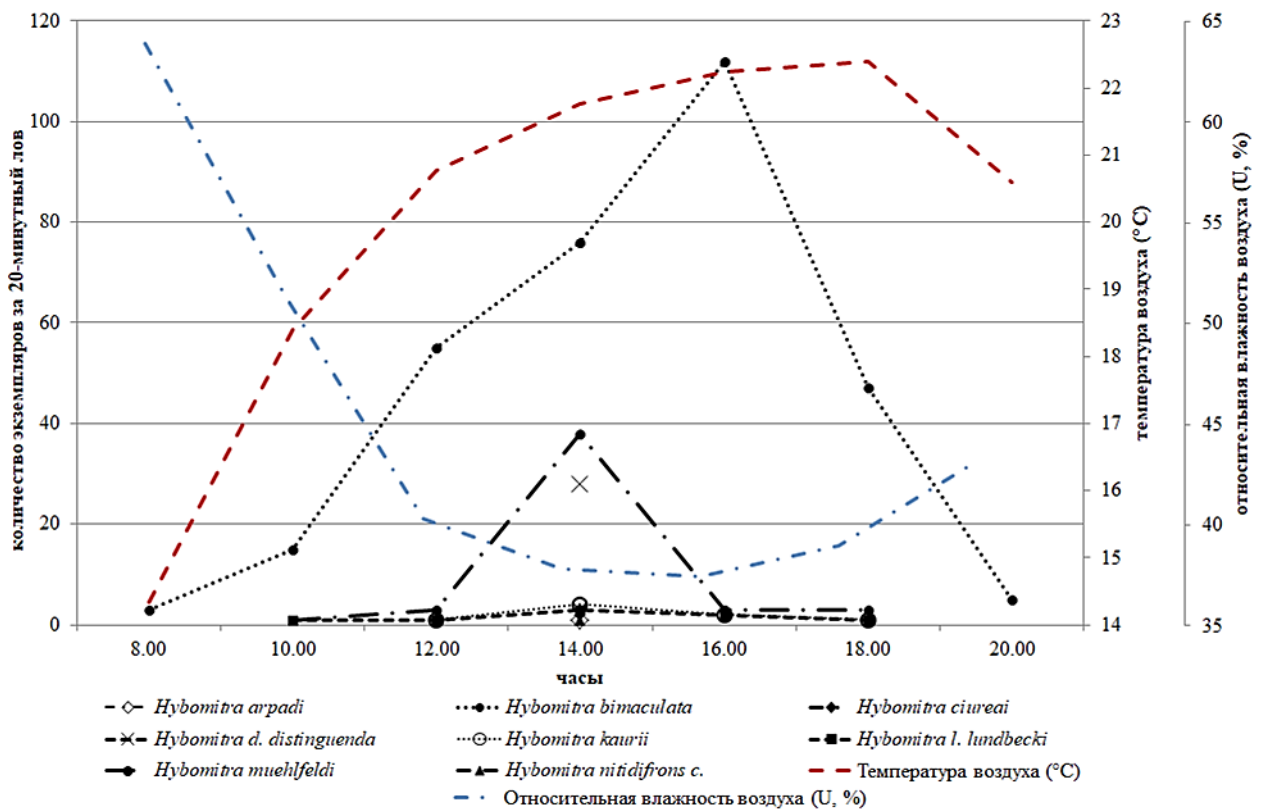
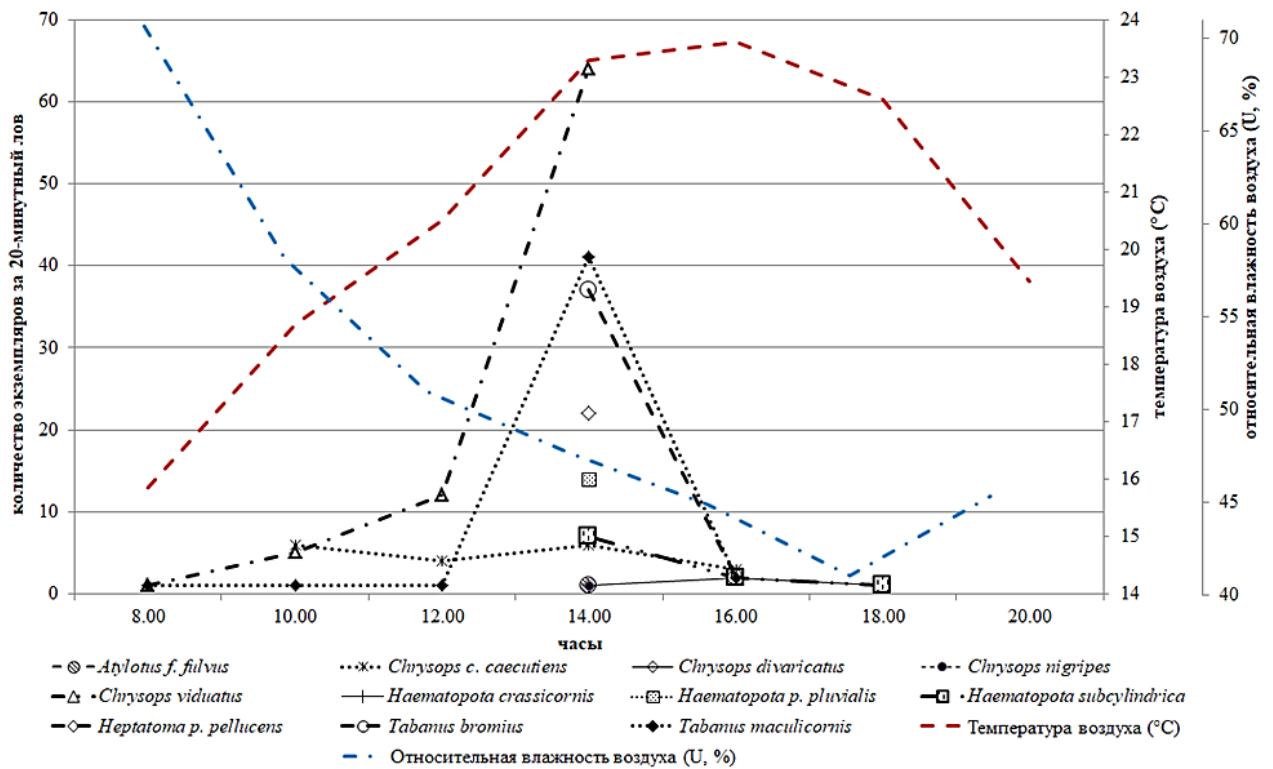


Рисунок 11 — Суточная динамика лёта слепней рода *Hybomitra* на низинном лугу во II декаде июня 2012 г. (14 июня) в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области.



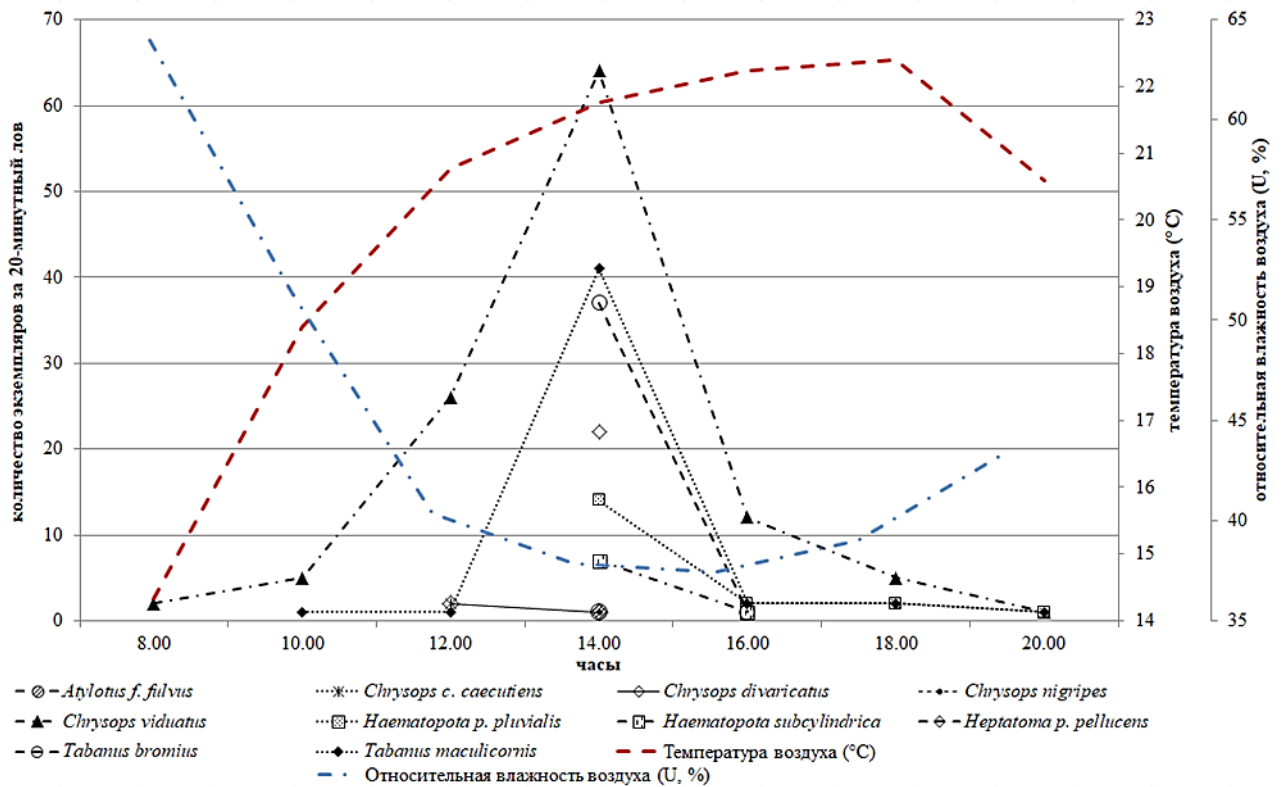


Рисунок 14 — Суточная динамика лёта слепней рода *Atylotus*, *Chrysops*, *Haematopota*, *Heptatoma* и *Tabanus* на низинном лугу в III декаде июня 2012 г. (26 июня) в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области.

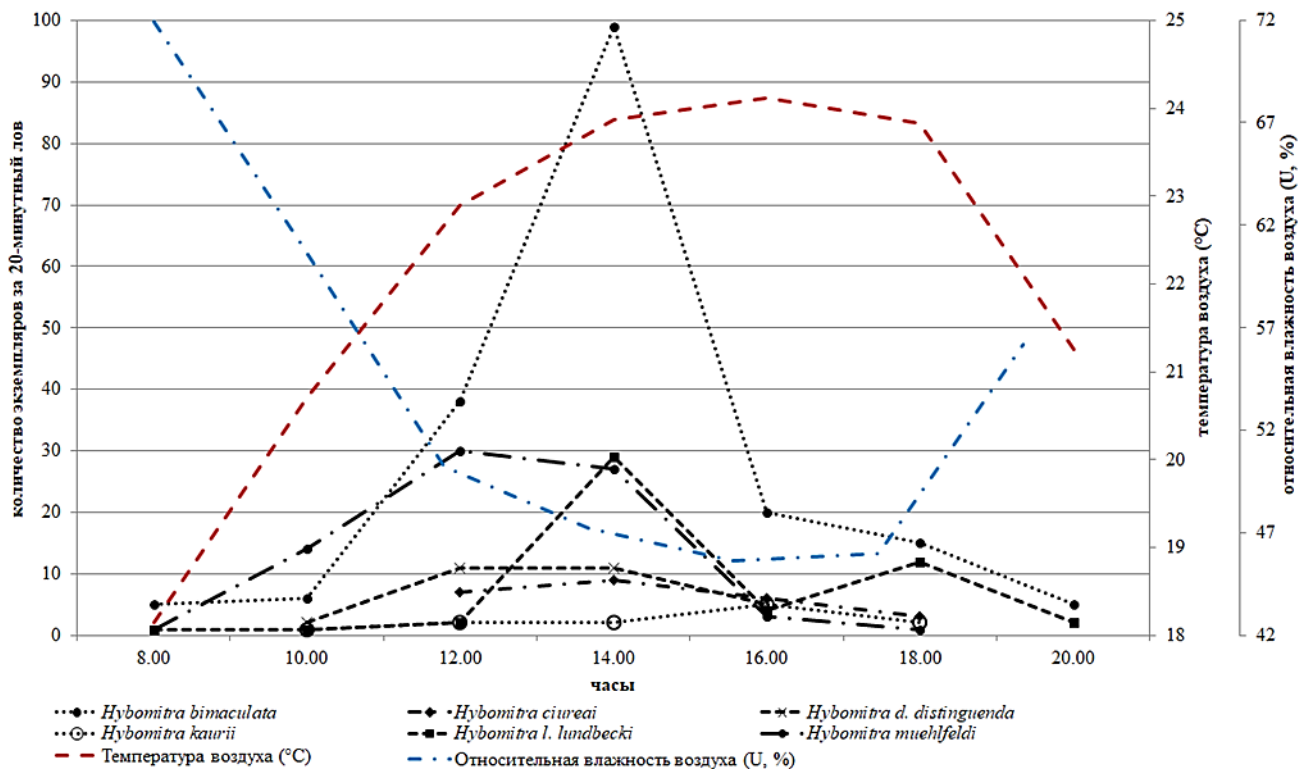


Рисунок 15 — Суточная динамика лёта слепней рода *Hybomitra* на низинном лугу в I декаде июля 2012 г. (04 июля) в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области.

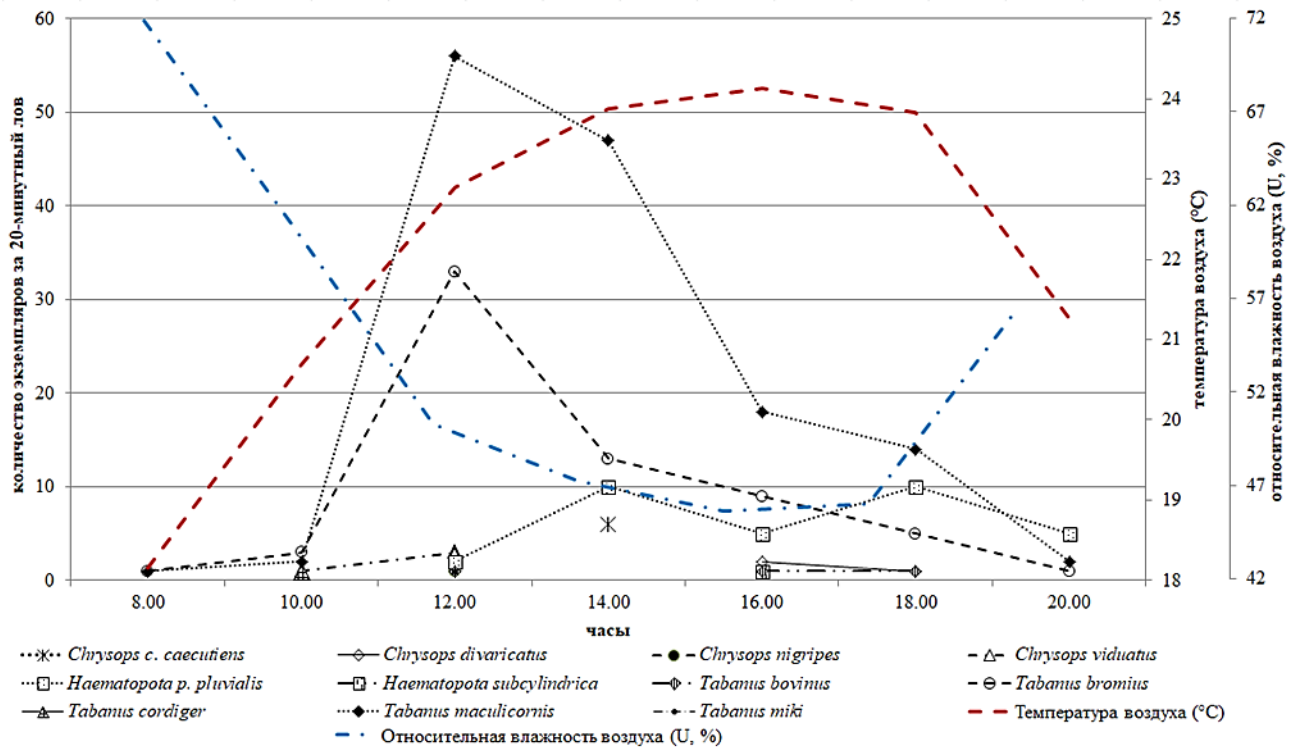


Рисунок 16 — Суточная динамика лёта слепней рода *Chrysops*, *Haematopota* и *Tabanus* на низинном лугу в I декаде июля 2012 г. (04 июля) в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области.

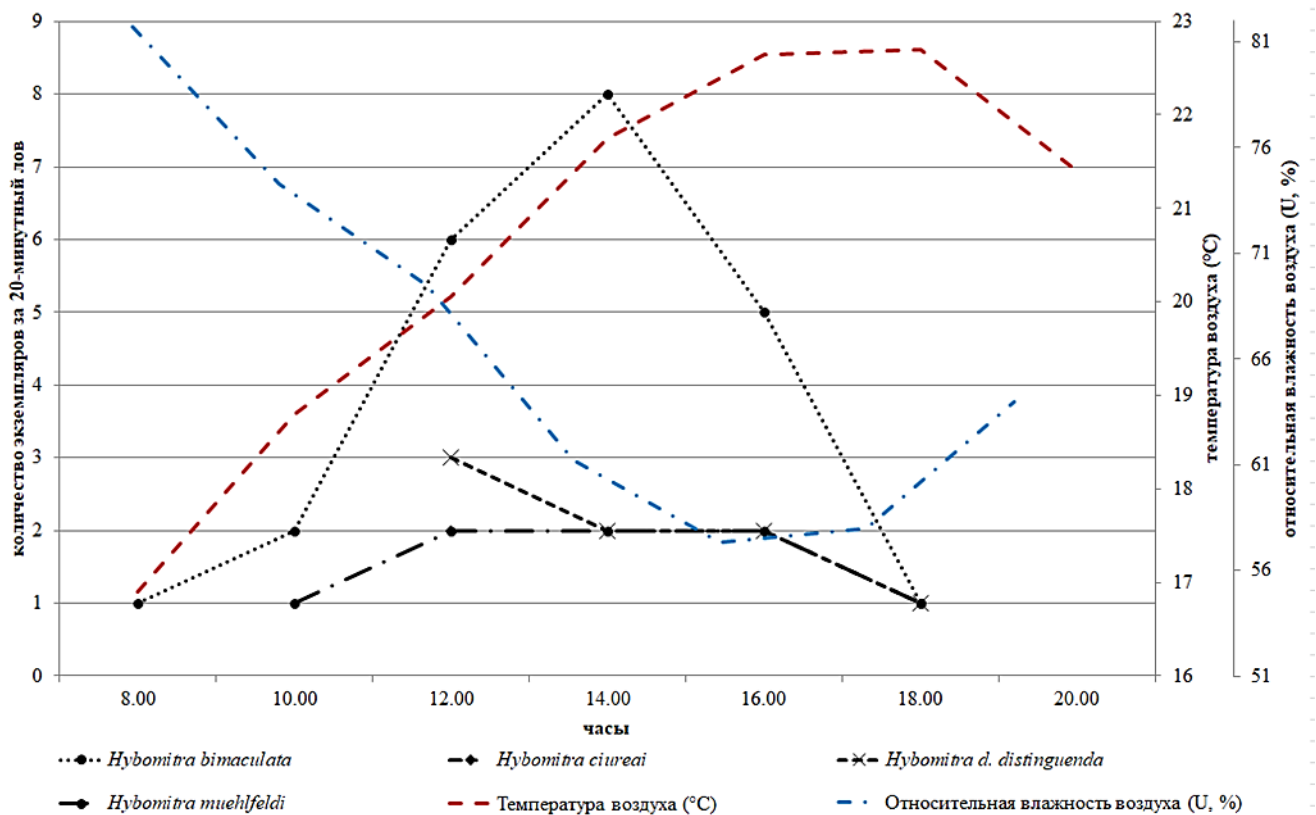


Рисунок 17 — Суточная динамика лёта слепней рода *Hybomitra* на низинном лугу во II декаде июля 2012 г. (13 июля) в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области.

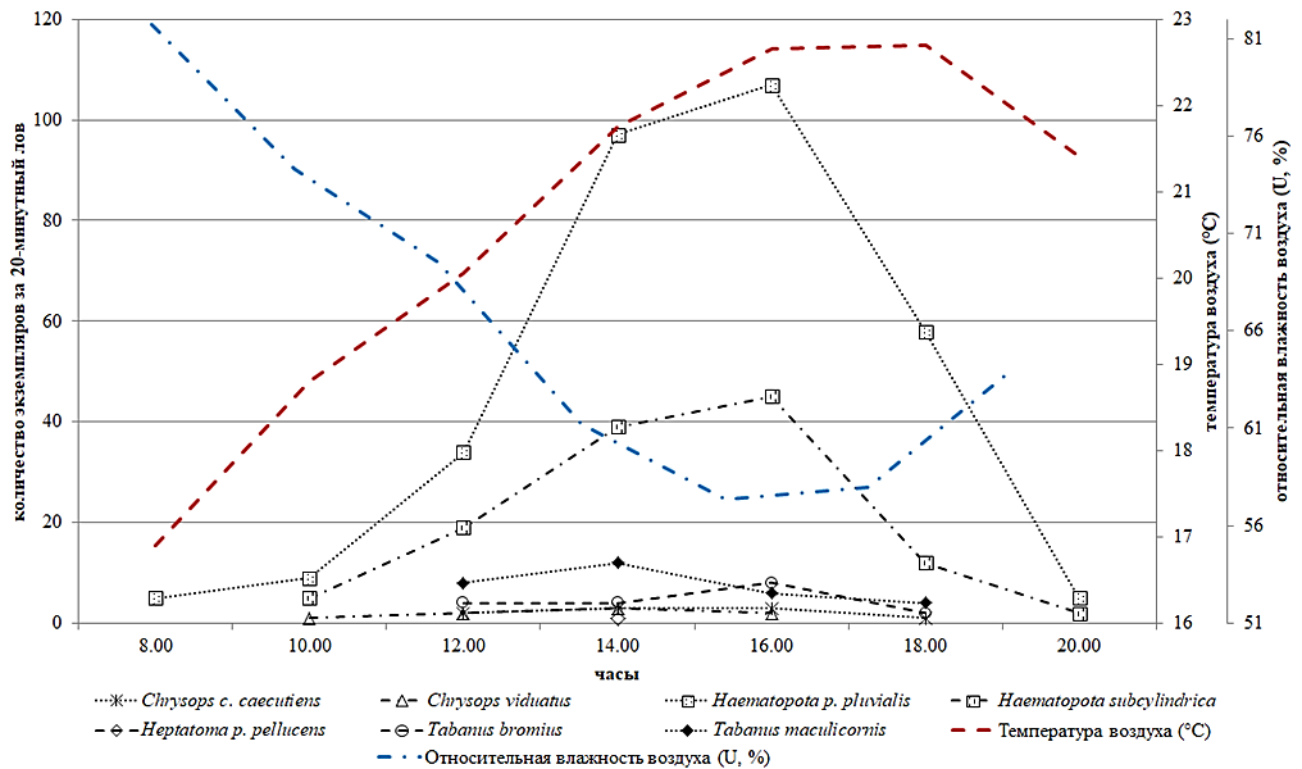


Рисунок 18 — Суточная динамика лёта слепней рода *Chrysops*, *Haematopota*, *Heptatoma* и *Tabanus* на низинном лугу во II декаде июля 2012 г. (13 июля) в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области.

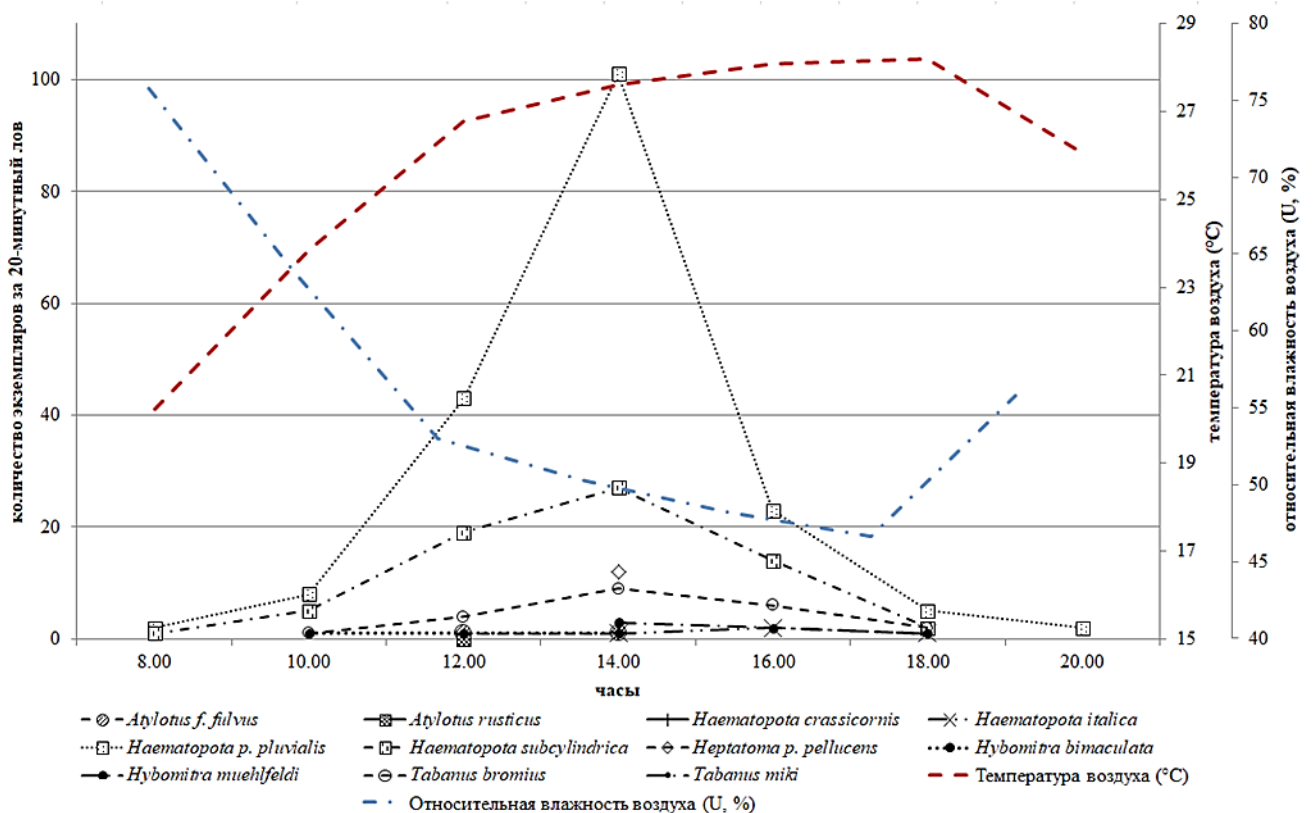


Рисунок 19 — Суточная динамика лёта слепней на низинном лугу в III декаде июля 2012 г. (29 июля) в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области.

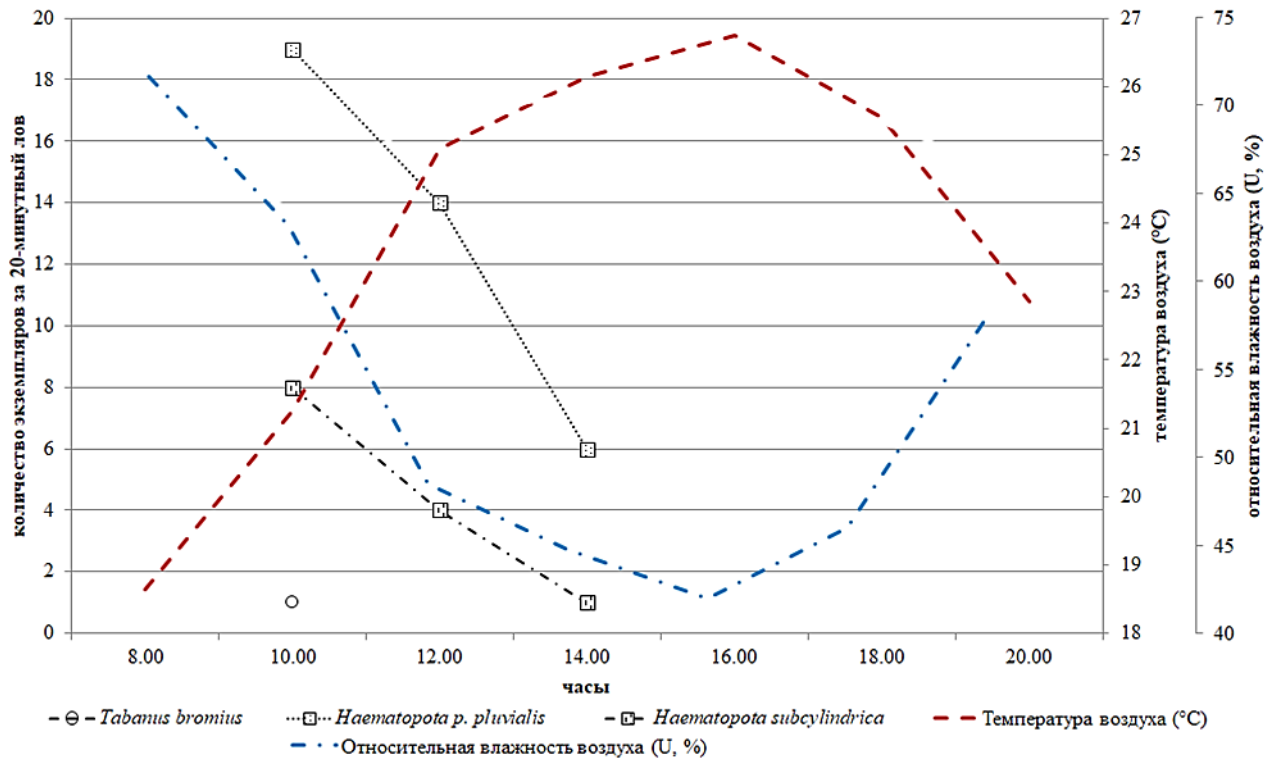


Рисунок 20 — Суточная динамика лёта слепней на низинном лугу в I декаде августа 2012 г. (03 августа) в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области.

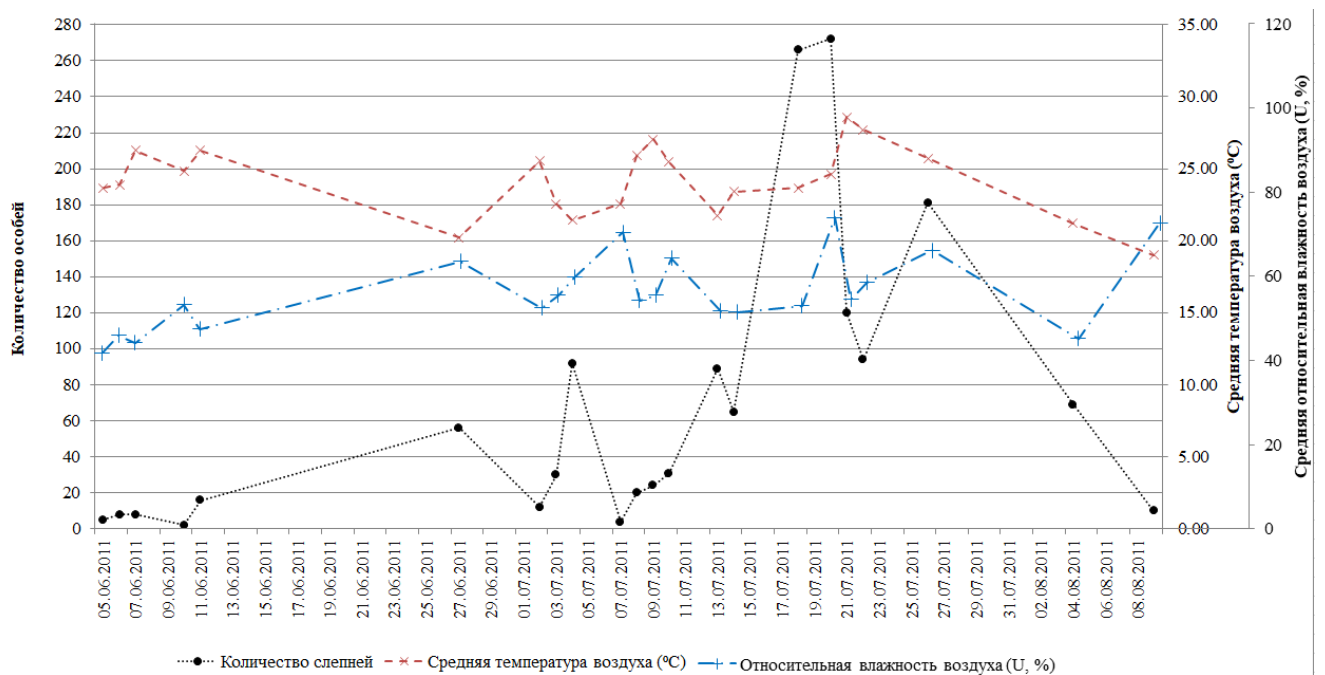


Рисунок 21 – Зависимость лётной активности слепней от абиотических факторов (температуры и относительной влажности воздуха) в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского р-на Псковской области в 2011 году.

Таблица 10 – Биотопическое распределение личинок слепней на территории Псковской области

Вид	Количество личинок (экз.)																Всего	Доля (%)
	Биотоп																	
	1	2	3	4	5	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Atylotus f. fulvus</i>	9	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	11	1.0
<i>Chrysops c. caecutiens</i>	—	—	—	469	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	469	42.9
<i>Ch. relictus</i>	—	—	—	—	—	—	85	—	—	—	—	—	—	—	—	—	85	7.8
<i>Ch. viduatus</i>	7	1	2	—	2	—	—	—	—	2	—	—	1	—	10	—	25	2.3
<i>Haematopota p. pluvialis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	0.1
<i>Hybomitra arpadi</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	0.1
<i>H. bimaculata</i>	47	13	5	—	4	2	—	—	—	3	1	3	1	1	5	4	89	8.1
<i>H. ciureai</i>	21	7	—	—	1	1	—	1	—	1	—	4	8	9	16	6	75	6.9
<i>H. d. distinguenda</i>	—	10	23	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	35	3.2
<i>H. kaurii</i>	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2	0.2
<i>H. l. lundbecki</i>	19	9	—	—	3	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	4	37	3.4
<i>H. lurida</i>	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	5	0.5
<i>H. m. montana</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	0.2
<i>H. muehlfeldi</i>	72	8	1	1	2	—	—	1	—	1	—	1	3	1	2	2	95	8.7
<i>H. nitidifrons confiformis</i>	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	4	0.4
<i>Tabanus a. autumnalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	0.1
<i>T. bovinus</i>	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	0.4
<i>T. bromius</i>	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	4	0.4

Таблица 10 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>T. cordiger</i>	–	–	–	77	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	77	7.0
<i>T. maculicornis</i>	60	5	2	–	1	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	–	71	6.5
Всего личинок	244	59	33	547	13	3	85	4	3	10	1	9	14	12	39	17	1093	–
Количество видов	11	11	5	3	6	2	1	4	1	6	1	4	5	4	9	5	–	–

Примечание. Биотоп 1 – берег непроточного эвтрофного водоёма, биотоп 2 – низинный луг, биотоп 3 – заброшенная мелиоративная канава, биотоп 4 – песчаный берег р. Пскова, биотоп 5 – придорожная канава с ивовыми кустарниковыми зарослями, биотоп 7 – лесные противопожарные канавы долгомошного соснового леса, биотоп 8 – песчано-галечный берег Тёплого озера, биотоп 9 – заиленный песчаный берег Тёплого озера, биотоп 10 – берег искусственного непроточного водоёма мезотрофного типа, биотоп 11 – низинное осоковое болото, биотоп 12 – берег водоотводной канавы вдоль автомагистрали, биотоп 13 – низинный берег медленнотекущей р. Мирожка, биотоп 14 – низинное гипновое болото, биотоп 15 – проточное эвтрофное оз. Смолинское, биотоп 16 – берега мелиоративной канавы на суходольном лугу, биотоп 17 – проточное эвтрофное оз. Аннинское.

Таблица 11 – Видовой состав слепней в различных биотопах Псковской области (количество особей / индекс доминирования, %)

Вид	Биотоп								
	берег проточного эвтрофного озера	низинный берег реки	низинный луг	суходольный луг	берёзовый травяной лес	берёзовый дубравнотравяной лес	сосновый долгомошный лес	еловый долгомошный лес	низинное травяное болото
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Таёжный									
<i>Chrysops divaricatus</i>	7 / 0.37	2 / 0.28	7 / 0.31	19 / 0.40	2 / 0.07	–	–	1 / 0.19	1 / 0.07
<i>C. nigripes</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Hybomitra arpadi</i>	66 / 3.51	6 / 0.83	11 / 0.49	79 / 1.68	24 / 0.88	–	50 / 18.87	–	19 / 1.38
<i>H. lapponica</i>	1 / 0.05	–	1 / 0.04	7 / 0.15	2 / 0.07	–	–	–	1 / 0.07
<i>H. nigricornis</i>	–	–	–	1 / 0.02	–	–	–	–	–
<i>H. tarandina</i>	10 / 0.53	7 / 0.97	21 / 0.93	53 / 1.13	8 / 0.29	–	–	–	23 / 1.68
Таёжно-неморальный									
<i>Chrysops c. caecutiens</i>	3 / 0.16	80 / 11.03	68 / 3.01	43 / 0.92	184 / 6.74	–	–	1 / 0.19	3 / 0.22
<i>Hybomitra bimaculata</i>	729 / 38.78	254 / 35.03	716 / 31.68	1724 / 36.74	997 / 36.52	11 / 6.47	55 / 20.75	–	687 / 50.03
<i>H. kaurii</i>	7 / 0.37	9 / 1.24	20 / 0.88	16 / 0.34	10 / 0.37	–	–	–	1 / 0.07
<i>H. l. lundbecki</i>	155 / 8.24	42 / 5.79	256 / 11.33	109 / 2.32	106 / 3.88	–	–	–	167 / 12.16
<i>H. lurida</i>	2 / 0.11	12 / 1.66	33 / 1.46	7 / 0.15	2 / 0.07	–	–	–	18 / 1.31

Таблица 11 – Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Таёжно-неморальный									
<i>H. m. montana</i>	–	–	2 / 0.09	2 / 0.04	–	–	–	–	1 / 0.07
<i>H. muhlfeldi</i>	362 / 19.26	66 / 9.10	157 / 6.95	796 / 16.97	322 /11.79	27 / 15.88	61 /23.02	09.01.1968	228 / 16.61
<i>H. nitidifrons confiformis</i>	50 / 2.66	56 / 7.72	105 / 4.65	98 / 2.09	53 /1.94	–	16 / 6.04	–	88 / 6.41
Неморальный									
<i>Atylotys f. fulvus</i>	–	–	3 / 0.13	2 / 0.04	1 / 0.04	–	–	–	–
<i>Chrysops viduatus</i>	144 / 7.66	56 / 7.72	83 / 3.67	151 / 3.22	112 / 4.10	11 / 6.47	18 / 6.79	5 / 0.93	37 / 2.69
<i>Haematopota crassicornis</i>	–	2 / 0.28	5 / 0.22	5 / 0.11	5 /0.18	–	–	–	1 / 0.07
<i>Haematopota italica</i>	–	–	2 / 0.09	5 / 0.11	–	–	–	–	–
<i>H. p. pluvialis</i>	60 / 3.19	25 / 3.45	211 / 9.34	412 / 8.78	154 /5.64	9 / 5.29	–	196 / 36.63	–
<i>Heptatoma p. pellucens</i>	6 / 0.32	22 / 3.03	38 / 1.68	11 / 0.23	54 /1.98	–	17 /6.42	–	1 / 0.07
<i>Hybomitra distinguenda</i>	17 / 0.90	31 / 4.28	79 / 3.50	44 / 0.94	202 / 7.40	9 / 5.29	17 /6.42	–	26 / 1.89
<i>Tabanus bovinus</i>	12 / 0.64		2 / 0.09	29 / 0.62	5 / 0.18		–	2 / 0.37	
<i>T. cordiger</i>	–	1 / 0.14	1 / 0.04	–	3 / 0.11		–	–	
<i>T. glaucopis</i>	–	–	–	–	1 / 0.04		–	–	
<i>T. maculicornis</i>	75 / 3.99	18 / 2.48	202 / 8.94	222 / 4.73	334 / 12.23	15 / 8.82	–	28 / 5.23	21 / 1.53

Таблица 11 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Неморальный									
<i>T. miki</i>	2 / 0.11	–	2 / 0.09	4 / 0.09	–	–	–	–	–
<i>T. s. sudeticus</i>	11 / 0.59	–	–	15 / 0.32	1 / 0.04	11 / 6.47	–	1 / 0.19	1 / 0.07
Лесостепной									
<i>Atylotus rusticus</i>			3 / 0.13	–	–	–	–	–	–
<i>Chrysops relictus</i>	4 / 0.21	11 / 1.52					–	7 / 1.31	–
<i>Haematopota subcylindrica</i>	23 / 1.22	5 / 0.69	59 / 2.61	342 / 7.29	89 / 3.26	9 / 5.29	–	55 / 10.28	–
<i>Hybomitra ciureai</i>	51 / 2.71	14 / 1.93	42 / 1.86	112 / 2.39	14 / 0.51	15 / 8.82	15 / 5.66	3 / 0.56	44 / 3.20
<i>Tabanus a. autumnalis</i>	–	–	1 / 0.04	1 / 0.02	–	–	–	–	–
<i>T. bromius</i>	71 / 3.78	6 / 0.83	128 / 5.66	383 / 8.16	45 / 1.65	53 / 31.18	–	223 / 41.68	1 / 0.07
Лесной монтанный									
<i>Hybomitra auripila</i>	12 / 0.64	–	–	–	–	–	–	–	–
Общее количество слепней	1880	725	2260	4692	2730	170	265	535	1373
Количество видов	24	21	29	28	25	10	9	13	21

Примечание. «–» – слепни не обнаружены

Таблица 12 – Достоверность различий структуры сообщества слепней для биотопов Псковской области (левая нижняя часть – p, правая верхняя часть – t / df)

Биотоп	берег проточного эвтрофного озера	низинный берег реки	низинный луг	суходольный луг	берёзовый травяной лес	берёзовый дубравнотравяной лес	сосновый долгомошный лес	еловый долгомошный лес	низинное травяное болото
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
берег проточного эвтрофного озера		4.308 / 38	8.206 / 49	2.095 / 41	2.342 / 45	0.003 / 16	1.416 / 20	12.533 / 23	9.110 / 43
низинный берег реки	p<0.001		1.744 / 34	3.262 / 28	2.866 / 32	3.147 / 21	5.091 / 27	14.423 / 31	11.555 / 40
низинный луг	p<0.001	p>0.05		7.965 / 54	6.919 / 54	5.035 / 14	8.423 / 17	19.140 / 20	17.257 / 39
суходольный луг	0.05<p<0.01	0.001<p<0.01	p<0.001		0.481 / 50	1.209 / 12	3.330 / 13	15.269 / 17	12.459 / 32
берёзовый травяной лес	0.05<p<0.01	0.001<p<0.01	p<0.001	p>0.05		1.408 / 13	3.503 / 15	15.073 / 19	12.191 / 37
берёзовые дубравнотравяные леса	p>0.05	0.001<p<0.01	p<0.001	p>0.05	p>0.05		0.999 / 17	9.392 / 21	6.213 / 17

Таблица 12 – Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
сосновые долгомошные леса	$p > 0.05$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$0.001 < p < 0.01$	$0.001 < p < 0.01$	$p > 0.05$		10.331 / 22	6.703 / 23
еловый долгомошный лес	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$		4.777 / 26
низинное травяное болото	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	

Примечание. p – уровень значимости t -критерия Стьюдента; t / df – значение критерия Стьюдента / степени свободы.