

УДК 595.772

К ОСОБЕННОСТЯМ РАЗВИТИЯ КУКОЛОЧНОЙ ФАЗЫ СЛЕПНЕЙ (DIPTERA, TABANIDAE) СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

2020 г. В. В. Агасой*

Псковский государственный университет,
пл. Ленина, д. 2, Псков, 180000 Россия
*e-mail: agasoi_87@mail.ru

Поступила в редакцию 28.08.2020 г.

После доработки 23.11.2020 г.

Принята к печати 27.11.2020 г.

Экспериментально изучены особенности развития куколочной фазы слепней на примере табанид Псковской области. Исследована зависимость продолжительности фазы куколки от температуры. Установлено, что в стабильных лабораторных условиях продолжительность развития куколок одного и того же вида, полученных из личинок, собранных в год проведения наблюдений, характеризуется значительными колебаниями. Для куколок, полученных из личинок, зимовавших в лабораторных условиях, отмечен минимальный разброс сроков развития. Обсуждаются причины этих различий.

Ключевые слова: Tabanidae, слепни, продолжительность фазы развития, личинки, куколки, местообитание

DOI: 10.31857/S0031184721010051

Слепни (Tabanidae) относятся к кровососущим двукрылым насекомым. Бóльшая часть жизненного цикла слепней приходится на преимагинальные фазы (яйцо, личинка и куколка). При этом длительность этих фаз у разных видов различна и может существенно колебаться. Один из ведущих факторов, определяющих эти различия – температура (Cameron, 1926; Segal, 1936a; b; Скуфьин, 1973; Лутта, 1970; Павлова, 1974; Лутта, Быкова, 1982; Атнагулова, 2008). На северо-западе России исследования, посвящённые изучению продолжительности преимагинальных фаз слепней, проводились Лутта (1970). Показано, что в лабораторных условиях полное развитие куколки вида *Chrysops caecutiens caecutiens* (L., 1758) занимает от 8 до 20 дней, *Hybomitra montana montana* (Meigen, 1820) – от 8 до 21 дня и *Haematopota pluvialis pluvialis* (L., 1758) – от 13 до 24 дней.

Темпы развития куколочной фазы определяют сроки и интенсивность лёта имаго, что в свою очередь оказывает влияние на жизненный цикл слепней в целом. Поэтому целью настоящего исследования стало изучение влияния температуры на продолжительность куколочной фазы некоторых видов слепней Псковской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили куколки 13 видов слепней: *Atylotus fulvus fulvus* (Meigen, 1820), *Chrysops c. caecutiens* (L., 1758), *Ch. viduatus* (Fabricius, 1794), *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826), *H. ciureai* (Seguy, 1937), *H. distinguenda distinguenda* (Verrall, 1909), *H. lundbecki lundbecki* (Lyneborg, 1960), *H. lurida* (Fallen, 1817), *H. muehlfeldi* (Brauer, 1880), *H. nitidifrons confiformis* (Szilady, 1914), *Tabanus bovinus* (L., 1758), *T. cordiger* (Meigen, 1820) и *T. maculicornis* (Zetterstedt, 1842).

Для получения куколок проводили сбор личинок слепней на специально выбранном модельном участке, расположенном в окрестностях д. Молоди (58.022777–28.705967) Струго-Красненского района Псковской области. Здесь было выделено 4 типа личиночных стадий (термин предложен Лутта, 1970), которые относятся к наиболее типичным местам обитания преимагинальных фаз развития слепней: берег стоячего водоема эвтрофного типа (далее станция 1), заболоченные участки влажно-разнотравного луга (далее станция 2), заброшенная мелиоративная канава (далее станция 3) и берег р. Псковы (далее станция 4) (Рис. 1).

Станция 1 расположена в 1 км от деревни и находится в мелколиственном лесу (Рис. 1А). В лесном массиве преобладают береза повислая и осина. Под ними встречается крушина ломкая, ольха серая, лещина обыкновенная. С юго-западной стороны водоема по берегу образовались заросли ольхи серой и ивы ломкой. Мелколиственный лес относится к станции полузакрытого типа. Берег водоема пологий с богатой прибрежной растительностью, в которой преобладают осоки, злаки, рогоз, гипновые мхи, и с многочисленной фауной беспозвоночных (олигохет, моллюсков и т. д.). Значение водородного показателя (рН), в зоне ниже 10 см от уреза воды, находилось в пределах от 6.5 до 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 раннелетний период – 17–19 °С. Ранее данный водоём использовали как место водопоя крупного рогатого скота. Здесь обнаружены личинки *Atylotus f. fulvus*, *Chrysops viduatus*, *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. l. lundbecki*, *H. lurida*, *H. muehlfeldi*, *H. nitidifrons c.*, *Tabanus bovinus* и *T. maculicornis*. Из этих личинок в лабораторных условиях было получено куколок: *A. f. fulvus* – 3 экз., *Ch. viduatus* – 2 экз., *H. bimaculata* – 32 экз., *H. ciureai* – 11 экз., *H. l. lundbecki* – 16 экз., *H. lurida* – 3 экз., *H. muehlfeldi* – 41 экз., *H. nitidifrons c.* – 2 экз., *T. bovinus* – 1 экз. и *T. maculicornis* – 43 экз.

Станция 2 расположена на проточно-увлажненных почвах и представлена разнотравно-злаковыми ассоциациями растений (Рис. 1Б). Луг принадлежит к станции открытого типа. На нём в изобилии развивается луговик дернистый, бодяк разнолистный, колокольчик раскидистый, лабазник вязолистный, лютик едкий, щавель кислый, камыш лесной, герань луговая. В понижениях луга расположены заболоченные участки, которые покрыты гипновыми мхами и окружены кустарниками ивы ломкой. Значение рН поверхностного слоя заболоченных участков луга в пределах от 4.0 до 4.5. Температура поверхностных слоёв и моховой массы проб в мае составляла 16–18 °С, а в раннелетний период – 19–21 °С. Здесь были собраны личинки слепней следующих видов: *Chrysops viduatus*, *Hybomitra bimaculata*, *H. d. distinguenda*, *H. l. lundbecki*, *H. muehlfeldi*, *H. nitidifrons c.*, *Tabanus bovinus* и *T. maculicornis*. Из этих личинок в лабораторных условиях было получено куколок: *Ch. viduatus* – 2 экз., *Hybomitra bimaculata* – 5 экз., *H. d. distinguenda* – 1 экз., *H. l. lundbecki* – 5 экз., *H. muehlfeldi* – 3 экз., *H. nitidifrons c.* – 1 экз., *Tabanus bovinus* – 2 экз. и *T. maculicornis* – 2 экз.

Станция 3 является непроточным эвтрофным водоёмом (Рис. 1В). Рядом с ней расположен торфяник. С восточной стороны данная канава имеет крутой склон, на котором произрастают древесные породы – береза повислая и осина, а также многочисленные кустарниковые породы – ольха серая, лещина обыкновенная. С западной стороны канава ограничена от суходольного луга полосой из кустарниковых пород. Данный участок является станцией закрытого типа. Берега и дно канавы покрыты большим количеством растительных остатков (опавшими листьями и ветками кустарников). Значение рН поверхностного слоя грунта мелиоративной канавы в пределах от 7.2 до 7.5. Температура поверхностных слоёв грунта в мае составляла 10–12 °С, а в раннелетний период – 14–16 °С. Обнаруженные в этой станции личинки относятся к видам

Chrysops viduatus, *Hybomitra bimaculata*, *H. ciureai*, *H. d. distinguenda*, *H. l. lundbecki* и *Tabanus maculicornis*. Из этих личинок в лабораторных условиях было получено куколок: *Ch. viduatus* – 2 экз., *H. bimaculata* – 3 экз., *H. ciureai* – 1 экз., *H. d. distinguenda* – 16 экз., *H. l. lundbecki* – 1 экз. и *Tabanus maculicornis* – 1 экз.

Стация 4, в месте сбора личинок, представлена песчаным слабо заиленным дном (Рис. 1Г). На этом участке река изгибается, имеет небольшую глубину и слабое течение из-за наличия запруды. В местах взятия проб температура поверхностных слоёв грунта в мае составляла 10–12 °С и значение водородного показателя – 6.5. В данной станции отмечены личинки, принадлежащие к 3 видам слепней – *Chrysops c. caecutiens*, *Hybomitra muehlfeldi* и *Tabanus cordiger*. Из этих личинок в лабораторных условиях было получено куколок: *Chrysops c. caecutiens* – 146 экз. и *Tabanus cordiger* – 3 экз.



Рисунок 1. Места сбора личинок слепней в окрестностях д. Молоди Струго-Красненского района Псковской области. *А* – стоячий водоем эвтрофного типа, *Б* – влажно-разнотравный луг, *В* – заброшенная мелиоративная канава, *Г* – левый берег р. Пскова.

Figure 1. Collecting sites of horsefly larvae in environs of Molody Village, Strugo-Krasnensky district, Pskov Province. *A* – stagnant eutrophic reservoir, *B* – wet-grass meadow, *C* – abandoned reclamation ditch, *D* – the left bank of the Pskov River.

Сбор материала проводили на протяжении 9 лет (2011–2013 и 2015–2020 г.г.). При этом использовали методику, предложенную Скуфьиным (1973). В выбранных станциях материал собирали: в 2011 г. во второй и третьей декадах июня, в течение всего июля, во второй и в третьей декадах августа; в 2012 г. в третьей декаде июня, во второй декаде июля и в первой декадах августа; в 2013 г. в первой декаде июня; с 2015 по 2020 г. в первой и третьей декадах мая.

Поскольку личинки в мае во всех местах сбора располагались на глубине 5–8 см, при их поиске снимали поверхностный слой субстрата толщиной не более 10 см. Отбор почвы, грунта, моховой или торфянистой массы проводили металлической лопатой, совком или граблями. Собранный мох раскладывали в сухом месте на клеенке и небольшими порциями тщательно перебирали руками. Тяжелые глинистые почвы, растительные остатки (опавшие листья и перергной), песчаные и илистые грунты промывали через два металлических сита, поставленных друг на друга. Размер ячеек верхнего сита 10×10 мм, нижнего сита – 1.7×1.7 мм.

Инкубацию исследуемых личинок и куколок проводили в стабильных лабораторных условиях при температуре 19–21 °С (2011–2013 г., 2015–2017 г.) и 16–18 °С (2018–2020 г.). При этом личинок, предназначенных для получения куколок, поодиночке размещали в пластмассовые стаканы объёмом 100–120 мл, на дно которых укладывали субстрат с места сбора и наливали немного воды. Отверстие стакана затягивали бязью и закрепляли резинкой. Хищных личинок 1 раз в 5 дней подкармливали личинками комара-звонца или нарезанными кусочками дождевого червя. Субстрат заменяли на свежий через 10–12 дней. После вылета взрослой особи личиночную шкурку фиксировали в 70 % спирте, экзувий куколки сохраняли и подкалывали под выведенный экземпляр имаго. Вылетевшие имаго использовались для определения видовой принадлежности личинок и куколок.

Всего было собрано 784 личинки, из которых в лабораторных условиях удалось вывести 447 имаго, остальные личинки и куколки погибли (337). Среди собранного материала на стацию 1 пришлось 492 личинки, стацию 2 – 81 личинка, стацию 3 – 41 личинка, стацию 4 – 170 личинок.

В 2011–2013 г. сбор личинок проводили в летние месяцы, поэтому при содержании в стабильных лабораторных условиях при температуре 19–21 °С и естественном освещении (на подоконнике) они не приступали к окукливанию до конца осени. Они лишь успевали пройти от 1 до 3 линек до наступления зимнего периода. Затем их переводили на перезимовку. Для этого личинок в период с 1 декабря по 1 марта помещали в холодильную камеру в темноте при температуре 4 °С. Во время зимовки личинок не кормили, а только контролировали влажность субстрата. В марте личинок извлекали из холодильной камеры и вновь помещали в лаборатории на подоконник при температуре 19–21 °С. Этим личинок периодически подкармливали, меняли субстрат и контролировали его влажность. Всего зимовавших личинок было 279.

Личинки, собранные в 2015–2020 г.г., в стабильных лабораторных условиях успевали пройти цикл развития до вылета имаго. Таких личинок было 505. Их содержали в лаборатории на подоконнике при температуре 19–21 °С (2015–2017 г.г. сбора) и 16–18 °С (2018–2020 г.г. сбора). Все эти личинки были собраны на предкуколичной стадии, т.к. после их окукливания в субстрате обнаруживалась только личиночная шкурка с ротовым аппаратом.

Согласно литературным данным (Лутга, 1970; Павлова, 1974) продолжительность развития личиночной фазы определяется в первую очередь температурой, которая также может оказывать существенное влияние на длительность куколичной фазы. Поэтому для выявления связи температуры окружающей среды с темпами развития куколичной фазы были определены среднедекадные температуры воздуха в период сбора личинок и в декаду, предшествующую сбору. Среднедекадную температуру рассчитывали по данным метеостанции Струги-Красные, на которой замеры температуры проводились четыре раза в сутки.

Во время сбора материала измерения температуры и pH субстрата производили при помощи анализатора почв «Soil Survey Instrument, model: KC-300».

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наблюдения за продолжительностью куколочной фазы исследованных видов показали, что у разных видов ее длительность в одинаковых условиях различна.

Личинки *Hybomitra l. lundbecki*, *H. muehlfeldi*, *H. ciureai*, собранные в первой декаде мая 2015–2020 г., в лабораторных условиях приступали к окукливанию в период со второй декады мая по первую декаду июня. При этом продолжительность собственно куколочной фазы у личинок *H. l. lundbecki* составила 3–17 дней, у *H. muehlfeldi* – 4–19 дней и у *H. ciureai* – 6–14 дней. Личинки *H. muehlfeldi* и *H. ciureai*, собранные в третью декаду мая, окукливались с конца третьей декады мая по середину первой декады июня. Продолжительность фазы куколки для этих личинок составила 8–10 дней. Личинки *H. bimaculata*, собранные в первую декаду 2016 и 2017 г., окукливались во вторую декаду мая и находились в этой фазе от 4 до 10 дней. Личинки этого же вида, собранные в первой декаде мая 2015 г., в 2018–2020 гг., окукливались в период со второй декады мая по начало первой декады июня. Продолжительность фазы куколки составила 12–20 дней. Личинки *H. lurida*, собранные в первой декаде мая 2017 и 2019 г., приступали к окукливанию в третью декаду мая, а длительность их куколочной фазы составила 12–14 дней.

Личинки *Tabanus cordiger* в период наблюдений встретились всего один раз в первой декаде мая 2019 г. в количестве двух экземпляров. Одна из этих личинок окуклилась в третью декаду мая, другая – вторую декаду июня. Их куколочная фаза длилась 15 и 23 дня соответственно. Личинки *T. maculicornis*, собранные в первую декаду мая 2015 г. и в 2017–2020 гг., окукливались во вторую и третью декады мая, а фаза куколки составила 4–18 дней.

В первой декаде мая 2013, 2017 и 2019 г. в станции 1 в слое мха на древесных остатках были обнаружены личинки *Atylotus f. fulvus* приступившие к окукливанию в третьей декаде мая. Их куколочная фаза продолжалась от 14 до 20 дней.

Личинки *Chrysops c. caecutiens*, собранные в первой декаде мая и июня 2017 г., окукливались в период с третьей декады мая по вторую декаду июня, а фаза их куколки составляла 5–10 дней. Личинки *Ch. viduatus*, собранные в первой и третьей декадах мая 2018 и 2020 г., приступали к окукливанию в третью декаду мая и первую декаду июня соответственно. Фаза куколки этого вида составила 6–8 дней.

Наблюдения показали, что с увеличением температуры у всех исследованных видов средняя продолжительность куколочной фазы сокращается (Табл. 1). Так, у *H. bimaculata*, содержащейся в лаборатории при температуре 16–18 °С, средняя продолжительность фазы куколки составила от 8.8 до 11.3 дня, при температуре 19–21 °С – от 6.3 до 10.6 дня. Куколочная фаза вида *H. ciureai* при температуре 16–18 °С в среднем развивалась от 9.8 до 12.8 дня, при температуре 19–21 °С – от 7.8 до 11.8 дня.

Вместе с тем для куколок ряда видов отмечены существенные различия в средних темпах их развития в разные годы. Для куколок *H. l. lundbecki* в 2015 г. в одних и тех же лабораторных условиях средняя продолжительность фазы оказалась существенно больше (13.6 дня), чем в 2016 и 2017 г. (от 5.0 до 8.6 дня соответственно). Соответственно в 2019 г. этот показатель составил 13.3 дня, в 2018 г. – 8.7 дня и в 2020 г. – 9.2 дня. Для *H. muehlfeldi* средняя продолжительность куколочной фазы в 2015 г. составила 12.7 дня, в 2016 г. – 7.7 дня, в 2017 г. – 6.4 дня. Соответственно в 2019 г. – 11.8 дня, в 2018 г. – 6.2 дня и в 2020 г. – 7.4 дня. Куколки *Tabanus maculicornis* в 2015 г. в лабораторных условиях развивались 14.4 дня, в 2017 г. – 11.2 дня. Соответственно в 2019 г. – 14.7 дня, в 2018 г. – 9.1 дня и в 2020 г. – 12.2 дня (Табл. 1).

Таблица 1. Зависимость продолжительности кукольной фазы слепней от температурных условий

Table 1. Dependence of the duration of the pupal phase of horseflies on temperature conditions

Температура в лабораторных условиях	Количество куколок	Продолжительность фазы куколки (в днях)			Год исследований	Среднедекадная температура в районе сбора материала	
		наименьшая	наибольшая	средняя		III декада апреля	I декада мая
<i>Hybomitra bimaculata</i>							
16–18 °С	5	8	12	9.4	2020	5.5	11.3
	15	5	14	11.3	2019	12.4	7.4
	12	3	18	8.8	2018	8.5	13.3
19–21 °С	5	7	8	7.4	2017	4	7.1
	9	6	9	6.3	2016	6.5	14.1
	7	4	14	10.6	2015	9.3	10.6
<i>Hybomitra ciureai</i>							
16–18 °С	5	8	14	10.4	2020	5.5	11.3
	5	12	13	12.8	2019	12.4	7.4
	5	7	14	9.8	2018	8.5	13.3
19–21 °С	5	6	11	7.8	2016	6.5	14.1
	5	11	12	11.8	2015	9.3	10.6
<i>Hybomitra l. lundbecki</i>							
16–18 °С	5	7	11	9.2	2020	5.45	11.3
	5	12	14	13.3	2019	12.4	7.4
	5	6	11	8.7	2018	8.5	13.3
19–21 °С	5	7	15	8.6	2017	4	7.1
	5	3	7	5	2016	6.5	14.1
	5	11	16	13.6	2015	9.3	10.6
<i>Hybomitra muehlfeldi</i>							
16–18 °С	5	4	10	7.4	2020	5.5	11.3
	6	11	13	11.8	2019	12.4	7.4
	6	3	9	6.2	2018	8.5	13.3
19–21 °С	8	5	8	6.4	2017	4	7.1
	6	3	16	7.7	2016	6.5	14.1
	17	9	16	12.7	2015	9.3	10.6
<i>Tabanus maculicornis</i>							
16–18 °С	5	12	13	12.2	2020	5.5	11.3
	6	11	18	14.7	2019	12.4	7.4
	31	3	13	9.1	2018	8.5	13.3
19–21 °С	5	4	17	11.2	2017	4	7.1
	5	14	16	14.4	2015	9.3	10.6

Примечания. Для повышения точности результатов приведены сведения только для видов слепней, количество куколок которых было не менее 5. Куколки остальных видов были единичны.

Из 279 личинок, оставленных на перезимовку, выжило лишь 50 экз. (18 %), из которых удалось вывести 30 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.). При этом личинки *H. l. lundbecki*, *H. bimaculata* и *H. nitidifrons* c. окукливались в конце второй декады и в третьей декаде марта, их куколочная фаза длилась 8–10 дней, а взрослые особи вылуплялись в третьей декаде марта или первой декаде апреля. Представители *H. d. distinguenda* приступали к окукливанию в период с третьей декады марта по первую декаду апреля, а фаза куколки составила 9–11 дней. Личинка *A. f. fulvus* окуклилась в третьей декаде марта и вылупилась во взрослую особь во второй декаде апреля. Её куколочная фаза продолжалась 20 дней. Личинки *T. bovinus* окукливались во второй декаде апреля или во второй декаде мая и продолжительность фазы их куколки составила 6 и 19 дней.

ОБСУЖДЕНИЕ

Эксперименты показали, что длительность куколочной фазы у одного и того же вида при содержании в стабильных лабораторных условиях характеризуется значительными колебаниями. Вероятно, личинки, собранные для выведения куколок, в момент сбора пребывали в разной степени зрелости предкуколочной стадии. Поэтому в стабильных лабораторных условиях при температурах, оптимальных для перехода к окукливанию (11–29 °С; Лутта, 1970), окукливание начиналось через разные промежутки времени. При этом чем дольше личинка оставалась в предкуколочной стадии, тем короче был срок куколочной фазы и наоборот. Суммарная длительность развития от момента, когда личинку помещали в стабильные лабораторные условия, до вылета имаго для одного и того же вида была практически одинакова для всех особей (Табл. 2).

Проведенные эксперименты позволили отметить следующую закономерность – в целом, для исследованных видов при повышении температуры содержания с 16–18 °С (2018 и 2020 г.г.) до 19–21 °С (2016 и 2017 г.г.) средняя продолжительность фазы куколки сокращается (Табл. 1). Подобная закономерность сокращения сроков развития при повышении температуры характерна для всех пойкилотермных животных, и в этом плане исследованные нами виды подчиняются общему правилу.

Наблюдения показали, что перепады температур, предшествующих периоду сбора личинок, и в период их сбора могут оказывать влияние на продолжительность куколочной фазы в стабильных лабораторных условиях. В частности, в 2015 г. среднедекадные температуры третьей декады апреля (9.3 °С) и первой декады мая (10.6 °С) различались незначительно. При этом сроки развития куколок для разных видов составляли от 10.6 до 14.4 дня (Табл. 1). Вместе с тем, в 2019 г. среднедекадная температура третьей декады апреля составляла 12.4 °С, в первой декаде мая – 7.4 °С, а сроки развития куколки у тех же видов либо незначительно увеличивались, либо оставались на том же уровне, что и в 2015 г. В 2016–2018 гг. и 2020 г., когда среднедекадная температура, предшествующая периоду сбора личинок, была ниже, чем температура в период сбора (колебалась от 4 до 6.5 °С в третьей декаде апреля и от 7.1 до 14.1 °С в первой декаде мая), наблюдалась обратная картина – продолжительность развития куколок уменьшалась (Табл. 1).

Из приведенных выше примеров можно сделать вывод о том, что смена природных температур в сторону повышения от нижнего оптимума развития личинок (5–9 °С; Павлова, 1974) к оптимальным значениям (16–23 °С; Лутта, 1970) в стабильных лабораторных условиях приводит к сокращению сроков развития куколок. Подобные

сведения об ускоряющем влиянии колебаний температур в сторону повышения, по сравнению с темпами развития при константной температуре, имеются в литературе для личинок и куколок не только Tabanidae, но и других Diptera (Ludwig, Cable, 1934; Huffaker, 1944; Лутта, 1970; Павлова, 1974; Ratte, 1985; Tun-Lin et al., 2000; Eisen et al., 2014; Colinet, 2015; Majo, 2019).

Как отмечалось выше, результаты наблюдений показали, что разброс сроков развития куколок зимовавших личинок был минимален (2 дня), по сравнению с куколками, полученными из личинок-сеголеток (разброс от 1 до 15 дней) (Табл. 2).

Таблица 2. Продолжительность личиночной и кукольной фаз до вылета имаго в лабораторных условиях

Table 2. Duration of larval and pupal phases before the emergence of adults in laboratory conditions

Продолжительность личиночной и кукольной фаз (дней)		
личинка	куколка	суммарная
<i>Hybomitra bimaculata</i>		
18	3	21
17	4	21
12	9	21
8	12	20
2	18	20
<i>Hybomitra l. lundbecki</i>		
21	3	24
16	7	23
6	12	18
8	14	22
5	16	21
<i>Hybomitra muehlfeldi</i>		
19	3	22
18	5	23
9	11	20
8	13	21
6	16	22
<i>Hybomitra ciureai</i>		
14	6	20
16	8	20
9	11	20
9	12	21
8	14	22
<i>Tabanus maculicornis</i>		
18	3	21
19	4	23
8	13	21
6	16	22
5	18	23

Можно предположить, что указанные различия связаны с тем, что личинки-сеголетки помещались в стабильные лабораторные условия в разной степени зрелости предкулолочной стадии. Личинки, зимовавшие в экспериментальных условиях, длительное время находились при стабильных температурах, что приводило к синхронизации их развития. Поэтому по выходе из зимовки они оказывались в одинаковой степени зрелости предкулолочной стадии, что и определяло выравнивание продолжительности самой кулолочной фазы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атнагулова Л.З. 2008. Слепни (Diptera, Tabanidae) г. Тобольска и Тобольского района. Тобольск, ТГПИ им. Д. И. Менделеева, 135 с. [Atnagulova L.Z. 2008. Horseflies (Diptera, Tabanidae) of Tobolsk and Tobolsk region. Tobolsk, D.I. Mendeleev Tobolsk State Pedagogical University, 135 p. (in Russian)]
- Лутта А.С. 1970. Слепни Карелии. Ленинград, Наука, Ленинградское отделение, 304 с. [Lutta A.S. 1970. Horseflies of Karelia (Diptera, Tabanidae). Leningrad, Nauka, 304 p. (in Russian)]
- Лутта А.С., Быкова Х.И. 1982. Слепни (Сем. Tabanidae) Европейского Севера. Ленинград, Наука, 184 с. [Lutta A.S., Bykova Kh.I. 1982. Horseflies (Diptera, Tabanidae) of the North of the European USSR. Leningrad, Nauka, 184 p. (in Russian)]
- Павлова Р.П. 1974. Влияние температуры окружающей среды на продолжительность фазы кулолки слепней. Паразитология 8 (3): 243–248. [Pavlova R.P. 1974. On the effect of environmental temperature on the pupal phase duration of gad flies. Parazitologiya 8 (3): 243–248. (in Russian)] https://www.zin.ru/journals/parazitologiya/content/1974/prz_1974_3_12_Pavlova.pdf
- Скуфьин К.В. 1973. Методы сбора и изучения слепней. Л., Наука, 104 с. [Skuf'in K. V. 1973. Methods of collecting and studying horseflies, Leningrad, Nauka, 104 p.]
- Cameron A.E. 1926. Bionomics of the Tabanidae (Diptera) of Canadian prairie. Bulletin of Entomological Research 17 (1): 1–42. <https://doi.org/10.1017/S0007485300019039>
- Colinet H., Sinclair B.J., Vernon P., Renault D., 2015. Insects in fluctuating thermal environments. Annual Review of Entomology 60: 123–140. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-021017>
- Eisen L., Monaghan A.J., Lozano-Fuentes S., Steinhoff D.F., Hayden M.H., Bieringer P.E. 2014. The impact of temperature on the bionomics of *Aedes (Stegomyia) aegypti*, with special reference to the cool geographic range margins. Journal of Medical Entomology 51 (3): 496–516. <https://doi.org/10.1603/ME13214>
- Huffaker C.B. 1944. The temperature relation of the immature stages of the malarial mosquito, *Anopheles quadrimaculatus* Say, with a comparison of the developmental power of constant and variable temperatures in insect metabolism. Annals of the Entomological Society of America 37 (1): 1–27. <https://doi.org/10.1093/aesa/37.1.1>
- Ludwig D., Cable R. 1934. The effect of alternating temperatures on the pupal development of *Drosophila melanogaster* Meigen. Physiological and Biochemical Zoology 6 (4): 493–508. <https://doi.org/10.1086/physzool.6.4.30151203>
- Majo M.S. De, Zanotti G., Campos R.E., Fischer S., 2019. Effects of constant and fluctuating low temperatures on the development of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) from a temperate region. Journal of Medical Entomology 56 (6): 1661–1668. <https://doi.org/10.1093/jme/tjz087>
- Ratte H.T. 1985. Temperature and insect development. In: Hoffmann K.H. (ed.). Environmental physiology and biochemistry of insects. Berlin, Springer-Verlag, 33–66 pp. https://doi.org/10.1007/978-3-642-70020-0_2
- Segal B. 1936a. Synopsis of the Tabanidae of New York, their biology and taxonomy. 1. The genus *Chrysops* Meigen. Journal of the New York Entomological Society 44 (1): 51–78. <https://www.jstor.org/stable/25004642>
- Segal B. 1936b. Synopsis of the Tabanidae of New York, their biology and taxonomy. (Concluded). Journal of the New York Entomological Society 44 (2): 125–154. <https://www.jstor.org/stable/25004650>
- Tun-Lin W., Burkot T.R., Kay B.H., 2000. Effects of temperature and larval diet on development rates and survival of the dengue vector *Aedes aegypti* in north Queensland, Australia. Medical and Veterinary Entomology 14 (1): 31–37. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2915.2000.00207.x>

TO THE PECULIARITIES OF THE DEVELOPMENT
OF HORSEFLY PUPAL PHASE (DIPTERA, TABANIDAE) IN NORTHWEST RUSSIA

V. V. Agasoi

Keywords: Tabanidae, horseflies, developmental phase duration, larvae, pupae, habitat

SUMMARY

Peculiarities of the pupal development of horseflies have been experimentally studied in Pskov Province with an example of tabanids. The temperature dependence of the pupal phase duration was investigated. Under stable laboratory conditions, the duration of pupal development of the same species obtained from larvae collected in the year of the investigation was characterized by strong fluctuations. Pupae obtained from larvae that had wintered in laboratory, had demonstrated the minimal degree of fluctuation concerning duration of the development. Reasons of these differences are discussed.