

На правах рукописи



**Пилипенко Валентин Эрнестович**

**КОМАРЫ-ДОЛГОНОЖКИ (DIPTERA, TIPULIDAE)  
ЦЕНТРА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

03.00.09 – энтомология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2008

Работа выполнена на кафедре энтомологии Биологического факультета  
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

**Научный руководитель:** доктор биологических наук,  
профессор  
**В.Б. Чернышев**

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук  
**А.И. Шаталкин**  
Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова

кандидат биологических наук  
**В.И. Ланцов**  
Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН

**Ведущее учреждение:** **Зоологический институт РАН**

Защита диссертации состоится «8» декабря 2008 г. в ч. мин на  
заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском  
государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу:

119991, Москва, Ленинские горы, Московский государственный  
университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет.

E-mail [barsova@mail.ru](mailto:barsova@mail.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического  
факультета Московского государственного университета имени  
М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан «7» ноября 2008 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
кандидат биологических наук



**Л.И. Барсова**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Семейство комаров-долгоножек (Tipulidae) характеризуется древностью происхождения и богатым видовым составом. В мировой фауне известно более 4000 видов из 59 родов, в Палеарктике насчитывается около 1300 видов из 15 родов, в России обитает около 400 видов из 12 родов (Oosterbroek, 2007).

Это семейство имеет всеветное распространение, за исключением Антарктиды, крайнего севера Арктики и небольших океанических островов. Широкое распространение, древность группы и низкая расселительная способность комаров-долгоножек, делает это семейство хорошим объектом для зоогеографических исследований.

Личинки комаров-долгоножек являются сапрофагами и, подобно дождевым червям, активно перерабатывают листовую опад, некоторые виды также участвуют в переработке и разложении отмершей древесины. Большое значение имеют комары-долгоножки в питании птиц и мелких млекопитающих. Некоторые виды являются опасными вредителями культурных растений.

Изучение фауны долгоножек имеет большое значение для общей оценки биоразнообразия насекомых отдельных регионов. Актуальной является задача мониторинга окружающей среды, особенно такой сильно подверженной антропогенному влиянию территории как центр европейской части России. Комары-долгоножки и их личинки являются крупными, часто многочисленными, хорошо заметными насекомыми и могут служить моделями для проведения мониторинга.

До настоящего времени комары-долгоножки центра европейской части России оставались слабо изученными. Имелась лишь одна работа А.П. Федченко 1868 года по фауне Московской области.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы – комплексное эколого-фаунистическое изучение комаров-долгоножек центра европейской части России.

В соответствии с целью были поставлены следующие задачи:

1) выяснение видового состава комаров-долгоножек региона, составление аннотированного систематического списка видов и сравнение фауны центра европейской части с фаунами других регионов Палеарктики;

2) проведение зоогеографического анализа фауны;

3) изучение особенностей экологии комаров-долгоножек данного региона (ландшафтно-биотопической приуроченности, сезонной динамики, суточной активности);

4) исследование преимагинальных стадий развития и особенностей биологии отдельных видов фауны.

**Научная новизна.** Впервые проведен анализ фауны комаров-долгоножек центра европейской части России. Были выявлены 102 вида, принадлежащих к 9 родам, из них 3 вида оказались новыми для фауны России, 2 вида - новые для запада Палеарктики и 37 видов - новые для данного региона. Проведено сравнение фауны долгоножек исследуемого региона с фаунами некоторых других хорошо изученных территорий Евразии. Впервые изучена зоогеографическая структура фауны типулид центра европейской части России, проведена типологизация ареалов – выделен 21 тип ареалов, сгруппированных в 6 основных групп. Впервые проведен анализ ландшафтно-биотопического распределения комаров-долгоножек в данном регионе и указаны 6 биоценотических комплексов. На основании всестороннего изучения преимагинальных стадий, выделены 6 экологических групп личинок долгоножек. Изучена сезонная динамика лета имаго, виды типулид распределены по 6 фенологическим группам. Впервые у 5 видов изучена суточная динамика активности имаго и влияние на нее абиотических факторов. Экспериментально исследованы особенности преимагинального развития и биологии 7 видов, для которых впервые даны описания и рисунки личинок старшего возраста, описание и рисунок куколки одного вида; для 3 видов впервые даны рисунки и описание личинок первого возраста. Установлено, что московская популяция вида *Tipula moiwana* (Mats.) является партеногенетической, что обнаружено впервые у представителей инфраотряда Tipulomorpha отряда двукрылых насекомых.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты исследования дают целостное представление о фауне и детальное – об экологических особенностях комаров-долгоножек центра европейской части России. Сведения по фауне комаров-долгоножек использованы при составлении кадастров биоразнообразия как России, так и мировой фауны. Полученные данные об ареалах изученных видов значительно дополняют и уточняют картину распространения долгоножек в Палеарктике. Сборами данной группы значительно пополнены коллекции кафедры энтомологии и Зоологического музея МГУ. Материалы используются также в учебном процессе на биологическом факультете МГУ в ходе практических занятий студентов 3–4 курсов.

**Апробация работы и публикации.** Материалы и основные положения диссертации доложены на VI Всероссийском диптерологическом симпозиуме (Санкт-Петербург, 1997), XII и XIII Съезде Русского Энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2002; Краснодар, 2007). По материалам исследования опубликовано 7 работ, в том числе 3 – в журналах из списка ВАК, из них одна в иностранном журнале.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 210 страницах, включает 4 таблицы и 43 рисунка. Текст работы состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и списка литературы. Последний содержит 208 источников, в том числе 120 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю доктору биол. наук, проф. В.Б. Чернышеву. Автор очень признателен сотрудникам кафедры энтомологии МГУ им. М.В. Ломоносова в особенности канд. биол. наук Г.В. Фарафоновой и д-ру биол. наук проф. С.Ю. Чайке за ценные советы и замечания, а также к.б.н. В.М. Афониной, к.б.н. А.Д. Петровой-Никитиной, к.б.н. Ю.В. Лопатиной, и А.А. Бенедиктову за моральную поддержку. Автор благодарен к.б.н. Р.А. Ракитову, а также Д.А. Милько за ценные замечания при подготовке рукописи, сотрудникам Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова за предоставление возможности работы с коллекциями, сотрудникам Зоологического института РАН, особенно д-ру биол. наук, проф. Э.П. Нарчук, за предоставленную возможность работы с коллекцией типулид, ценные рекомендации и содействие в выполнении работы.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Обзор литературы**

В данной главе в специальных разделах приведены наиболее важные опубликованные сведения по особенностям морфологии преимагинальных стадий развития комаров-долгоножек, экологическим особенностям некоторых видов, биоценотической роли и хозяйственному значению представителей семейства, а также дан очерк истории изучения комаров-долгоножек мировой фауны.

## Глава 2. Материал и методы исследований

Для составления списка фауны региона использованы все доступные коллекционные материалы, но в основном, сборы и наблюдения автора в период с 1992 по 2007 г., в различных районах Московской, Тверской и Воронежской областей. Физико-географические и ботанические особенности данных областей являются типичными для данного региона и охватывают все геоботанические зоны региона от южной тайги на севере, до лесостепи на юге. Стационарные наблюдения и эксперименты в основном осуществлены на биостанции МГУ «Чашниково». Всего собрано и исследовано более 2 000 экземпляров имаго и около 300 личинок. Было изготовлено более 200 препаратов гениталий. Кроме собственных сборов, обработаны материалы коллекции кафедры энтомологии и Зоологического музея МГУ, Зоологического института РАН и др. учреждений. Материал определен автором и проверен по коллекции Зоологического института РАН.

Для сбора и учета имаго и личинок были использованы стандартные методы. Для сбора имаго использованы: кошение энтомологическим сачком по траве и кустарникам, лов летающих особей возле воды и стволов деревьев, лов на свет. Личинок долгоножек собирали ручной разборкой подстилки и верхнего слоя почвы, извлечением из-под мха, растущего на камнях или стволах деревьев, из гнилой древесины, а для водных личинок – промывкой прибрежного и донного субстрата на сите с ячейками 5–6 мм. Часть личинок, после минутного вываривания в кипятке, фиксировали в 70%-ном этаноле, другая часть выращивалась в садках и емкостях для получения куколок и имаго. Так как яичники и семенники закладываются и видны у личинок IV возраста, часть личинок вскрывали для выяснения состояния их репродуктивной системы. Для исследования развития яиц в яичниках самок различных видов вскрывали на разных сроках после их выхода из куколки.

Для получения яиц и личинок первого возраста самок помещали в садки и банки с влажной фильтровальной бумагой или мхом, куда они и откладывали яйца. В отдельных случаях у самок удаляли голову, что способствовало быстрой и полной откладке ими яиц. Для изучения суточной активности, пойманные в природе комары-долгоножки, помещались по 10–30 особей в садки объемом около 0,8 м<sup>3</sup>, которые размещали в природном биотопе. В течение нескольких суток каждый час в течение 5 минут визуально регистрировали количество активных

особей имаго (т.е. любую двигательную активность), а также температуру, влажность и уровень освещенности. В ночные часы использовали фонарь с темно-красным светофильтром. Длительность непрерывных наблюдений составляла 48-72 часа. Так как продолжительность жизни долгоножек невелика, во время проведения наблюдений происходила постоянная гибель особей и изменение их общего количества, поэтому приходилось периодически добавлять новых комаров, а для расчетов использовать процент активных особей от общего количества живых в садке.

Список подсемейств, родов, подродов и видов семейства Tipulidae приведен в соответствии с «Фауной СССР» (Савченко, 1983), Каталогом палеарктических двукрылых (Oosterbroek, Theovald, 1992) и электронным каталогом типулоидных двукрылых мира (CCW) (Oosterbroek, 2006).

Для зоогеографического анализа фауны за основу взята схема зоогеографического районирования, предложенная К.Б. Городковым (1984, 1992). Хорология видов приводится по работам Савченко (1961, 1964, 1973, 1983) и электронному каталогу типулоидных двукрылых мира (Oosterbroek, 2006). Для сравнения фаун типулид различных регионов использовали коэффициент Жаккара. Числовые показатели подвергнуты статистической обработке с помощью программы Statistica.

### **Глава 3. Природно-географическая характеристика района исследований**

На основании данных справочников и других литературных источников дана краткая характеристика природных условий центра Европейской части России, включающая описание рельефа, климата, почв и растительности.

### **Глава 4. Фауна комаров-долгоножек центра европейской части России**

В ходе исследования было выявлено 102 вида, принадлежащих к 9 родам. 3 вида оказались новыми для фауны России, 2 вида - новые для запада Палеарктики и 37 видов - новые для данного региона. Степень изученности фауны составляет 93-95% от теоретически возможного для данного региона списка видов.

#### 4.1. Аннотированный список видов

В главе приводится список найденных в данном регионе видов. Список составлен на основе материалов, исследованных автором, а также по литературным источникам. Для каждого из видов приводятся данные по коллекционному материалу и их географическому распространению. В списке отмечены \* - виды новые для центра Европейской части, \*\* - виды новые для запада Палеарктики., \*\*\* - виды новые для фауны России.

#### Подсемейство Dolichopezinae

\*\**Dolichopeza (Oropeza) modesta* Sav.

#### Подсемейство Tipulinae

- \**Nephrotoma aculeata* (Lw.)  
*N. analis* (Schum.)  
*N. appendiculata appendiculata* (Pier.)  
*N. cornicina cornicina* (L.)  
*N. crocata crocata* (L.)  
*N. croceiventris lindneri* (Mnshs.)  
\**N. dorsalis* (F.)  
\**N. flavescens* (L.)  
\**N. lamellata lamellata* (Ried.)  
\**N. lunulicornis* (Schum.)  
*N. pratensis pratensis* (L.)  
\**N. quadrifaria quadrifaria* (Mg.)  
\**N. quadristriata* (Schum.)  
*N. rossica* (Ried.)  
*N. scalaris parvinotata* (Brun.)  
*N. scalaris scalaris* (Mg.)  
*N. scurra* (Mg.)  
\**N. tenuipes* (Ried.)  
*Nigrotipula nigra* (L.)  
*Prionocera pubescens* Lw.  
*Pr. subserricornis* (Ztt.)  
*Pr. turcica* (F.)  
*Tipula (Acutipula) fulvipennis* Deg.  
*T. (Ac.) luna* Westh.  
*T. (Ac.) maxima* Pod.  
*T. (Ac.) tenuicornis* Schum.  
*T. (Beringotipula) unca unca* Wied.  
\**T. (Dendrotipula) flavolineata* Mg.  
*T. (Lindnerina) bistilata bistilata* Lund.  
*T. (Lunatipula) affinis* Schum.  
\**T. (L.) circumdata* Sieb.  
*T. (L.) fascipennis* Mg.  
\**T. (L.) humilis* Staeg.  
\**T. (L.) laetabilis* Zett.  
*T. (L.) limitata* Schum.  
\**T. (L.) livida livida* Wulp.  
*T. (L.) lunata* L.  
*T. (L.) mellea* Schum.  
*T. (L.) peliostigma peliostigma* Schum.  
\*\*\* *T. (L.) retilicornis* Schum.  
*T. (L.) selene* Mg.  
*T. (L.) soosi soosi* Mnshms.  
*T. (L.) vernalis* Mg.  
*T. (Odonatisca) nodicornis nodicornis* Mg.  
*T. (Platitipula) autumnalis* Lw.  
*T. (Pl.) luteipennis luteipennis* Mg.  
*T. (Pl.) melanoceros* Schum.  
\*\* *T. (Pl.) moiwana* (Mats.)  
\**T. (Pterelachisus) apicispina* Al.  
*T. (Pt.) irrorata* Macq.



- \*\*\**T. (Pt.) jutlandica* Niels.  
 \**T. (Pt.) laetibasis* Al.  
 \**T. (Pt.) luridorostris* Schum.  
 \**T. (Pt.) matsumuriana pseudohortensis* Lack.  
 \**T. (Pt.) mutila* Wahlgr.  
*T. (Pt.) pabulina* Mg.  
 \*\*\**T. (Pt.) pauli* Mnnhms.  
 \**T. (Pt.) pseudoirrorata* Goetgh.  
 \**T. (Pt.) pseudovariipennis* Cz.  
 \**T. (Pt.) stenostyla* Sav.  
*T. (Pt.) submarmorata* Schum.  
 \**T. (Pt.) truncorum* Mg.  
*T. (Pt.) variipennis* Mg.  
 \**T. (Pt.) winthemi* Lack.  
 \**T. (Savtshenkia) benesignata* Mnnhms.  
*T. (Sav.) griseescens* Ztt.  
*T. (Sav.) interserta* Ried.  
*T. (Sav.) limbata* Ztt.  
*T. (Sav.) obsoleta* Mg.  
*T. (Sav.) pagana* Mg.  
*T. (Sav.) signata* Staeg.
- T. (Sav.) staegeri* Niels.  
*T. (Sav.) subnodicornis* Ztt.  
*T. (Schummelia) variicornis variicornis* (Schum.)  
*Tipula (Tipula) oleracea* L.  
*T. (s.str) paludosa* Mg.  
*T. (s.str) subcunctans* Al.  
*T. (Vestiplex) hortorum* L.  
*T. (V.) nubeculosa* Mg.  
*T. (V.) scripta scripta* Mg.  
 \**T. (V.) sintenisi* Lack.  
*T. (Yamatotipula) caesia* Schum.  
 \**T. (Y.) coeruleescens* Lack.  
*T. (Y.) couckeii* Tonn.  
*T. (Y) fenestrella* Theow.  
*T. (Y.) lateralis* Mg.  
*T. (Y.) lucifera* Sav.  
 \**T. (Y.) marginella* Theow.  
*T. (Y.) montium* Egg.  
*T. (Y.) pierreii* Tonn.  
 \**T. (Y.) pruinosa pruinosa* Wied.  
*T. (Y.) quadrivittata quadrivittata* Staeg.

#### Подсемейство Ctenophorinae

- \**Ctenophora fastuosa* (Lw.)  
*Ct. flaveolata* (F.)  
*Ct. guttata* Mg.  
 \**Ct. nigriceps\_miyamotoi* Tak.  
 \**Ct. pectinicornis* (L.)
- Dictenidia bimaculata* (L.)  
 \**Phoroctenia vittata vittata* (Mg.)  
*Tanyptera atrata atrata* (L.)  
*T. nigricornis nigricornis* (Mg.)

#### 4.2. Сравнение фауны центра европейской части России с другими районами Палеарктики

Приведены данные о количестве известных видов долгоножек, как в странах Европы, так и в различных регионах России согласно электронному каталогу типулоидных двукрылых (CCW), а также собственным материалам и данным В.И. Ланцова для Северного Кавказа.

Степень изученности семейства на территории России и бывшего СССР неодинакова. Наибольшее количество видов отмечено на Украине (123). Для северо-запада (Ленинградская область) европейской части в каталоге приводится 83 вида и 77 видов - для севера. Для юга европейской части, включающей Северный Кавказ, указан 101 вид. Восток европейской части почти не исследован. Достаточно хорошо изучена фауна Алтая - 85 видов, и фауна Тувы – 73 вида, южные районы Дальнего Востока насчитывают 131 вид.

Фауна большинства стран Европы по данному семейству исследована достаточно полно. Наибольшее количество видов зарегистрировано в западной и юго-западной Европе (Франция, Испания, Италия, Греция – 160-180 видов), т.е. в странах средиземноморского центра обилия. В центральной и северной Европе количество видов колеблется от 87 (Великобритания) до 134 видов (Германия).

Наибольшая степень сходства фауны долгоножек исследуемого региона отмечена с фаунами Литвы (74,3%), Белоруссии (66,6%) и Украины (63%) и определяется во многом общностью происхождения данных фаун. Сходство с фаунами различных стран Европы колеблется от 36% (Франция), до 62,3% (Польша) и проявляется во многом за счет широко распространенных западнопалеарктических и транспалеарктических видов семейства. Степень сходства с такими отдаленными регионами России как Алтай и южные районы Дальнего Востока (Приморье и Амурская область) составляет 30% и 14,2% соответственно и обусловлена наличием широко распространенных транспалеарктических и амфипалеарктических видов семейства.

## Глава 5. Зоогеографический анализ фауны

Впервые для данной территории нами проведена типологизация ареалов согласно ареалам, предложенным в работах К.Б. Городкова. Проведен зоогеографический анализ данной фауны и указан 21 тип ареалов, входящие в 5 основных групп.

**Голарктический** ареал представлен в фауне 3 видами, относящимися к аркто-бореальному роду *Prionocera* (*Pr. pubescens* Lw., *Pr. subserricornis* (Ztt.), *Pr. turcica* (F.)). Эти виды – ярко выраженные гигрофилы, характерные для более северных бореальных, субарктических и арктических ландшафтов.

Наиболее многочисленную группу - 40 видов в исследуемом регионе формируют виды с **западно-палеарктическим** типом распространения. Сюда относится большое количество видов, приуроченных в первую очередь к широколиственным лесам (неморальным), которые ограничены в своем распространении западом Палеарктики. На восток эти виды обычно распространены не далее Урала (Городков, 1988).

**Западно-центрально-палеарктический** тип распространения обнаружен у 25 видов. Большая часть видов имеет евро-сибирский тип распространения. Ареалы этих видов, в силу недостаточной изученности большей части Сибири, можно пока лишь ориентировочно подразделить по степени их протяженности на восток.

Важно отметить находку в данном районе четырех редких лесных мезофильных евро-сибирских дизъюнктивных видов, известных лишь из отдельных точек в Европе, а в Сибири найденных на Алтае. Это *Tipula jutlandica* Niels., *T. pauli* Mnnhms., *T. stenostyla* Sav., *T. recticornis* Schum. Три из них были впервые указаны нами для фауны России.

**Транспалеарктические** виды представлены в фауне данного региона 26 видами, из которых почти все, за исключением одного транспалеарктического полизонального вида - *Nephrotoma cornicina* (L.) являются трансевразиатскими.

Особенностью данной фауны можно считать обнаружение редких видов с реликтовым, по-видимому, дизъюнктивным типом ареалов. В данной фауне 8 видов имеют **амфиевразиатский** тип распространения, который, имеет две широко разобщенные части ареала в Европе и на крайнем востоке Азии в пределах Палеарктики. Из них 3 вида – *Dolichopeza modesta* Sav., *Tipula apicispina* Al., *T. moiwana* (Mats.) – могут быть отнесены к трансевразиатским неморальным, а 5 – *Ctenophora nigriceps miyamatoi* (Tak.), *Ct. fastuosa* (Lw.), *Tipula laetibasis* Al., *T. mutila* Wahl., *Nephrotoma lamellata lamellata* (Ried.) к трансевразиатским полидизъюнктивным.

Эндемичных видов на данной территории не отмечено. Наиболее узколокальный северо-восточноевропейский ареал имеет подвид *Tipula matsumuriana pseudohortensis* Lack.

Следует отметить, что при дальнейшем изучении восточных районов России, ареалы многих западно-центрально-палеарктических, а также амфиевразиатских видов могут быть пересмотрены, уточнены и расширены.

## Глава 6. Данные по экологии и преимагинальным стадиям развития долгоножек центра европейской части

### 6.1. Экологические группы личинок и экологические типы имаго

Исходя из классификации экологических групп личинок долгоножек, предложенной Е.Н. Савченко, для данного региона было указано 5 групп (рис. 1).

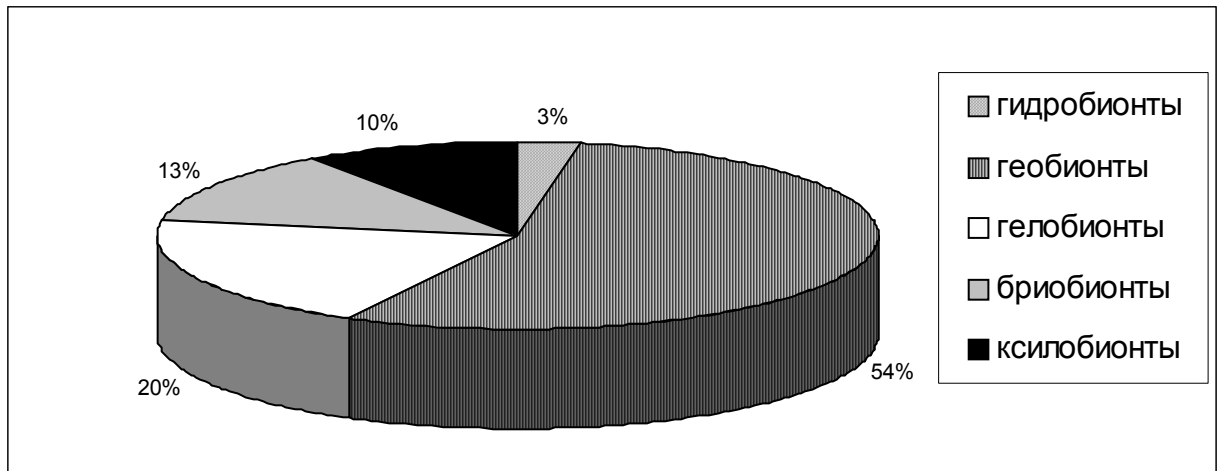


Рис. 1. Распределение личинок комаров-долгоножек центра европейской части России по экологическим группам

Однако, личинок, включаемых Е.Н. Савченко в группу бриобионтов можно разделить по их гигрофильности и связанным с этим морфологическим особенностям на две подгруппы.

Брио-гидробионты – обитатели насыщенных водой мхов, растущих на камнях в русле ручьев, на берегах различных водоемов, на влажной заболоченной земле. Яйца имеют концевой жгутик для закрепления. Личинки являются переходными от земноводного к почвообитающему типу. Покровы личинок сравнительно тонкие. Циркумстигмальные выросты хорошо развиты, спинные и боковые выросты пальцевидные или тупоконические. Края стигмальной пластинки, у одних видов, с бахромкой длинных ресничек, у других видов она еле заметна. Жаберных мешков 4 пары (подрод *Savtshenkia*), но они короткие, сильно редуцированные, сосковидные. Личинки способны переносить кратковременные затопления. Питание – различными мхами, но возможен переход к зоофагии.

К этой группе относятся виды подрода *Savtshenkia* рода *Tipula*, а также род *Dolichopeza*, в частности *Dolichopeza modesta* Sav., личинки которого, по наблюдению автора, развиваются подо мхом по берегам небольшого ручья (Пилипенко, 1997).

Брио-мезобионты – личинки, живущие между слоем мха и древесиной или землей, покрытой этим мхом. Личинки встречаются в сырых замшелых лесах под подушками мхов, покрывающих стволы упавших деревьев, нижние комлевые части стоящих деревьев, пней, а также землю. Яйца не имеют концевой жгутика. Личинки с достаточно тонкими покровами, геобионтного типа: с относительно короткими тупоконическими циркумстигмальными выростами, несущими некрупные склериты; циркумстигмальная пластинка совершенно лишена по краю бахромки щетинок, а подталкиватель без жаберных мешков. Питание личинок при этом смешанное – как мхами, так и перегноем, а также разлагающейся древесиной, пронизанной гифами грибов. У данной группы автор нередко наблюдал случаи каннибализма при выращивании личинок.

К этой группе могут быть отнесены виды из подрода *Pterelachisus* рода *Tipula*, такие как *Tipula irrorata* Macq. и *T. apicispina* Al., личинок которого автор находил совместно с личинками первого вида, но развивавшихся в более поздние сроки: первые окукливались в конце мая – начале июня, вторые в конце июня – в июле. К этой группе, возможно, относятся и другие менее изученные виды подрода *Pterelachisus*, в частности, *T. stenostyla* Sav., *T. pseudoirrorata* Goetgh., *T. jutlandica* Niels. и др.

По степени гигрофильности имаго комаров-долгоножек разделяют на три экологические типа (Савченко, 1983): гигрофильный, мезофильный и ксерофильный. В фауне центра европейской части, преобладающим является мезофильный экологический тип - 58 видов, к гигрофильному относятся 36 видов, к ксерофильному – 8 видов.

## **6.2. Особенности биотопического распределения комаров-долгоножек**

Для центра европейской части России выделено 6 биоценологических комплексов комаров-долгоножек.

Лесной комплекс – 45 видов. К нему относятся мезофильные лесные виды долгоножек, личинки которых развиваются при невысокой влажности субстрата и являются геобионтами, брио-мезобионтами, ксило-геобионтами и ксилобионтами. Сюда входят гребенчатоусые ксилобионты (подсемейство *Stenophorinae*), ряд видов рода *Nephrotoma*:

*N. analis* (Schum.), *N. dorsalis* (F.), *N. lamellata* (Ried.), *N. quadrifaria* (Mg.), *N. quadristriata* (Schum.), все виды подрода *Vestiplex* Bezzi, большая часть видов подрода *Lunatipula* Edw. и *Pterelachisus* Rond., *Tipula flavolineata* Mg., подрода *Dendrotipula* и *T. bistilata* Lund., подрода *Lindnerina*, а также два вида подрода *Savtshenkia* (*T. limbata* Ztt., *T. obsoleta* Mg.).

Лесоболотный комплекс – 12 видов. В него входят лесные гигрофильные виды, личинки которых требуют для своего развития высокой влажности и относятся к экологическим группам гелобионтов и брио-гидробионтов. В лесу чаще всего долгоножек этой группы можно встретить у берегов различных водоемов (ручьев, болот, луж со стоячей водой и т.п.). К этой группе принадлежат все 4 вида подрода *Acutipula* Al., виды подрода *Savtshenkia* (*T. benesignata* Mnnhms., *T. grisescens* Ztt., *T. signata* Staeg., *T. staegeri* Niels.), *Tipula autumnalis* Lw., *T. unca* Wied. и *T. variicornis* (Schum.), *T. fenestrella* Theow.

Береговой комплекс – 5 видов. К этой группе относятся гигрофильные виды, обитающие по берегам проточных водоемов (ручьев, небольших речек) расположенных под пологом древесных насаждений. Личинки относятся к гелобионтной группе. Сюда входят виды рода *Tipula* подрода *Yamatotipula*, а также *Dolichozepe modesta* Sav., личинки которого являются брио-гидробионтами.

Лесолуговой комплекс – 10 видов. Сюда включены мезофильные виды, встречающиеся как в разреженных лесах, на опушках, полянах, так и выходящие из леса и встречающиеся на лугах в кустарниках. Этот комплекс является переходным от видов, обитающих под пологом леса, к обитателям открытых пространств. Личинки принадлежат к геобионтной экологической группе. Сюда входят ряд видов рода *Nephrotoma*: *N. aculeata* (Lw.), *N. lunulicornis* (Schum.), *N. scurra* (Mg.), *N. tenuipes* (Ried.); виды подрода *Lunatipula* (*Tipula affinis* Schum., *T. mellea* Schum., *T. peliostigma* Schum.), подрода *Pterelachisus* (*Tipula laetibasis* Al., *T. luridorostris* Schum., *T. variipennis* Mg.).

Болотно-луговой комплекс – 18 видов. К этому комплексу относятся гигрофильные виды долгоножек открытых пространств, обитающих на берегах водоемов, болот и на сырых затопляемых лугах. Личинки относятся к экологическим группам гидробионтов, гелобионтов, брио-гидробионтов и наиболее гигрофильных геобионтов. В эту группу входят 3 вида рода *Prionocera*, виды подрода *Savtshenkia* (*Tipula interserta* Ried., *T. pagana* Mg., *T. subnodicornis* Ztt.), подрода *Platitipula* (*Tipula luteipennis* Mg., *T. moiwana* (Mats.), *T. melanoceros* Schum.), подрода *Tipula* (*Tipula oleracea* L., *T. paludosa* Mg., *T. subcunctans* Al.) и виды подрода

*Yamatotipula* (*Tipula caesia* Schum., *T. couckeii* Tonn., *T. lucifera* Sav., *T. marginella* Theow., *T. pruinosa* Wied., *T. quadrivittata* Staeg.).

Луговой комплекс – 12 видов. В состав этого комплекса входят мезофильные виды открытых пространств, заселяющие достаточно сухие луга. Личинки относятся к геобионтной экологической группе. К комплексу принадлежат долгоножки из рода *Nephrotoma*: *N. appendiculata* (Pier.), *N. cornicina* (L.), *N. crocata* (L.), *N. croceiventris lindneri* (Mnhs.), *N. flavescens* (L.), *N. pratensis pratensis* (L.), *N. rossica* (Ried.), *N. scalaris parvinotata* (Brun.), *N. scalaris scalaris* (Mg.), а также *Nigrotipula nigra* (L.), *Tipula vernalis* Mg. из подрода *Lunatipula* и *T. nodicornis* Mg. из подрода *Odonatisca*.

### 6.3. Фенологические группы и сезонная динамика

Лет комаров-долгоножек в центре европейской части начинается в начале мая, в отдельные годы с середины апреля и продолжается до середины октября, т.е. около 5,5-6 месяцев.

Для центра европейской части России выделено шесть фенологических групп: бивольтинная, весенняя, раннелетняя, летняя, позднелетняя и осенняя. Большинство видов принадлежит к раннелетней и летней группе (рис. 2).

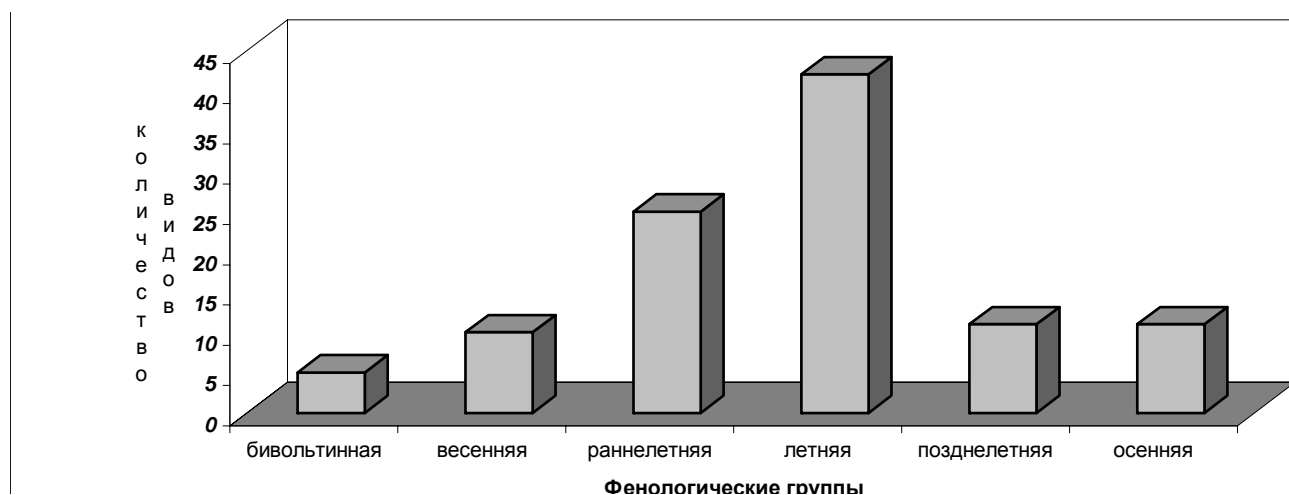


Рис. 2. Распределение числа видов комаров-долгоножек по фенологическим группам

Исследованная нами сезонная динамика данного семейства показывает, что для долгоножек центра европейской части, как и в целом для лесной зоны восточной Европы, характерно наличие двух пиков видового обилия в комплексе гигрофильных долгоножек (весеннего и осеннего) и одного пика в мезофильно-ксерофильном

комплексе (раннелетнего). Фауна региона в целом достигает максимума видового разнообразия в начале лета (рис. 3)

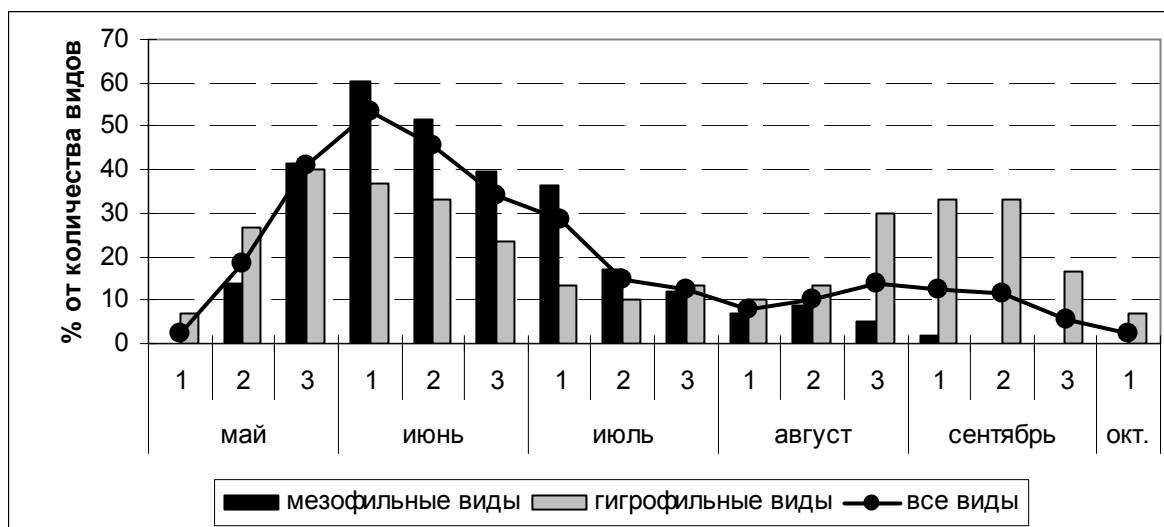


Рис. 3. Сезонная динамика видового разнообразия комаров-долгоножек Московской области

#### 6.4. Суточная активность отдельных видов комаров-долгоножек

Проведенные нами наблюдения за суточным ритмом двух весенних (*Nephrotoma pratensis*, *Tipula tenuicornis*), двух летних (*Tipula fascipennis*, *T. scripta*) и одного осеннего вида (*Tipula luteipennis*) в целом согласуются с тем, что для летних видов характерен утренне-вечерний тип активности, а для весенних и осенних видов – дневной. Вместе с тем, у исследованного нами весеннего лугового вида *Nephrotoma pratensis* (Mg.) отмечен утренне-вечерний тип активности, скорее характерный для летних видов.

#### 6.5. Преимагинальные стадии и особенности биологии отдельных видов комаров-долгоножек

У 7 видов были изучены преимагинальные стадии развития и исследованы особенности их биологии. Большинство этих видов являются редкими или локально обитающими видами, преимагинальные стадии которых или не были известны вовсе, или были недостаточно полно описаны.

У *Tipula (Lunatipula) recticornis* Schum., редкого евро-сибирского дизъюнктивного вида, в Подмосковье была обнаружена локальная популяция, найдены ранее неописанные самки, проведены наблюдения



за поведением самцов, получены и описаны яйца, личинки первого возраста и личинки старшего возраста.

Найдены и изучены личинки 5 редких видов долгоножек рода *Tipula* подрода *Pterelachisus* из группы «*pauli*», которые встречаются в исследованном регионе. Впервые приведено описание личинки первого возраста вида *Tipula (Pterelachisus) matsumuriana pseudohortensis* Lack.

Впервые на западе Палеарктики был найден вид *Tipula (Platytipula) moiwana* (Matsumura, 1916) (Пилипенко, 2008). Из его локальной популяции в Царицынском парке города Москвы впервые описаны ранее неизвестные личинки первого, старшего возраста и куколка самки.

#### **6.6. Биология вида *Tipula moiwana* и открытие партеногенеза у типулоидных двукрылых**

В течение трех сезонов нами проведены наблюдения за популяцией дальневосточного комара *Tipula moiwana*. Основным ареалом данного вида в России является юг Дальнего Востока. Остается открытым вопрос, каким образом данный вид оказался в Царицынском парке. Не исключено случайное интродуцирование яиц вместе с полуводными растениями. Вместе с тем, возможно, что ареал этого вида имеет дизъюнктивный характер, подобно другому дальневосточному виду *Dolichopeza modesta*, найденному также в данном месте.

Личинки этого вида являются типичными гелобионтами. Развитие их происходит в насыщенной и часто покрытой сверху тонким слоем воды заиленной почве. Яйца, отложенные в конце лета – начале осени, имеют облигатную диапаузу, зимующие.

Плотность личинок достаточно высокая, достигает 8-10 экз. на кв. метр, что при приблизительном пересчете на площадь, где могут развиваться личинки, дает цифру 2400-3000 экземпляров для биотопа. По нашим наблюдениям, окукливание происходит там же, где и развивалась личинка – в насыщенной водой почве, без миграции на сушу. Развитие куколок в лабораторных условиях при температуре 22°C длится 7-8 дней. Выход имаго из куколки приурочен, в основном, к утренним и вечерним часам. Комары держатся на растительности на склонах оврага, почти не вылетая за его пределы, и перелетают на 2-3 метра, лишь будучи вспугнутыми. Плотность популяции комаров на склонах оврага достигает 0,7-0,8 экз. на кв. метр. Период наибольшей активности имаго приходится на утренние и вечерние часы, но в пасмурную погоду может сдвигаться на дневные. Исследования яичников у самок данного вида показывают, что из куколок выходят

неполовозрелые самки. Созревание яиц происходит в течение 4-5 суток после выхода самки из куколки. Количество зрелых яиц варьирует от 40 до 120.

Было обращено внимание на полное отсутствие самцов и копулирующих пар в данной популяции. Не удалось вывести самцов из собранных в природе личинок и куколок данного вида. Обычно в популяциях долгоножек соотношение полов близко к 1:1. Для данного вида из дальневосточной части популяции этот показатель значительно отличается. В коллекции Зоологического института РАН из 48 экземпляров, собранных на Дальнем Востоке только 7 составляют самцы, т.е. соотношение почти 1:9. Таким образом, можно предположить, что уже у самок из данной части популяции, возможно, имеется факультативный партеногенез и вызванное этим смещение соотношения полов в сторону преобладания самок.

Подтверждением нашего предположения о партеногенезе может служить то, что из яиц, полученных от самки, во вскрытых сперматеках которой не были обнаружены сперматозоиды, после зимней диапаузы были получены личинки первого возраста.

До сих пор случаи партеногенеза в семействе Tipulidae и в целом у типулоидных двукрылых зарегистрированы не были. Поэтому кажется особенно важным обнаружение партеногенеза у комара-долгоножки *Tipula moiwana* впервые в инфраотряде Tipulomorpha.

## Заключение

В исследованном регионе выявлена сравнительно богатая фауна комаров-долгоножек, насчитывающая 102 вида, во многом сходная с фаунами западных приграничных государств (Литва, Белоруссия, Украина).

Северная и центральная часть рассматриваемой территории расположена в пределах лесной зоны, а ее южные районы – уже в лесостепной зоне, в регионе происходит заметное уменьшение лесистости территории при продвижении на юг, почти скачкообразно за Окой (Скворцов, Тихомиров, 1969). А так как большинство видов региональной фауны принадлежат к лесным (43%), лесоболотным (10%) и лесолуговым (10%) биоценотическим комплексам, которые указаны для данного региона, то наиболее богата видами именно северная и центральная его части. В целом в регионе наблюдается заметное обеднение фауны долгоножек при продвижении с севера на юг, что заметно уже в Московской области. Это согласуется с мнением о

наибольшем видовом богатстве фауны палеарктических долгоножек в лесной зоне, и снижении разнообразия к северу и к югу от нее (Савченко, 1983). В южной части уменьшается доля видов лесных биоценологических комплексов, и начинают преобладать лесолуговые, луговые, а также азональные береговые группы видов.

В целом в фауне региона преобладают широко распространенные западнопалеарктические (38,5%), западно-центрально-палеарктические (24%) и транспалеарктические (25%) виды семейства. Для северной части региона, в границах южной тайги и в зоне смешанных лесов, характерны представители бореального и борео-монтанного комплекса видов долгоножек, связанные с таежными биоценозами. При продвижении на юг их доля уменьшается, увеличивается количество видов, связанных с зоной смешанных и широколиственных лесов. В северной и центральной части региона найдено значительное количество редких реликтовых видов долгоножек, имеющих дизъюнктивные евро-азиатские и трансевразийские ареалы.

Из различных типов лесов в центре европейской части, по нашим наблюдениям, наиболее богаты видами долгоножек смешанные леса, что несколько расходится с мнением о наибольшем богатстве широколиственных лесов (Brauns, 1951; Савченко, 1966). Это объясняется, возможно, тем, что в данном регионе широколиственные леса представлены лишь небольшими по площади островными рощами, часто имеющими обедненный вторичный состав древостоя. Мелколиственные леса, произрастающие на месте вырубленных широколиственных и еловых лесов, имеют заметно обедненный видовой состав долгоножек. Меньше всего типулид в сухих сосновых лесах, в которых могут обитать лишь некоторые ксерофильные виды семейства.

В зоне лесостепи фауна долгоножек значительно обедняется за счет выпадения большинства бореальных видов, а пополняется лишь небольшим количеством степных (*Nephrotoma rossica*, *Tipula mellea*, *T. lucifera*) и южных видов, принадлежащих к средиземноморским группам (*Tipula soosi*, *T. peliostigma* и др.). В сохранившихся в данной области широколиственных лесах возрастает доля в фауне редких гребенчатоусых долгоножек (*Ctenophora flaveolata*, *Ct. pectinicornis*, *Ct. guttata* и др.). Основу лесостепной фауны составляют виды, принадлежащие к береговому, луговому, болотно-луговому и лесолуговому комплексам.

Основными факторами, формирующими фауну комаров-долгоножек данного региона, являются такие абиотические факторы как влажность и континентальность климата. Усиление континентальности

климата, по-видимому, препятствует продвижению на восток ряда западноевропейских видов.

Важным моментом, определившим облик данной фауны, является исторический фактор ее формирования под воздействием изменения климата в прошедшие геологические эпохи. Особенно сильное влияние на формирование современного облика оказали оледенения, происходившие в четвертичную эпоху. Часть видов, которые в настоящее время являются реликтами третичной фауны, сумела пережить оледенения в отдельных рефугиумах, имевшихся, по-видимому, на исследуемой территории. Подтверждением древности происхождения данных видов являются их современные амфиевразийские ареалы.

Еще одним фактором, оказывающим влияние на фауну долгоножек и значительно изменяющим долю той или иной биоценотической группы в фауне данного региона, является антропогенное влияние, которое происходило на протяжении последней тысячи лет и особенно усилилось в наши дни. Под влиянием хозяйственной деятельности человека происходила вырубка значительных площадей лесов, осушение болот, распашка лугов. Все это не могло не сказаться на современном облике фауны данной территории. Не исключен также и завоз отдельных видов долгоножек из других регионов вместе с землей и посадочным материалом.

## **Выводы**

1. Фаунистический список комаров-долгоножек центра европейской части России насчитывает 102 вида. Из них 37 видов впервые указываются для данного региона, 2 вида – новые для запада Палеарктики и 3 вида являются новыми для фауны России. Фауна региона обнаруживает наибольшую степень сходства с фаунами Литвы, Белоруссии, Украины, наименьшую – с Алтаем и южными районами Дальнего Востока.

2. Проведена типологизация ареалов семейства в исследуемом регионе и выявлен 21 тип ареала, объединенных в 5 основных групп. Основу фауны составляют виды с западно-палеарктическим типом ареала, из которых преобладают виды с европейским и евро-кавказским распространением. Почти половина фауны это широко распространенные виды с транспалеарктическими и западно-центрально-палеарктическими ареалами. 8 видов входят в

амфиевразийский реликтовый комплекс. Три вида принадлежат к голарктическому комплексу.

3. В исследуемом регионе найдено 5 основных экологических групп личинок комаров-долгоножек, из которых преобладающими являются геобионты – 54, к гелобионтам относится 20, к бриобионтам – 13 видов, ксилобионты представлены 10, гидробионты – 3 видами. Группу бриобионтов предложено разделить на две подгруппы: бриогидробионтов и бриомезобионтов.

4. По степени гигрофильности в регионе преобладают виды, которые относятся к мезофильному экологическому типу – 58, к гигрофильному экотипу относятся 36, к ксерофильному – 8 видов. Выделено шесть биоценотических комплексов комаров-долгоножек: лесной – 45 видов, лесоболотный – 12, лесолуговой – 10, луговой – 12, болотнолуговой – 18, береговой – 5 видов.

5. Выявлено 6 фенологических групп комаров-долгоножек, из которых летняя и раннелетняя группы включают наибольшие количества видов – 42 и 25 соответственно; к весенней группе относятся 10 видов, к позднелетней и осенней – по 11, к бивольтинной – 5 видов. Видовое разнообразие семейства в целом достигает максимума в начале лета и имеет два пика сезонной активности в комплексе гигрофильных комаров (весенний и осенний) и один – в мезофильно-ксерофильном комплексе (раннелетний).

6. Изучены суточные ритмы 5 видов. Летние виды имеют утренне-вечерний тип активности, а весенние и осенние – дневной. Исключением является весенний луговой вид *Nephrotoma pratensis*, у которого выявлен утренне-вечерний тип активности.

7. Исследованы преимагинальные стадии развития и экология 7 редких видов комаров-долгоножек; для них впервые даны описания и рисунки анального сегмента личинок старшего возраста, для 3 из них даны описания личинки первого возраста; для одного вида дано описание куколки.

8. В московской популяции дальневосточного комара-долгоножки *Tipula moiwana* (Mats.) обнаружен партеногез – впервые в семействе Tipulidae и в инфраотряде Tipulomorpha.

## Список публикаций по теме работы

1. Пилипенко В.Э. Находка комара-долгоножки подрода *Oropeza* (Diptera, Tipulidae) в Московской области // Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах. Всероссийский диптерологический симпозиум, посвященный 100-летию со дня рождения А.А. Штакельберга (Санкт-Петербург, 21–25 апреля 1997 г). С.-Петербург: Зоол. институт РАН, 1997. 1997. С 97.

2. Пилипенко В.Э. Суточные ритмы активности некоторых видов комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) // Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах. Всероссийский диптерологический симпозиум, посвященный 100-летию со дня рождения А.А.Штакельберга (Санкт-Петербург, 21–25 апреля 1997 г). С.-Петербург: Зоологический институт РАН, 1997. 1997. С 98.

3. Пилипенко В.Э. Дополнение к фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Алтая // Энтномол. обзор., 1999, Т. 78, вып. 4: 934–937.

4. Пилипенко В.Э. Фауна комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Московской области // XII Съезд Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 19–24 августа 2002 г. (тезисы докладов). 2002. С. 282

5. Пилипенко В.Э. Фауна комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) центра европейской части России // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда Рус. энтомол. об-ва, Краснодар, 9–15 сентября 2007 г. 2007. С. 278.

6. Oosterbroek, P.; Dufour, C.; Pilipenko, V. On the presence of *Dolichopeza* (subgenus *Oropeza*) in the westpalaearctic (Diptera, Tipulidae) // Bulletin de la Societe Neuchateloise des Sciences Naturelles, 2001, V. 124: 119–123.

7. Пилипенко В.Э. Находка дальневосточного комара-долгоножки *Tipula* (*Platytipula*) *moiwana* (Diptera, Tipulidae) в Москве // Зоол. журн., т. 87, 2008, № 8: С. 1024.