

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ФАУНА СССР

ДВУКРЫЛЫЕ

II
ВЫПУСК
1-2

ФАУНА СССР

НАСЕКОМЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ

Том II, вып. 1—2

Е. Н. САВЧЕНКО

КОМАРЫ-ДОЛГОНОЖКИ СЕМЕЙСТВА TIPULIDAE
ОБЩАЯ ЧАСТЬ И НАЧАЛО СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ ЧАСТИ
ПОДСЕМ. DOLICHOREZINAE; ПОДСЕМ. TIPULINAE (НАЧАЛО)



ЛЕНИНГРАД
„НАУКА“
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1983

Фауна СССР. (Новая серия, № 127). **Насекомые двукрылые.** Т. II, вып. 1—2. **Савченко Е. Н. Комары-долгоножки семейства Tipulidae. Общая часть и начало систематической части.** Подсем. Dolichopezinae, подсем. Tipulinae (начало). — Л.: Наука, 1983. — 586 с.

Монография по систематике большого семейства, личинки которого составляют заметную часть почвенной фауны и в ряде случаев заметно вредят сельскому и лесному хозяйству. Настоящий выпуск содержит обширную общую часть, содержащую сведения о морфологии половозрелого насекомого, яйца, личинки и куколки, об образе жизни, питании, размножении, географическом распространении, геологической истории и экономическом значении представителей семейства. Включено также начало систематической части с определительными таблицами и описаниями двух подсемейств, 7 родов и 60 видов. Лит. — 1155 назв., ил. — 226, табл. — 34.

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР *О. А. Скарлато*

Редакционная коллегия:

И. М. Лижарев (отв. редактор серии), *О. Л. Крыжановский* (зам. отв. редактора)
З. И. Баранова, И. М. Громов, В. Ф. Зайцев,
И. М. Кержнер, Л. А. Кутикова, Г. С. Медведев,
М. Г. Петрушевская, М. Е. Тер-Минасян, Н. А. Филиппова

Редактор выпуска

О. Л. Крыжановский

Рецензенты:

В. П. Тыщенко, В. Ф. Зайцев

Евгений Николаевич Савченко

КОМАРЫ-ДОЛГОНОЖКИ СЕМ. TIPULIDAE
ОБЩАЯ ЧАСТЬ И НАЧАЛО СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ ЧАСТИ
ПОДСЕМ. DOLICHOPEZINAE, ПОДСЕМ. TIPULINAE (НАЧАЛО)

(Фауна СССР. Новая серия, № 127.
Насекомые двукрылые, Т. V, Вып. 1—2)

Утверждено к печати Зоологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства *Т. И. Шаскольская*. Технический редактор *И. М. Кашеваров*
Корректоры *О. И. Буркова, Н. И. Журавлева, Э. Г. Рабинович* и *К. С. Фридлянд*

ИБ № 20677

Сдано в набор 9.02.83. Подписано к печати 16.06.83. М-19103. Формат 70×108¹/₁₆. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 51.10. Усл. кр. отт. 51.19. Уч.-изд. л. 61.26. Тираж 1400. Тип. зак. № 1901. Цена 9 р. 70 к.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В ряде выпусков монографии «Фауна СССР», посвященных семейству комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae),¹ настоящий выпуск является заключительным по времени выхода в свет и вводным по содержанию.

В него включена общая часть, в которой рассматриваются морфология, половой диморфизм, биология, адаптации, филогения, систематика, палеонтология, географическое распространение и хозяйственное значение семейства, а также начало систематической части, посвященное наиболее примитивному подсемейству нитконогих (Dolichopezinae) и архаическим группам подсемейства пильчато- и мутовчатоусых долгоножек (Tipulinae).

При составлении общей части автор руководствовался целью достаточно полно обобщить все то, что до сих пор было сделано по изучению долгоножек в СССР и за рубежом. Поэтому материал в ней, включая библиографию, изложен несколько пространнее, чем это обычно принято в аналогичных вводных выпусках других томов «Фауны СССР». По мысли автора, в таком виде она должна значительно облегчить дальнейшее изучение семейства, освободив исследователя от трудоемких поисков часто малодоступной литературы и сорентировав его на «узкие места», нуждающиеся в первоочередной разработке.

В общей части отражен также ряд моментов, связанных с прогрессом в области изучения долгоножек, достигнутым за те годы, которые разделяют выход в свет первого и окончание последнего выпуска настоящей работы. В частности, согласно рекомендациям Международной комиссии по зоологической номенклатуре,² некоторые родовые и надродовые названия, предложенные Мейгеном в 1800 г., заменены названиями, введенными тем же автором в 1803 г.; в соответствии с последними подсчетами изменен объем отдельных таксонов семейства; в картографическом материале ареалы последних также приведены в соответствие с современными данными.

Автор приносит глубокую благодарность всем, кто в той или иной форме способствовал выполнению настоящей работы, особенно ее инициатору, покойному проф. А. А. Штакельбергу — за постоянную помощь коллекционными материалами и многочисленными ценными советами; д-рам биологических наук К. Я. Грунину и О. Л. Крыжановскому — за большой труд по редактированию отдельных частей рукописи; проф. д-ру Ч. Александеру (США), покойному д-ру Б. Маннгеймсу (ФРГ) и д-ру А. Стоуну (США) — за присылку необходимого сравнительного материала и копий ряда редких зарубежных изданий, отсутствующих в библиотеках СССР; а также бывш. лаборанту Отдела энтомологии Института зоологии АН УССР Т. В. Шульге (Герасимук) — за активное участие в технической подготовке рукописи и иллюстративного материала к печати.

¹ См.: Фауна СССР. Насекомые двукрылые, т. II, вып. 3 (1961), вып. 4 (1964) и вып. 5 (1973).

² См.: International commission on zoological nomenclature. 1963. Opinion 678. The suppression under the Plenary Powers of the pamphlet published by Meigen 1800. — Bull. Zool. Nomencl., vol. 20, p. 339—342.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ

Сем. TIPULIDAE

I. Подсем. Dolichopezinae — Нитконогие долгоножки

I. Триба Dolichopezini

1. Род Dolichopeza Curt.

1. Подрод Dolichopeza s. str.

	Стр.
*1. <i>D. albipes</i> (Ström)	424
*2a. <i>D. katoi katoi</i> Al.	427
*2b. <i>D. katoi rufula</i> Sav.	429
3. <i>D. graeca</i> Mnnhs.	429
*4. <i>D. hirsuticauda</i> Sav.	430
5. <i>D. algira</i> Vaill.	432
6. <i>D. hispanica</i> Mnnhs.	433
*7. <i>D. nitida</i> Mik	434
8. <i>D. honshuiensis</i> Al.	435
9. <i>D. fuscipes</i> Bergr.	436

2. Подрод Sinoropeza Al.

10. <i>D. pluricoma</i> Al.	437
-----------------------------	-----

3. Подрод Nesoropeza Al.

Группа «*gracilis*»

11. <i>D. gracilis</i> de Meijere	441
*12. <i>D. geniculata</i> (Al.)	442
13. <i>D. subgeniculata</i> Al.	443

Группа «*tarsalis*»

*14. <i>D. tarsalis</i> (Al.)	444
*15. <i>D. tarsalba</i> Al.	446
*16. <i>D. imitator</i> Sav.	447
*17. <i>D. albitibia</i> (Al.)	447
18. <i>D. circulans</i> Al.	449
19. <i>D. francki</i> Al.	450

2. Род Oropeza Needh.

*1. <i>O. barbigera</i> Sav.	454
*2. <i>O. modesta</i> Sav.	455
*3. <i>O. bispinula</i> Al.	456
*4. <i>O. satsuma</i> Al.	457
*5. <i>O. saitimensis</i> (Al.)	459
*6. <i>O. inomatai</i> (Al.)	460
7. <i>O. candidipes</i> Al.	461

3. Род Macgregoromyia Al.

1. <i>M. szechwanensis</i> Al.	463
2. <i>M. celestia</i> Al.	464
3. <i>M. shikokuana</i> Al.	464
4. <i>M. brevicula</i> Al.	465

II. Подсемейство Tipulinae — пильчатоглазые долгоножки

II. Триба Prionocerini

4. Род Prionocera Lw.

Группа «*subsericornis*»

*1. <i>P. subsericornis</i> (Ztt.)	481
*2. <i>P. proxima</i> Lack.	483
3. <i>P. setosa</i> Tjed.	484
*4. <i>P. abscondita</i> Lack.	484
5. <i>P. absentiva</i> Mnnhs.	485

Группа «*turcica*»

*6. <i>P. turcica</i> (F.)	480
*7. <i>P. subturcica</i> Sav., sp. n.	490

Группа «*pubescens*»

*8. <i>P. pubescens</i> Lw.	491
*9. <i>P. tjederi</i> Mnnhs.	493

Группа «*serricornis*»

*10. <i>P. lapponica</i> Tjed.	494
*11. <i>P. recta</i> Tjed.	497
*12. <i>P. mannheimsi</i> Sav., sp. n.	498
*13. <i>P. ringdahli</i> Tjed.	499
*14. <i>P. serricornis</i> (Ztt.)	500
15. <i>P. gracilistyla</i> Al.	501

Смешанная группа

16. <i>P. serrenicola</i> Al.	502
17. <i>P. chosenicola</i> Al.	502
18. <i>P. parrii</i> (Kirby)	503

III. Триба Tipulini

5. Род Stenacroscelis End.

Группа «*brobdignagius*»

1. <i>C. brobdignagius</i> (Westw.)	509
2. <i>C. clavipes</i> Edw.	511
3. <i>C. herculeanus</i> Al.	511
4. <i>C. nimbus</i> Al.	513
5. <i>C. ignicaudatus</i> Al.	514
6. <i>C. libertus</i> Al.	515
7. <i>C. mikado</i> (Westw.)	515

Группа «*serratus*»

8. <i>C. cressida</i> Al.	517
9. <i>C. quadrifasciculatus</i> Al.	517
10. <i>C. persessilis</i> Al.	518

Группа « <i>monochrous</i> »	
11. <i>C. flavus</i> (Brun.)	520
6. Род <i>Brithura</i> Edw.	
1. <i>B. imperfecta</i> (Brun.)	523
2. <i>B. fractistigma</i> Al.	524
3. <i>B. fracticosta</i> (Al.)	524
4. <i>B. sancta</i> Al.	525
5. <i>B. argyropsila</i> (Al.)	525
7. Род <i>Tipulodina</i> End.	
1. <i>T. hopeiensis</i> (Al.)	530
2. <i>T. joana</i> (Al.)	531
3. <i>T. nipponica</i> Al.	532
8. Род <i>Indotipula</i> Edw.	
Группа « <i>yamata</i> »	
*1a. <i>I. yamata yamata</i> (Al.)	536
1b. <i>I. yamata subyamata</i> (Al.)	537
2. <i>I. mendax</i> (Al.)	538
*3. <i>I. itoana</i> (Al.)	538
Группа « <i>tetracantha</i> »	
4. <i>I. tetracantha</i> (Al.)	539
5. <i>I. quadrispicata</i> (Al.)	539

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Крупные неуклюжие комары из семейства Tipulidae хорошо известны не только специалистам-энтомологам и любителям природы, но и широким слоям населения многих стран. В сельских местностях к этим безобидным насекомым нередко относятся даже с некоторой опаской, принимая их ошибочно за докучливого и небезопасного в эпидемиологическом отношении малярийного комара.

Типулиды привлекают к себе внимание прежде всего своими необычайно длинными и тонкими ногами, отличающимися странной ломкостью: если поймать такого комара за ногу, то она сейчас же отламывается, и комар улетает, оставив ее у вас в руке. Отдыхая где-нибудь на стволе дерева или на стене, типулиды высоко приподнимают тело на растопыренных ногах. Их своеобразный вид вдохновил английского поэта XIX в. Эдвардса Лира на следующие стихотворные строки:

«И эти ноги — целых шесть!
Мне не дают ни лечь, ни сесть.
Шесть длинных ног — и там, и тут —
Все время, кажется, растут.
Как на ходулях, я стою...»¹

За свои длинные тонкие ноги типулиды получили меткое народное название комаров-долгоножек, которое закрепилось за ними во многих европейских языках. Например, в украинском языке это «комарі-довгоноги», в голландском — «Langrootmungen», в английском — «daddy longlegs fly», в немецком — «langbeinige Mücken» и т. п. В России они известны, кроме того, еще под названием карамор, в Германии — как луговые комары («Wiesenschnaken»), в англоязычных странах — как мухи-журавли («crane-flies»), а в Юго-Вост. Азии — под японскими названиями «kano-uba, kiriuji-gagamba, katombo, nekiri-uji» и др. (Alexander, 1954).

Научное название семейства комаров-долгоножек произошло от латинского слова Tipula (или Tipulla), означающего в переводе «водяной комар». Писатели классической древности (Варрон, Плавт и др.) обозначали им вообще всех длинноногих насекомых, связанных экологически с водой, в том числе клопов-водомеров и ранатр, скользящих на своих длинных ногах по поверхности водоемов. В таком же смысле употреблял его и один из основоположников научной энтомологии Улисс Альдрованди, который в своем труде «De Animalibus Insectis», опубликованном в 1602 г., следуя классическим образцам, описал как Tipula двух водных полужесткокрылых насекомых, судя по рисунку — клопа-ранатру (*Ranatra linearis* L.) и судя по тексту — клопа-водомерку (*Hydrometra* sp.).

Альдрованди принадлежит и первое описание настоящей долгоножки, фигурирующей в его работе под названием *Culex maximus* (Sellke, 1936). Из ри-

¹ Из стихотворения «Комар-Долгоног и Муха» (пер. С. Магшана).

сунков, приложенных к описанию, видно, что он уже не только различал самцов и самок долгоножек, но и знал, что у первых усики длиннее, чем у вторых.

Когда и кем термин *Tipula* был впервые применен непосредственно к долгоножкам, точно неизвестно. Остен-Сакен (Osten-Sacken, 1869) считал, что это было сделано во всяком случае еще задолго до того, как Карл Линней ввел его в зоологическую номенклатуру.

Де Йонг (de Jong, 1925a) связывает использование названия *Tipula* для обозначения долгоножек с именем Муфета (Moufetus). В книге «Insectorum theatrum» (Moufetus, 1634), изданной в Лондоне, Муфет, правда, сначала называет типолой клопа-водомерку, но далее пользуется этим термином уже для обозначения долгоножек.

Начиная с Муфета термин *Tipula* уже прочно входит в обиход как общепринятое название долгоножек. В современном смысле этим названием пользовались в первой половине XVIII в. Гударт (Goedart, 1700), Рей (Ray, 1710) и Реомюр (Reaumur, 1740).

Началом научной разработки систематики долгоножек может считаться год, когда в свет вышла десятый изданием знаменитая «Systema Naturae» Карла Линнея (Linnaeus, 1758). В ней Линней, исходя из установленного им принципа бинарности зоологической номенклатуры, впервые употребил название *Tipula* как родовое применительно к 37 видам двукрылых насекомых (Alexander, 1957). В современном понимании к семейству долгоножек относились лишь 10, а к роду *Tipula* всего 2 из них, остальные же представляли собой гетерогенную смесь видов из различных других семейств длинноусых двукрылых (Alexander, 1965a).

Кроме Линнея несколько видов долгоножек в конце XVIII в. описали Дегеер (Degeer, 1776 г.), Фабрициус (Fabricius, 1787, 1794) и Пода (Poda, 1761).

Созданию фундаментальной базы по систематике долгоножек наука обязана, однако, не столько Линнею и его современникам, сколько Мейгену, вошедшему в историю энтомологии в качестве «отца диптерологии». В ряде классических для того времени работ Мейген (Meigen, 1800—1838) установил несколько новых родов и описал около 40 новых видов семейства, увеличив их количество по сравнению с Линнеем почти в 4 раза. Не будет преувеличением сказать, что подавляющее большинство наиболее обычных и широко распространенных в Европе долгоножек — это мейгеновские виды, из которых лишь очень немногие были в дальнейшем сведены в синонимы.

Собственно с Мейгена начался первый период интенсивного развития систематики долгоножек, который может быть назван «формальным». Характерными чертами этого периода, продолжавшегося в течение большей части XIX в., было: 1) быстрое накопление фактического материала за счет описания большого количества новых родов и видов семейства из северного и отчасти из южного полушария и 2) использование для их диагностики главным образом наиболее наглядных внешних признаков (строение усиков, окраски тела, рисунка прескутума и крыльев, жилкования последних и др.), обеспечивающих распознавание лишь морфологически достаточно четко обособленных таксонов, но совершенно недостаточных для дифференциации внешне часто неразличимых видов-двойников, которых так много среди долгоножек, а также для определения истинных филогенетических взаимоотношений между отдельными таксонами в пределах семейства.

Из европейских исследователей в XIX в. по систематике долгоножек особенно плодотворно работали на Скандинавском полуострове Цеттерштедт (Zetterstedt, 1838—1852) и Зибке (Siebke, 1863—1877), в Англии Уокер (Walker, 1848), в Центр. и отчасти в Южн. Европе Шуммель (Schummel, 1833), Лёв (Loew, 1844—1886) и Штробл (Strobl, 1880—1910). Ряд видов семейства описали также Ван дер Вульп (v. d. Wulp, 1877), Покорный (Pokorný, 1887) и некоторые другие диптерологи. Шинер (Schiner, 1864) в своей «Fauna Austriaca» дал первый полный определитель долгоножек Австрии и сопредельных территорий, несомненно способствовавший повышению интереса к этому семейству длинноусых.

Для изучения долгоножек Сев. Америки в XIX в. много сделали Сэй (Say, 1829 г.), Лёв (Loew, 1850—1872) и особенно Остен-Сакен (Osten-Sacken, 1862—1886), опубликовавший первый критический обзор родов семейства, а применительно к экзотическим фаунам — Видеман (Wiedemann, 1818—1830), Маккар (Macquart, 1838—1855), Скюйз (Skuse, 1881—1891) и др.

К XIX в. относятся и первые достоверные описания ископаемых видов долгоножек из балтийского янтаря, автором которых был Лёв (Loew, 1850).

Как бы итоговым для первого периода таксономического изучения долгоножек явился выход в свет соответствующего раздела глобального каталога двукрылых Кертеца (Kertész, 1902), содержащего перечень 30 родов и 534 видов семейства, в то время как к моменту появления первых работ Мейгена был известен 1 род и 16 его видов.

Если не считать трех обширных работ Белинга (Beling, 1886), которые не оказали (очевидно, в связи с отсутствием в них рисунков) сколько-нибудь заметного влияния на дальнейшие исследования, то по преимагинальным фазам развития долгоножек за весь XIX в. почти ничего не было сделано. Резко отставали от чисто таксономических исследований также работы по биологии долгоножек, носившие главным образом случайный характер и касавшиеся исключительно нескольких видов рода *Tipula*, вредящих сельскому хозяйству.

Большой опыт и обширные фактические материалы, накопленные исследователями в течение XIX в., подготовили объективные предпосылки к переходу от первого ко второму периоду развития систематики долгоножек, который может быть назван «естественным». Характерным для него было использование в качестве одного из основных диагностических критериев особенностей строения генитального аппарата самцов, в наиболее общей и наглядной форме отражающих специфику различных таксонов видовой и подвидовой, а отчасти также родовой и более высокого ранга.

Хотя общую характеристику гипопигия самца давал в своих работах еще Лёв, основоположником второго периода следует считать Вестгоффа (Westhoff, 1882), который, по-видимому, первый не только детально описал общий план и частное строение гипопигия в различных группах долгоножек и предложил формальную терминологию для обозначения отдельных частей его, но и дал им таксономическую оценку.

К сожалению, работа Вестгоффа не сразу получила должную оценку. В течение всего конца XIX и начала XX в. систематика долгоножек по-прежнему разрабатывалась в основном на формальных основах, с использованием в диагностических целях преимущественно внешних, часто второстепенных признаков. Если отдельные исследователи (Lundström, 1907—1915; Riedel, 1913—1920) при описании новых видов семейства и ссылались на строение гипопигия, то лишь в самых общих чертах, недостаточных для достоверного определения наиболее близких видов-двойников.

Понадобилось около 20—25 лет для того, чтобы результаты работы Вестгоффа получили наконец достаточное отражение в систематике долгоножек и придали ей направление, характерное для второго периода ее развития. Большая заслуга в этом чешского диптеролога Чижека (Čížek, 1911—1913), бельгийского — Гетгебуера (Goetghebuer, 1920) и особенно латвийского — Лакшевица (Lackshewitz, 1923—1936). Широко используя строение гипопигия и в частности обеих пар стилей IX стернита, Гетгебуер и Лакшевиц наглядно показали, что в старом понимании многие виды долгоножек представляют собою сборные гетерогенные комплексы и расчленили их на ряд хотя и более мелких, но естественных видов. По 3—4 новых вида было, например, выделено из прежних искусственных комплексов *Tipula lateralis* s. l., *T. oleracea* s. l., *T. hortensis* s. l. и многих других.

Значение реформы, вызванной использованием строения гипопигия самца в систематике долгоножек, трудно переоценить. Позволив уточнить реальные границы вида, она дала мощный толчок и к дальнейшему росту числа известных представителей семейства, которое к настоящему времени по сравнению с 1902 г.

возросло в 6 раз (с 534 до примерно 3200 видов). Кроме того, эта реформа, обеспечив точное разграничение близкородственных видов, позволила внести необходимую ясность в их экологию (de Jong, Elze, 1922; de Jong, 1925a; Sellke, 1936); что в свою очередь способствовало быстрой разработке методики прогнозирования колебаний численности в природе вредных форм семейства и построению биологически обоснованных систем мероприятий по борьбе с ними (Maercks, 1930—1959).

Второй период развития систематики долгоножек неотделим от имени выдающегося американского диптеролога Александра, посвятившего более 60 лет своей жизни всестороннему изучению типулоидных: Александром (Alexander, 1910—1982) опубликовано более 1000 работ по систематике долгоножек, в которых описано большое количество палеарктических и неарктических, а также подавляющее большинство ныне известных экзотических видов семейства. Ему принадлежит первая монографическая сводка по морфологии, биологии, систематике и филогении долгоножек (Alexander, 1919a, 1920a), которая хотя и была по материалу территориально ограничена сравнительно небольшой частью Сев. Америки (штат Нью-Йорк), но по содержанию имела, да и теперь еще имеет, глобальное значение. Из других капитальных работ Александра следует упомянуть классическую монографию по ископаемым долгоножкам балтийского янтаря (Alexander, 1931b), ряд региональных фаунистических сводок для различных районов земной суши, а также новые каталоги долгоножек Сев. (Alexander, 1965c) и Южн. Америки (Alexander Ch., Alexander M., 1970). В своих работах он не только внес многочисленные принципиальные улучшения в классификацию долгоножек, но и накопил колоссальный фактический материал по их географическому распространению, представляющий большую ценность для зоогеографов. Весьма плодотворными оказались также теоретические идеи Александра в области эволюции жилкования крыльев у типулоидных (Alexander, 1927, 1929c).

Кроме Александра одним из наиболее видных деятелей второго периода развития систематики долгоножек был талантливый, но рано умерший английский диптеролог Эдвардс (Edwards, 1916—1939), описавший значительное количество новых видов из различных зоогеографических областей и, что особенно важно, введший в систематику семейства ряд новых, ранее неизвестных признаков, позволивших ему впервые обоснованно расчленить обширный род *Tipula* на серию четко очерченных подродов (Edwards, 1931).

Наряду с названными авторами в течение второго периода по систематике западнопалеарктических долгоножек плодотворно работали Бецци (Bezzi, 1916—1924), Пьер (Pierre, 1919—1926), Тьедер (Tjeder, 1932—1970) и др. Особо должны быть отмечены работы Маннгеймса (Mannheims, 1951—1970), который внес большой вклад в таксономическое изучение долгоножек Средиземноморья, упорядочил синонимику видов семейства на основании переисследования типового материала диптерологов XIX и первой половины XX в. и опубликовал в серийном издании Э. Линднера «Die Fliegen der palaearktischen Region» ряд вышуксов превосходной монографии по западнопалеарктическим долгоножкам, которая будет долго служить незаменимым настольным пособием для всех, кто интересуется этим семейством.

В этот же период для развития систематики долгоножек много сделали в восточной части Палеарктики Матсумура (Matsumura, 1910—1916), Такахаси (Takahashi, 1958—1960), Исида (Ishida, 1954—1965) и Ву (Wu, 1940), а в Ориентальной зоогеографической области — де Мейере (de Meijere, 1910—1922) и Брунетти (Brunetti, 1911—1920). В частности, Исидой и Ву были составлены и опубликованы первые каталоги долгоножек Японии и Китая, а Брунетти — первая обзорная работа по долгоножкам Индии и острова Шри-Ланка.

Для второго периода развития систематики долгоножек очень характерно повышение интереса к изучению в таксономических целях преимагинальных фаз развития. В 50-х гг. текущего века по личинкам и куколкам долгоножек вышли в свет работы Чизуэлла (Chiswell, 1955—1956), Теовальда (Theowald,

1957a) и Бриндла (Brindl, 1957—1960), обеспечивающие точное определение по этим фазам развития примерно около 80—90 западнопалеарктических видов семейства и содержащие таксономическую оценку преимагинальных признаков по сравнению с имагинальными. В одной из этих работ (Theowald, 1957a) сделана первая попытка реформировать классификацию западнопалеарктических долгоножек на основании особенностей строения их личиночной и куколочной фаз, что представляет большой интерес с методологической точки зрения и несомненно должно дать толчок к новым исследованиям в этом направлении.

За последнее время оживились также исследования по биологии долгоножек, причем не только в утилитарном, но и в более широком теоретическом плане. Из работ этого направления очень интересен цикл экспериментальных исследований по сексуально-репродуктивным и ксероморфным адаптациям долгоножек (Hemmingsen, 1952—1972), а также по их биотопическим и биоценотическим связям (Coulson, 1959—1962; Freeman, 1964—1968), показывающих, что с таксономической точки зрения биологические критерии представляют не меньшую, а подчас даже большую ценность, чем морфологические.

Все эти исследования подготовили почву для перехода систематики долгоножек в методологически более совершенный третий период развития, когда на смену господствовавшей до сих пор односторонней морфологической имагинальной таксономии должна прийти таксономия синтетическая, базирующаяся в равной мере как на морфолого-анатомических и физиологических, так и на генетических, экологических и зоогеографических особенностях долгоножек на всех фазах их развития, начиная с яйца и до имаго включительно.

Несмотря на то что исследования по систематике насекомых как в дореволюционной России, так и в Советском Союзе всегда проводились в широких масштабах и на высоком методологическом уровне, обеспечившим их международное признание, изучению долгоножек у нас до недавнего времени почти не уделялось внимания. Одной из причин этого была, по-видимому, трудность сбора, препаровки, хранения и исследования представителей этого семейства, обусловленная их необычайной ломкостью, а также отсутствие соответствующих руководств по восточной части Палеарктики, в пределах которой расположена большая часть территории СССР.

За XIX в. все сведения о долгоножках России исчерпывались краткими фаунистическими списками их в работах Бельке (Belke, 1858—1866), Ярошевского (1877—1879), Федченко (1892), Гиммерталя (Gimmerthal, 1932—1847) и Синтениза (Sintenis, 1884—1892), а также описаниями отдельных новых видов их в работах Мика (Mik, 1889) и Порчинского (1873).

В первой половине нынешнего века положение изменилось в сторону улучшения лишь незначительно за счет опубликования фаунистических списков Лакшевица (Lackschewitz, 1936) для севера лесной зоны СССР и Штапельберга (1922—1965) для Ленинградской обл. РСФСР, а также описания этими же авторами и Александром ряда новых видов семейства из различных, преимущественно северо-западных и восточных районов нашей страны.

Начатое автором этих строк в конце 40-х гг. систематическое изучение долгоножек Советского Союза и сопредельных территорий, конечно, не могло дать за истекший короткий срок исчерпывающих результатов и должно поэтому рассматриваться лишь как начальный этап, имеющий цель обобщить, систематизировать и несколько дополнить уже накопленные ранее данные, чтобы тем самым облегчить будущим исследователям дальнейшую, более углубленную работу в соответствующем направлении.

Впереди границы между пре- и посторальной отделами головной капсулы расположен покатый и сравнительно узкий лоб (рис. 2, л), переходящий спереди в налчик (рис. 2, р), а латерально перед глазами — в щеки (рис. 2, щ), которые всегда загнуты на нижнюю поверхность головы и заполняют тут весь межглазничный просвет, образуя так называемое горло (рис. 2, гр).

Темя у долгоножек лишь редко гладкое и плоское, обычно же вклинивающаяся между основаниями усиков передняя часть его вздута в виде более или менее крупного теменного бугорка (рис. 2, тб). Последний часто разделен медиальной бороздкой на две равновеликие доли; кроме медиальной на теменном бугорке иногда имеются также косые боковые бороздки (некоторые *Yamatotipula* Mats. и др.). Гипертрофированное развитие теменного бугорка, приобретающего вид очень крупного конического выступа, характерно для многих восточноазиатских *Britura* и некоторых *Nippotipula* Mats.

В ряде систематических групп долгоножек у переднего края темени по бокам теменного бугорка имеется пара полусферических, более темнопигментированных простых глазков (рис. 2, 4, пг), которые при рассматривании сзади выглядят как кольцевидные складки кутикулы, покрытые тонкой перепоночкой (Tjeder, 1948).

В течение долгого времени считалось, что из всех типолоидных простые глазки имеются лишь у трихоцерид (Imhof, 1900, 1901; de Meijere, 1900), а в других семействах, включая долгоножек, отсутствуют (Hendel, 1936—1937). Между тем еще Остен-Сакен (Osten-Sacken, 1869) обнаружил их у неарктической лимониды *Pedicia albivittata* Malk., близкой палеарктическому *P. rivosa* L., а Радл (Radl, 1906a, 1906b) — у обычной в Европе капустной долгоножки *Tipula oleracea* L. Детальное гистологическое исследование простых глазков долгоножек показало, что к каждому из них внутри головной капсулы идет зрительный нерв (рис. 4, зн), образующий на дистальном конце крупный глазковый, или оцеллярный, ганглий (рис. 4, ог); однако других обычных элементов, включая роговицу, ретину и стекловидное тело, в простых глазках долгоножек нет (Slipka, 1950a). Ввиду этого их следует, очевидно, считать рудиментарными, утратившими свою первоначальную функцию.

Простые глазки хорошо выражены, например, у видов рода *Prionocera* и некоторых *Tipula* (*T. solstitialis* Westh., *T. luna* Westh., *T. pabulina* Mg.); у других видов *Tipula* они развиты хуже или вовсе отсутствуют (например, *T. luteipennis* Mg. и *T. tenuicornis* Schum.); нет их также у большинства *Nephrotoma* Mg.

Между теменем и затылком обычно нет никаких явственных швов, но иногда имеются косые латеральные вдавления (*Tipula* s. str. и др.), которые, возможно, являются рудиментами затылочного шва. Затылок часто снабжен продольной медиальной бороздкой или вдавлением, а края его по большей части слегка утолщены в виде нерезко обособленного полукольцевого валика, именуемого околотатылочным, или параокципитальным. Этот валик не является, однако, самостоятельным склеритом и представляет собою лишь вторичную модификацию затылочной части головы (Peterson, 1916). Бока валика с парой небольших затылочных сочленовных бугорков, посредством которых головная капсула подвижно сочленяется с шеей (рис. 2, зб).

Поверхность висков и защечных склеритов обычно гладкая, или последние позади глаз более или менее явственно вздуты.

Лоб поперечный, в проксимальной части немного фронтальнее и латеральнее теменного бугорка с двумя округлыми впадинами (рис. 2, ув), носящими название усиковых (антеннальных), так как с ними подвижно сочленены усики; края усиковых впадин немного утолщены в виде узкого кольцевидного валика. Часть лба над усиковыми впадинами называется залобной (постфронтальной), а под ними — предлобной (антерофронтальной); первая часто очень сильно редуцирована, вторая — всегда явственная.

Как правило, спереди головная капсула долгоножек вытянута в более или менее хорошо развитое рыльце, имеющее форму сдавленного с боков и

несколько расширенного к вершине цилиндра (рис. 2, р). Морфологически оно представляет собою фронтальное разрастание наличника и щек, из которых первый образует спинку, а вторые — остальную поверхность рыльца.¹

Лишь редко спинка рыльца лежит в одной плоскости со лбом, как бы образуя его непосредственное продолжение (самки *Tipula mitophora* Al., некоторые *Yamatotipula* из группы «*sempiterna*»); обычно же голова на границе с рыльцем образует явственный лобный уступ, угол которого примерно соответствует местоположению у архаических панорпойдных лобноналичничкового шва, отделяющего лоб от наличника.

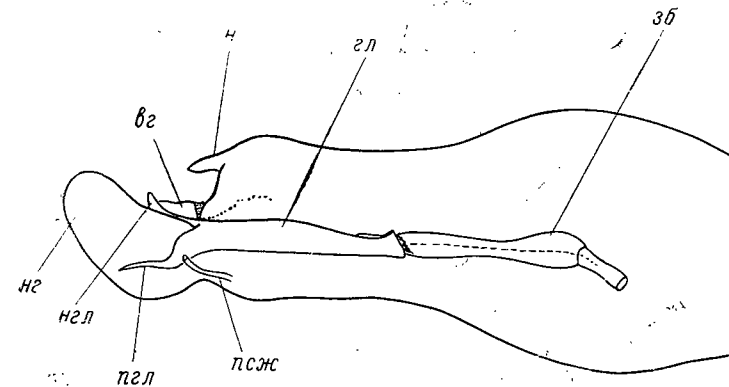


Рис. 3. Продольный разрез головы долгоножки *Tipula* sp. (схема). По Петерсону.
вг — верхняя губа, гл — глотка, зб — зоб, н — нос, нг — нижняя губа, нгл — надглоточник, пгл — подглоточник, псж — проток слюнных желез.

Рыльце у долгоножек никогда не достигает таких необычайных размеров, как, например, у *Elephantomyia* O.-S., *Rhamphidiomyia* Mg. и некоторых других комаров-лимониид, с одной стороны, или у многих скорпионовых мух (Mecoptera) — с другой, и, возможно, обнаруживает тенденцию к редукции. Обычно длина рыльца лишь в 2—3, реже в 4 раза (некоторые *Ctenacroscelis*, *Acutipula* Al., *Lunatipula* Edw.) превосходит его поперечник при основании; нередко оно одинаковой длины и ширины (Dolichopezinae, Stenophorinae, *Nephrotoma*, некоторые *Tipula*), а у ориентального рода *Stegagmonotus* End. даже вдвое короче своего наибольшего поперечника.

Между спинкой и боками рыльца по большей части имеется продольное вдавление, соответствующее границе между наличником и щечными склеритами головы.

В отличие от всех остальных типолоидных, у которых щечные склериты снизу рыльца полностью не смыкаются, оставляя клиновидный разрез с расположенными в нем частями ротового аппарата, у долгоножек такого разреза нет. Их рыльце снизу замкнуто на всем своем протяжении, и между щечными склеритами имеется лишь продольный срединный шов (рис. 2, св).

Вершина рыльца косо срезана сверху вниз и назад. Боковые края среза образуют узкие поперечные подщечные (субгенальные) склериты (Rees, Ferris, 1939), которые отделены от щек явственным косым вдавлением (рис. 2, пск). Верхний край среза отогнут вниз и вперед, а в месте изгиба в большинстве групп долгоножек снабжен торчащим вперед стержневидным выступом, носящим название носа (рис. 2, н). Функциональное назначение последнего еще не выяснено.

¹ Пеус (Peus, 1952) применительно к комарам-цилиндротомидам считает, что в образовании рыльца у типолоидных принимают участие не щечные, а защечные склериты. У долгоножек последние, однако, в большинстве случаев явственно отделены от щечных склеритов поперечной перепоночкой, лежащей между заостренными нижними полюсами глаз и являющейся, возможно, рудиментом шва между щечными и защечными участками головы.

Нос часто достигает значительных размеров, изредка он раздвоен (*Tipula areadne* Mnnhs., *T. brolemanni* Pierre, *T. schizorhyncha* Sav.; во внепалеарктических фаунах — некоторые *Longurio* Lw. и *Icriomastix* Al.), а иногда сильно утолщен и расширен (многие *Stenophorinae*). У всех палеарктических *Dolichopeza*, многих *Prionocera* и некоторых *Tipula* нос редуцирован до степени небольшого бугорка или вовсе отсутствует.

Вентральное нос на вершине рыльца расположены ротовые органы.

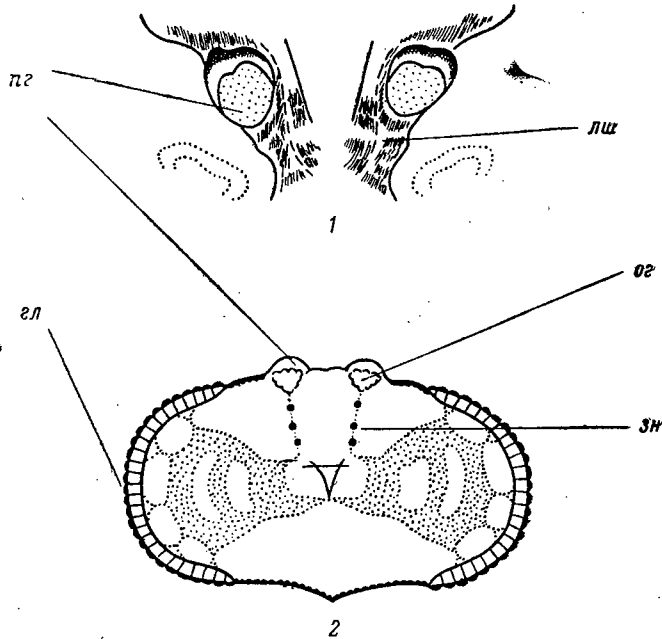


Рис. 4. Теменной участок головы долгоножки *Prionocera turcica* (1) и поперечный разрез головы долгоножки *Tipula* sp. на уровне простых глазков (2). По Тьедеру (1) и Слишке (2). *гл* — глаз, *он* — зрительный нерв, *лш* — лобный шов, *ог* — оцеллярный, или глазковый, ганглий, *па* — простые глазки.

Хетотаксия головы недостаточно исследована. Довольно длинные полуприлегающие щетинки обычно имеются на боках темени, висках и спинке рыльца, а иногда также при основании лобного бугорка. Реже голова сверху косматая, с длинными торчащими щетинками (многие *Prionocera*, некоторые *Vestiplex* Bezzi и др.). Снизу головы длинные щетинки имеются в задней части защечных склеритов и на поверхности рыльца. Нос на конце нередко с пучком щетинок. Расположение щетинок на голове в различных систематических группах долгоножек более или менее одинаковое.

Для окраски головы характерны следующие особенности. Сверху она часто с темной срединной линией, а у многих *Nephrotoma* и *Stenophora* Mg. с темным, обычно лаково-черным или коричневым затылочным пятном, которое по краям может быть снабжено узкой бархатистой каемкой, а спереди часто вытянуто в острие, далеко заходящее на темя и нередко достигающее основания или даже вершины теменного бугорка. Орбиты обычно немного светлее остальной поверхности головы, щеки и виски иногда затемнены. У многих *Nephrotoma* на орбитах между глазами имеется по характерному темному пятну (орбитальные пятна). Спинка рыльца обычно затемнена.

В целом в пределах семейства долгоножек строение головы отличается большим однообразием. Таксономическое значение имеют лишь длина рыльца, степень развития носа и форма горла, которые часто используются как диагностические признаки для характеристики отдельных видов или их групп в пределах подродов.

По сравнению с примитивным исходным панорпойдным типом голова долгоножек отличается сравнительно высокой степенью специализации (Peterson, 1916), выражающейся в тенденции к укорочению рыльца и в срастании на нижней стороне его щечных склеритов. В этом отношении она специализована:

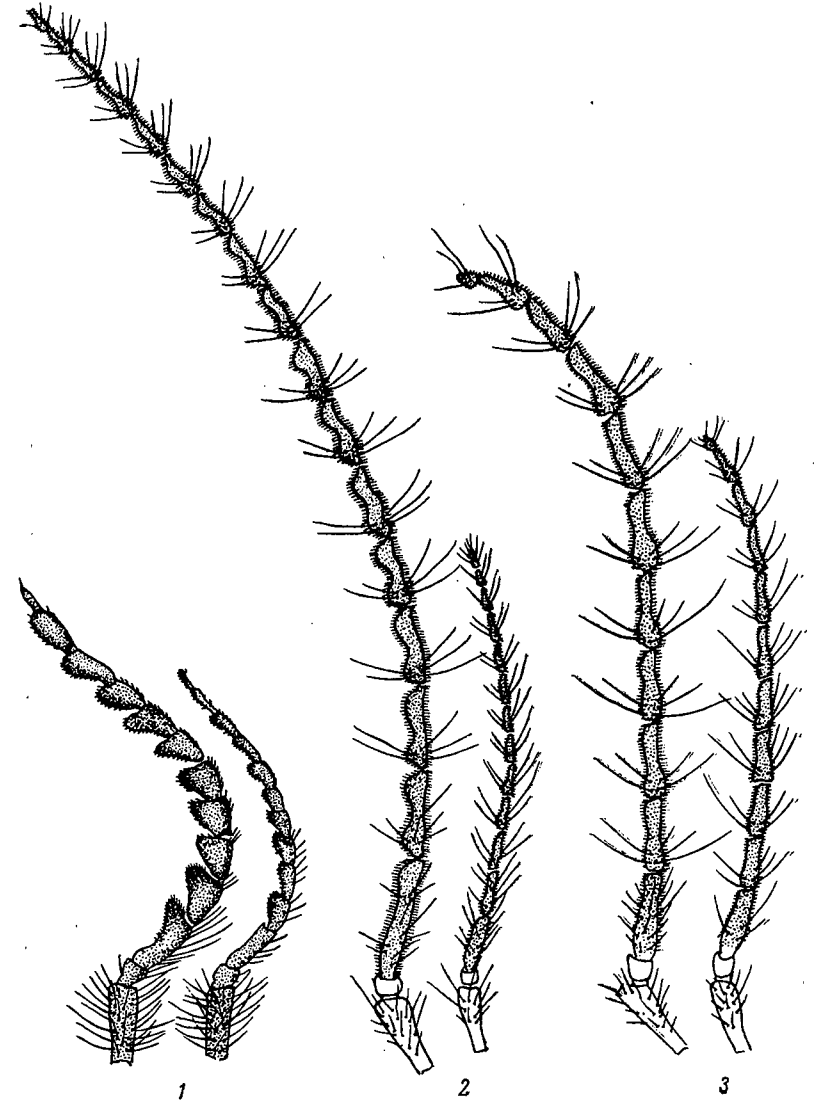


Рис. 5. Основные типы усиков долгоножек. По Маннгеймсу.

1 — пильчатый, 2, 3 — мутовчатые. 1 — *Prionocera turcica* (F.), 2 — *Nephrotoma dorsalis* F., 3 — *Tipula* (s. str.) *cizeki* de Jong (в каждой паре слева усик самца, справа — самки).

даже больше, чем у других типулоидных и, в частности, у лимоний и цилиндротомид.

У с и к и, или антенны (рис. 5—7), расположены на голове долгоножек сразу же над основанием рыльца (*Tipula*) или немного выше его (*Nephrotoma*, *Stenophora*). У палеарктических видов семейства они чаще всего состоят из 13 члеников; реже усики 12-члениковые (*Ctenacroscelis*, некоторые *Vestiplex*), 14-члениковые (некоторые *Oreomyza* Pok. и *Tipula* s. str.) или даже 17—19-члениковые (некоторые *Nephrotoma* и *Vestiplex*). Уменьшение числа члеников усиков обычно происходит за счет слияния двух дистальных члеников, а уве-

личение является следствием вторичной сегментации вершинного членика, которой обычно предшествует его удлинение.

В отдельных случаях в связи со слиянием нескольких члеников усики кажутся 9—10-члениковыми (самки некоторых *Ctenophorinae*). Всего 8—10 члеников в усиках тропических *Megistocera* Wied., *Leptotarsus* Guér., *Pseudoleptotarsus* Al. и *Semnotes* Westw.

Длина усиков в разных систематических группах долгоножек сильно варьирует. Средней она считается, если усики, загнутые назад, примерно достигают

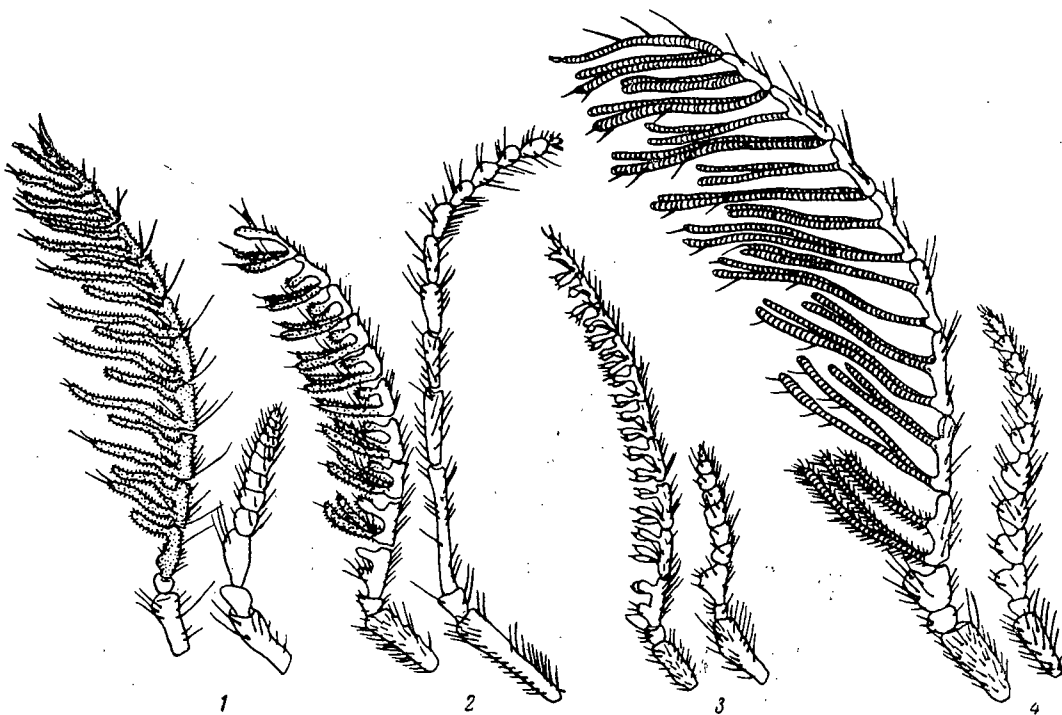


Рис. 6. Основные типы усиков долгоножек (продолжение). По Маннгеймсу.

Гребенчатые усики: 1 — *Dicthenidia bimaculata* L., 2 — *Tanyptera* (s. str.) *abata* L.; 3 — *Phoroclenia vittata* Mg., 4 — *Ctenophora* (*Cnemoncosis*) *ornata* Mg.

оснований крыльев или лишь чуть выступают за них (большинство *Tipula* и *Nephrotoma*). Короткими усики считаются в тех случаях, когда они самое большее немного выступают за основание переднегруди, далеко не достигая основания крыльев (*Ctenacroscelis*, некоторые *Yamatotipula* и др.). Длинные усики почти достигают основания брюшка или чуть выступают за него (некоторые *Tipula* и *Nephrotoma*), очень длинные — обычно достигают середины длины брюшка (некоторые *Dendrotipula* Sav., *Odonatisca* Sav. и *Beringotipula* Sav.). Необычайно длинными усиками, почти вдвое превышающими общую длину тела, характеризуются многие тропические *Megistomastix* Al., *Megistocera*, *Macromastix* O.-S. и *Habromastix* Skuse.

Два проксимальных членика усиков называются основными, все же следующие образуют так называемый жгутик, или флагеллум. Основные членики бывают обычно окрашены светлее жгутика, а также существенно отличаются от них строением.

Первый основной членик усиков (скапус), сочлененный основанием с головой, имеет удлиненную, приближенно бокаловидную форму и часто является самым крупным члеником усиков (рис. 2, y); длина его нередко в несколько раз превосходит наибольшую ширину. Поверхность его в беспорядочно разбросан-

ных жестких щетинках и часто поперечно гофрированная (*Bellardina* Edw. и др.). Функционально он служит единственным локомоторным члеником, так как, кроме него, ни в одном другом членике усиков нет мышц (Slipka, 1952a). Находящиеся внутри него в осевом положении антеннальное ответвление трахейной системы и нерв заходят также в другие членики усиков.

Второй основной членик (педицеллум) — самый короткий из всех члеников усиков, кроме дистальных (рис. 5—7). Он обычно более или менее чашевидный, не длиннее или даже короче своей наибольшей ширины; поверхность его без жестких щетинок. В полости второго основного членика усиков находится так называемый «джонстонов орган», строение которого у долгоножек описано Чайлдом (Chlid, 1894) и Слипкой (Slipka, 1952a). Функционально второй основной членик играет роль сустава по отношению к жгуту.

Жгутик усиков в разных систематических группах долгоножек имеет неодинаковое строение, но длина его члеников, за немногими исключениями, всегда уменьшается от основных к вершинным.

Окраска жгутика может быть на всем протяжении одинаковой или в проксимальной части светлее, чем в дистальной, но не наоборот. Иногда отдельные членики его бывают двухцветными: светлыми с более темными поясками при основании (*Schummelia* Edw., многие *Lunatipula* и др.), реже темными со светлыми основаниями (некоторые *Yamatotipula* из группы «*protrusa*», *Tipula saginata* Bergg. и др.). Такой двухцветный жгутик называется кольчатым.

В наиболее простом случае членики жгутика более или менее цилиндрические или слегка утолщенные в основной части (рис. 5, 3; 7, 3). Первый из них обычно не короче $1/2$ длины первого основного членика усиков, а иногда (виды с длинными и очень длинными усиками) даже значительно длиннее его; поверхность первого членика жгутика в беспорядочно разбросанных щетинках, чем он напоминает первый основной членик усиков. Начиная со второго, членики жгутика обычно несут при основании розетку из 4—5 жестких щетинок (по 2—3 дорсально и по 2 вентрально); дорсальные щетинки по большей части длиннее вентральных (рис. 7). Размеры жестких щетинок в различных систематических группах семейства сильно варьируют. Иногда дополнительные жесткие щетинки бывают также на спинке перед серединой длины члеников жгутика (*Dendrotipula*; рис. 7, 5), а также у вершины последних (некоторые *Odonatisca*). Усики с розетками жестких щетинок при основании члеников жгутика называются м у т о в ч а т ы м и (рис. 7, 2—6).

Жесткие щетинки в розетках почти полностью редуцированы у *Angarotipula* Sav. (рис. 7, 1). Совсем нет их у *Dolichozeza*, *Ctenacroscelis* и у всех представителей трибы *Macromastini*, отсутствующих, однако, как в СССР, так и в большей части Палеарктики.

Судя по хетотаксии жгутика усиков у *Mesoptera* и в ряде более архаических групп долгоножек (многие *Dolichozezinae*, все *Macromastini* и некоторые *Tipulini*), отсутствие дифференцированных розеток жестких щетинок следует, по видимому, рассматривать как примитивный признак. В результате редукции он может, однако, вторично появляться и у более специализированных форм семейства (*Angarotipula*).

Нередко проксимальные членики жгутика (кроме первого) при основании более или менее явственно, иногда даже сильно, почти шаровидно утолщены, а снизу явственно или даже очень глубоко вырезаны (многие *Vestiplex*, *Odonatisca*, некоторые *Nephrotoma*; рис. 5, 2; 7, 6); реже сильно утолщены также вершины члеников жгутика (некоторые *Vestiplex*, *Odonatisca*). У многих *Tipula* (*T. kiritschenkoi* Sav., *T. mitchelli* Edw., *T. rubzovi* Sav.) дистальные членики жгутика слегка вырезаны перед вершиной также сверху.

У ряда видов рода *Prionocera* членики жгутика усиков на вершине зубцевидно вытянуты вниз, благодаря чему жгутик приобретает пальчатый вид (рис. 5, 1). Усики с таким жгутиком называются п и л ь ч а т ы м и. Обычно они не имеют розеток жестких щетинок при основании члеников жгутика, чем-

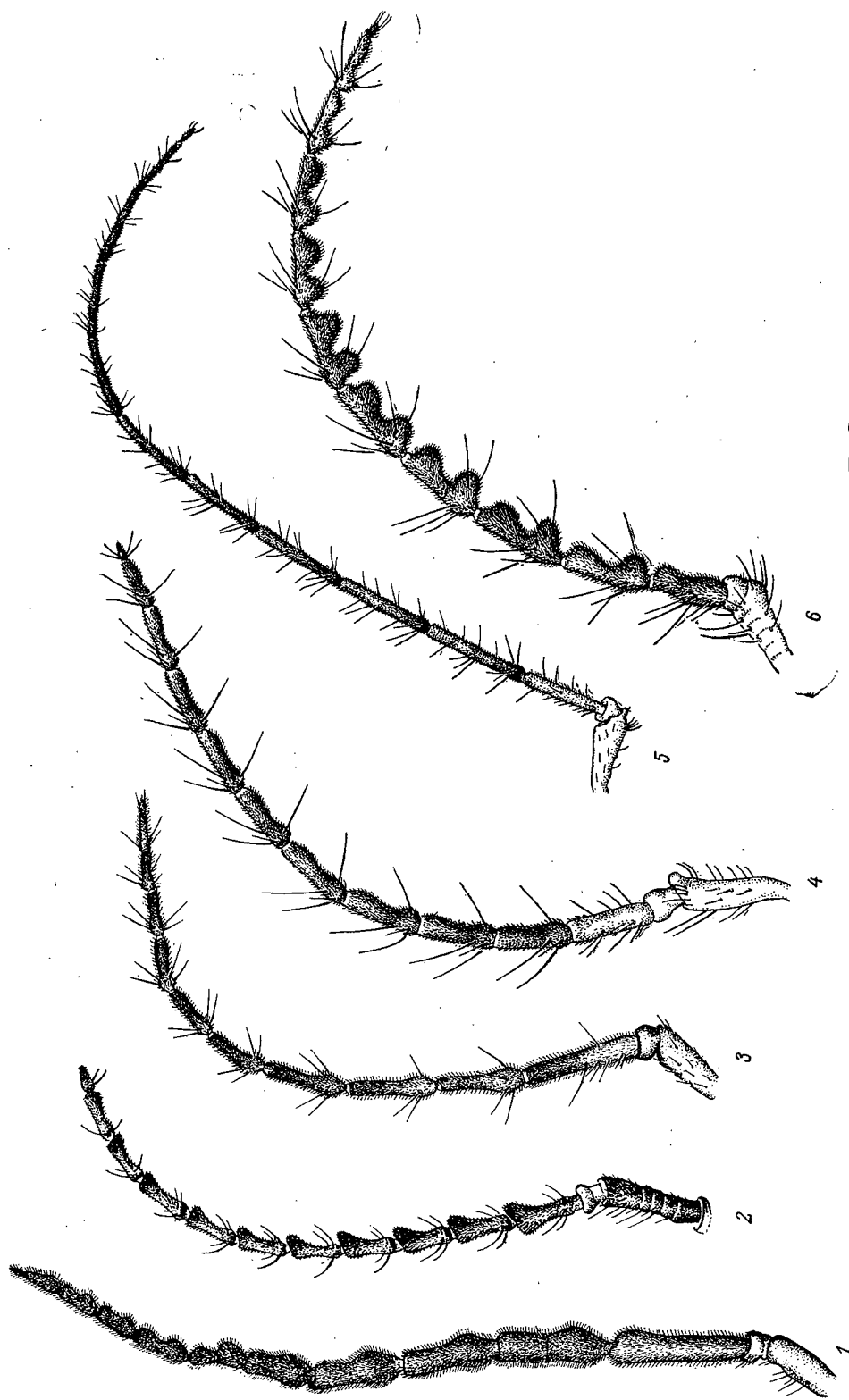


Рис. 7. Различные типы мутовчатых усиков долгоножек. По Савченко.

1 — *Tipula* (*Angarotipula*) *rubzovi* Sav., 2 — *T.* (*Arctotipula*) *conjuncta* Al., 3 — *T.* (*Yamatotipula*) *lateralis* Mg., 4 — *T.* (*Lindnerina*) *bistilata* Lund., 5 — *T.* (*Dendrotipula*) *flavolinea* a Mg., 6 — *T.* (*Vestiplex*) *arctica* Curt.

отличаются от ложнопильчатых усиков некоторых *Tipula* (*T. conjuncta* Al., рис. 7, 2).

Другой тип пильчатых усиков свойствен некоторым видам рода *Stenacroscelis* (группа «*serratus*»); у них членики жгутика вытянуты зубцевидно вниз не у вершины, а в средней части (рис. 201). Иногда (большинство *Stenacroscelis*) членики жгутика усиков снизу только слегка выпячены, не образуя явственно выраженных выступов.

Очень своеобразные гребенчатые усики характерны для самцов *Stenophorinae* (рис. 6, 1—4). Жгутик их снизу с более или менее длинными, тонкими отростками, расположенными почти перпендикулярно к продольной оси усиков; отростки обычно имеются на всех члениках жгутика, кроме дистального, но на первом и предвершинном члениках их часто меньше и они короче, чем на остальных.

На каждом членике жгутика, начиная со 2-го и по 9-й—10-й включительно, может быть 2—4 отростка. Если их 2, то они расположены по одному в проксимальной и дистальной частях членика (*Dictenidia*; рис. 6, 1). Если отростков 3, то в проксимальной части членика их пара, а в дистальной — один (*Tanyptera*; рис. 6, 2). При наличии 4 выступов они сгруппированы в две пары: проксимальную и дистальную (*Pselliophora*, *Phoroctenia*). Обе пары отростков могут быть более или менее одинаковой длины (*Pselliophora*, *Phoroctenia*; рис. 6, 3) или же проксимальная длиннее дистальной (*Stenophora*; рис. 6, 4).

Гребенчатые усики *Stenophorinae* не имеют розеток жестких щетинок при основании члеников жгутика. Жесткие щетинки разбросаны на них беспорядочно по всей поверхности жгутика. Кроме того, по 3 жесткие щетинки обычно имеется на каждом проксимальном отростке отдельных члеников жгутика, тогда как на дистальных отростках их нет. Это дает повод рассматривать отростки жгутика гребенчатоусых как разрастание базальных и дистальных утолщений члеников жгутика, из которых первые, как отмечалось выше, у большинства долгоножек снабжены розетками жестких щетинок, тогда как вторые чаще голые.

У *Pselliophora* и некоторых других, более примитивных *Stenophorinae* отростки жгутика усиков довольно густо покрыты длинными, но тонкими шелковистыми волосками.

Ложногребенчатые усики, жгутик которых снабжен как боковыми отростками, так и розетками жестких щетинок, характерны для неотропических и австралийских *Plasiomyini* (роды *Plasiomyia* Skuse, *Ozodicera* Macq., *Pectinotipula* Al. и др.).

Своеобразные усики известны у самок некоторых *Stenophorinae* (рис. 6, 3, справа). Так, у *Phoroctenia* проксимальные членики жгутика массивные, неправильно чашевидные, а дистальные — необычайно узкие и длинные. Наоборот, у *Tanyptera* в проксимальной части жгутика членики удлиненные, выпяченные снизу, а в дистальной — короткие и толстые.

Дистальный членик усиков долгоножек по большей части микроскопический, в виде очень маленького, иногда едва заметного сосочка. Реже он хорошо развит и достигает трети или даже половины длины предвершинного членика (многие *Stenophorinae*, некоторые *Yamatotipula* из группы «*lateralis*», отдельные *Vestiplex*).

Как и у других насекомых, усики долгоножек выполняют в основном сенсорные, в частности осязательную и обонятельную функции. В связи с наличием во втором основном членике усиков так называемого «джонстонова органа» Чайлд допускает, что они могут быть также органом слуха. Последнее, однако, мало вероятно. С одной стороны, ампутация усиков не ослабляет реакции насекомых на звук (Lehr, 1914). С другой же стороны, перепоночка на границе второго и третьего члеников усиков, с которой дистально контактирует «джонстонов орган», имеет такую незначительную поверхность, что едва ли может служить резонатором звука (Slipka, 1952a).

Таксономическое значение имеют главным образом особенности хетотаксии усиков, которые специфичны не только для отдельных подродов, но в ряде случаев также и для более высоких систематических единиц родового и даже надродового ранга (например, для трибы *Mesgomastini*). Реже такую же роль играет строение члеников жгутика (например, в подсемействе *Stenophorinae* и трибе *Prionocerini*). Обычно же строение, а также число члеников усиков характерно лишь для отдельных видов долгоножек или для отдельных групп их в пределах родов и подродов.

Ротовые органы расположены на голове долгоножек перпендикулярно плоскости затылочного отверстия и параллельно продольной оси тела, т. е. прогнатно. Как и у других типулоидных, они лижущесосущего типа, но по сравнению с исходным панорпоидным типом еще сильнее редуцированы и упрощены.

Верхних челюстей (мандибул) у долгоножек вообще нет. Верхняя губа (лабрум), имеющая вид сравнительно слабо склеротизованного клиноподобного образования, хорошо развита. Она сочленена с вершиной рыльца посредством узкой светлой перепоночки, направлена косо вперед и вниз и обычно замаскирована носом. Поэтому при рассматривании рыльца сверху ее легче обнаружить у видов, не имеющих носа (рис. 3, *вг*). Нижняя надглоточная (эпифарингиальная) поверхность верхней губы непосредственно переходит в очень длинное, вы-

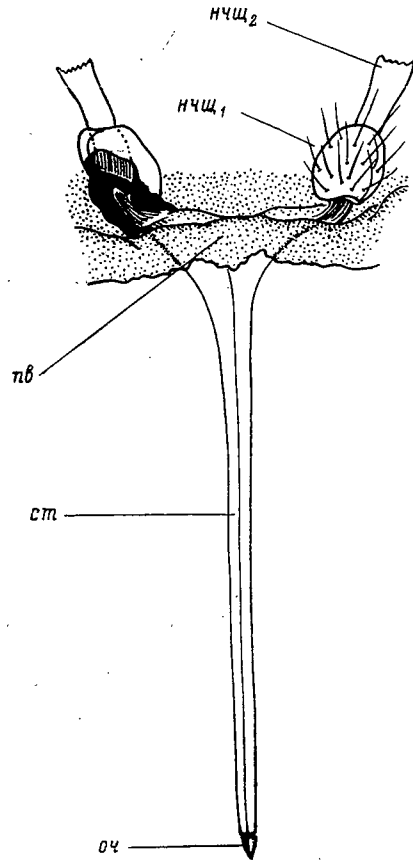


Рис. 8. Нижние челюсти долгоножки *Tipula (Lunatipula)* sp. По Рису и Феррису.

нчщ — нижнечелюстные щупики (1, 2 — первый и второй членики, остальные не изображены), *оч* — основные членики, *пв* — перепончатый воротничок, *ст* — стволник.

тянутое далеко назад и явственно склеротизованное трубчатое образование, которое почти достигает внутри головной капсулы затылочного отверстия (рис. 3, *гл*). Это глотка, в которой Петерсон (Peterson, 1916) различает две части: переднюю, или основную, и заднюю, или зобную. Первая из них расположена в рыльце, а вторая — в собственно головной капсуле. Фронтально нижняя стенка глотки вытянута в виде узкой пластинки (рис. 3, *пгл*) к оральной поверхности нижней губы и Петерсоном ошибочно принята за подглоточник, или гипофаринкс, которому она, однако, не гомологична (Rees, Ferris, 1939). При основании этой пластинки, служащей базальной частью нижней губы, в глотку впадает проток слюнных желез (рис. 3, *псж*).

По бокам верхней губы расположены две полуперепончатые пластинки, морфологическая природа которых еще не ясна. Гуин (Gouin, 1949; 1950) считает их частью надглоточника, а Рис и Феррис (Rees, Ferris, 1939) — верхнегубными лопастями.

Как и у всех типулоидных, нижние челюсти (максиллы) очень сильно уклоняются у долгоножек в сторону редукции от обычного для них типа (рис. 8). Основные членики имеют вид очень маленьких, трудно различимых, сросшихся друг с другом склеритов, расположенных под основанием рыльца (рис. 8, *оч*). Очень узкие и длинные стволники (рис. 8, *ст*), лежащие у лимонид

и цилиндротомид поверхностно на перепонке между разъединенными вентрально щечными склеритами, у долгоножек в связи с полным срастанием этих склеритов смещены внутрь рыльца и снаружи на большей части своего протяжения не видны. Срастание стволников, имеющее место в других семействах типулоидных лишь в проксимальной части нижних челюстей, у долгоножек наблюдается на всем их протяжении до вершины рыльца. Из полости последнего наружу выступает лишь вершина сросшихся стволников, которая вытянута с обеих сторон в две узкие плоские ветви наподобие буквы Т. Передний край этих ветвей оторочен узким полуперепончатым воротничком, а концы несут нижнечелюстные щупики (рис. 8, *пв*, *нчщ*).

Жевательные лопасти нижних челюстей у подавляющего большинства долгоножек целиком редуцированы, чем последние принципиально отличаются от цилиндротомид, имеющих, по Пеусу (Peus, 1952), по меньшей мере рудименты внутренних жевательных лопастей.²

Нормально развитые длинные нижнечелюстные щупики (максиллярные пальцы) хорошо видны на вершине рыльца (рис. 2, *нщ*). Вопреки укоренившейся в диптерологической литературе точке зрения (Kellog, 1899; Alexander, 1919a; Hendel, 1936—1937, и др.), они состоят не из 4, а из 5 члеников, так как проксимальный склерит их, который обычно принимают за щупальценосец (пальпигер), подвижно сочленен с нижними челюстями, а не представляет собою простое выпячивание их. Основной членик нижнечелюстных щупиков самый короткий, более или менее овальный или неправильно чашевидный (рис. 8, *нщ₁*); в длину он обычно лишь немного больше, чем в ширину. Следующие три членика удлиненные, бокаловидно расширенные к вершине (рис. 8, *нщ₂*); размер их обычно увеличивается от 2-го к 4-му. Вершинный членик щупиков хлыстовидный, необычайно длинный, у большинства долгоножек намного длиннее двух предыдущих вместе (рис. 2, *нщ*). Именно в связи с этим Остен-Сакен (Osten-Sacken, 1886, 1887) выделял долгоножек в особую группу «*Tipulini longipalpi*», противопоставляя ей «*Tipulini brevipalpi*», куда он относил остальных типулоидных, у которых вершинный членик нижнечелюстных щупиков обычно не длиннее или даже короче двух предыдущих, взятых вместе.

Все членики нижнечелюстных щупиков, кроме полуперепончатого вершинного, явственно склеротизованы и пигментированы. Поверхность их со щетинками двух типов: крупными макротрихиями гиподермального происхождения, сидящими на хорошо развитых кольцевых щетинконосных порках, и мелкими микрохетами кутикулярного происхождения, собранными по 5—8 штук в поперечные розетки; на вершинном членике микрохеты сидят на особых поперечных склеритах, которые имеют вид узких, слегка волнистых пигментированных пластинок, придающих поверхности членика гофрированный характер.

Нижняя губа (лабиум) у долгоножек тоже сильно модифицирована, упрощена и в связи со срастанием щечных склеритов на нижней стороне рыльца целиком смещена на его вершину, где вплотную примыкает к фронтальному выступу нижней стенки глотки (рис. 2, *нг*; 9). В целом она имеет вид крупного, в основном полуперепончатого поперечного образования, которое расположено между основаниями нижнечелюстных щупиков и всегда явственно выпячено вперед рыльца (рис. 3, *нг*). Ее поверхность спереди с довольно широкой и глубокой выемкой, которая делит ее на две крупные более или менее овальные доли (лабеллулы), способные загигаться вверх, почти соприкасаясь при этом наподобие створок раковины двухстворчатых моллюсков. Обычно выемка между лабеллулами достигает трети (многие *Tipula*, *Holorusia* Lw.), реже — половины их длины (некоторые *Prionocera*).

На вентральной стороне нижней губы при ее основании медиально расположен небольшой удлиненно-прямоугольный склерит (рис. 9, *пнб*), который разделен вдоль середины швом; задняя часть его служит местом прикрепления ниж-

² Некоторые старые авторы (Osten-Sacken, 1892; Kellog, 1889 и др.) ошибочно принимали за них утолщенный 4-членик нижнечелюстных щупиков.

негубных мышц, а весь он соответственно выполняет функцию нижнегубных аподем. К передним углам этого склерита примыкает еще по паре склеротизованных пластинок, из которых большая латеральная имеет U-образную (рис. 9, *щн*), а меньшая мезальная — неправильно треугольную форму (рис. 9, *тс*); первая лежит на перепонке изолированно, а вторая сочленяется фронтально с крупным Y-образным склеритом, служащим опорой для полуперепончатых нижнегубных долей (лабеллумов) (рис. 9, *нгш₁*).

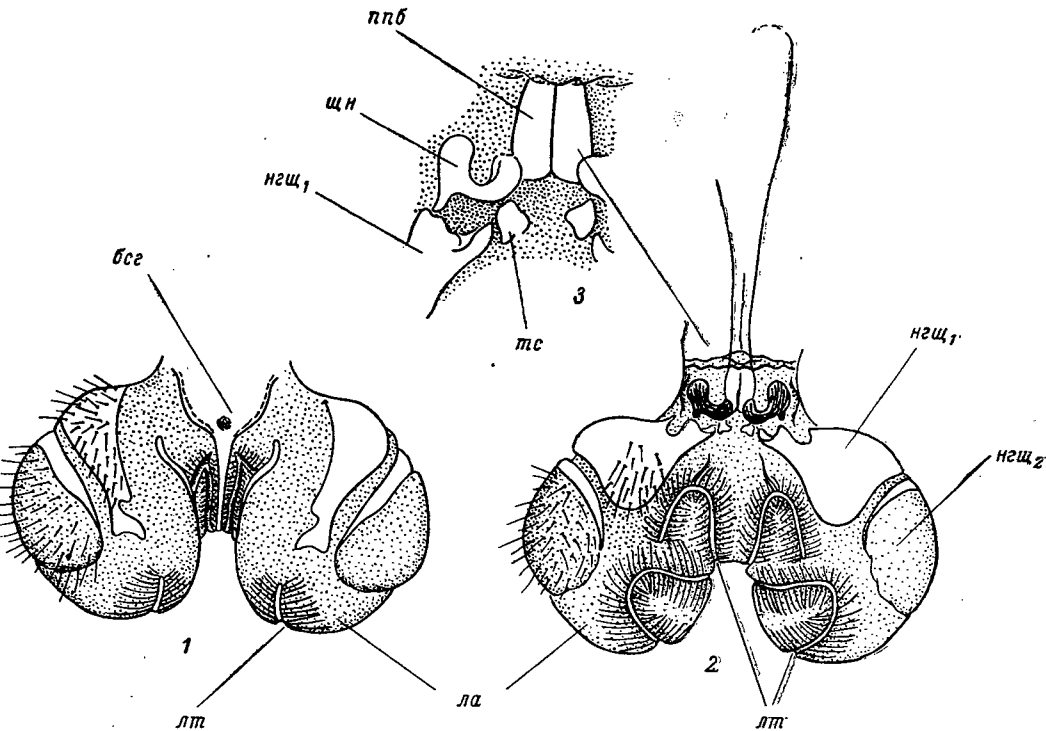


Рис. 9. Нижняя губа долгоножки *Tipula (Lunatipula) sp.* По Рису и Феррису.

1 — вид спереди, или сверху, 2 — вид сзади, или снизу, 3 — проксимальные склериты снизу. бсг — брюшная стенка глотки, ла — лабеллумы (доли нижней губы), лт — ложные трахеи, нгш₁ — 1-й членок нижнегубных щупиков (Y-образный склерит, или фурка), нгш₂ — 2-й членок нижнегубных щупиков, ппб — предподбородок (основной склерит, или тека), тс — треугольный склерит (склерит сигма), щн — щупальце-носец (V-образный склерит, или склерит каппа).

Дорсально в основание нижней губы вклинивается вершина глотки (рис. 9, бсг), впереди которой на дне вершинной выемки, разделяющей лабеллумы, расположена пара маленьких полуперепончатых образований приблизительно ланцетовидной формы.

Гомологизация отдельных частей нижней губы долгоножек связана с большими трудностями и не может считаться окончательно завершенной. Рис и Феррис (Rees, Ferris, 1939) считают, что нижняя губа вообще лишена подбородка и рассматривают склерит, лежащий медиально при ее основании, как предподбородок, или приментум (рис. 9, *ппб*). Согласно этим авторам, U-образные склериты (рис. 9, *щн*) — это щупальценосцы, или пальстиеры, а расположенные впереди их лабеллумы — соответственно очень гипертрофированные, пузыревидно вздутые нижнегубные щупики (лабиальные пальпы), склеротизованная боковая часть которых явственно дифференцирована на два крупных членика (рис. 9, *нгш_{1,2}*); поперечно-ребристая мезальная часть щупиков модифицирована в ложные трахеи (рис. 9, *лт*), характерные для нижней губы многих высших двукрылых, но имеющиеся уже также у некоторых Месоптерга.

Более дифференцированно рассматривает строение нижней губы долгоножек Петерсон (Peterson, 1916), а вслед за ним — для комаров-цилиндридомид — и

Пеус (Peus, 1952). Обе полуперепончатые доли ее Петерсон считает параглоссами (рис. 9, *ла*), а в совокупности, следовательно, смещенным фронтально подбородком, или ментумом, сросшимся латерально с Y-образными склеритами, которые гомологичны двухчлениковым нижнегубным щупикам. Соответственно с его формой каждый Y-образный склерит рассматривается как опорная вилка, или фурка (рис. 9, *нгш*), отдельные части которой обозначаются: непарный стелек — как фурка I, а дорзальная и вентральная ветви — соответственно как фурка II и III. Небольшие уплощенные ланцетовидные образования между параглоссами, лежащие впереди фронтального выступа глотки (Пеус считает его подглоточником) гомологичны глоссам. Непарный медиальный склерит при основании нижней губы — это предподбородок, или тека (рис. 9, *ппб*), парные неправильно треугольные пластинки у передних углов теки — склериты сигма (рис. 9, *тс*) и расположенные латеральнее их более крупные U-образные пластинки — склериты каппа (рис. 9, *щн*), имеющиеся у долгоножек, но отсутствующие у лимонид и цилиндротомид.

Петерсон, таким образом, значительно усложняет схему строения нижней губы по сравнению с Рисом и Феррисом. Его толкование является, однако, во всех отношениях более приемлемым, так как сравнительно сложная дифференцировка лабеллумов на отдельные структурные элементы не может быть удовлетворительно объяснена ни с морфологической, ни с функциональной точки зрения, если считать, что они являются гомологами одних лишь нижнегубных щупиков, образовавшимися путем гипертрофического разрастания, сильной мембранизации и дополнительного расчленения последних.

Строением верхней губы и нижних челюстей ротовой аппарат долгоножек довольно близок ротовому аппарату анцестрального панорпоидного типа, хотя и уклоняется от него в сторону вторичного упрощения, строением же нижней губы он как бы предваряет типичный лижущий ротовой аппарат высших короткоусых двукрылых, будучи, возможно, гомологичен оральному диску последних.

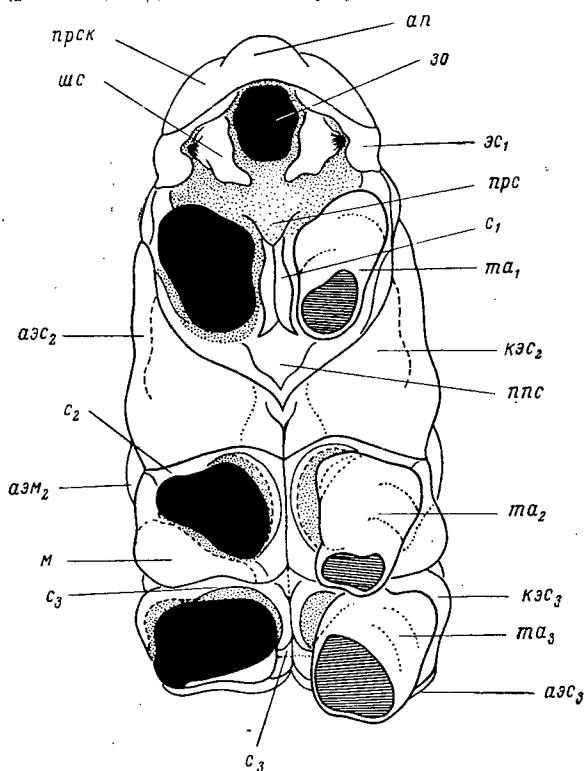
Все особенности строения ротового аппарата сохраняют удивительное постоянство во всех систематических группах долгоножек, в которых он исследован. Если в нем и имеют место отдельные отклонения от основного типа, то лишь такие незначительные, что использование их в таксономических целях нецелесообразно.

Шея, посредством которой голова соединяется с грудным отделом, имеет у долгоножек более или менее цилиндрическую форму (рис. 10, *ш*). Она представляет собою в основном мягкое и довольно короткое полуперепончатое образование, которое обычно заметно лишь сбоку, а сверху частично прикрыто затылочным выступом, частично же втянуто в виде складки под переднеспинку. Поперечник ее явственно меньше поперечника головы и тем более груди. По бокам шеи с каждой стороны расположено по два шейных (цервикальных) склерита. Более крупный задний из них имеет неправильно прямоугольную (рис. 10, *шс₂*), меньший передний — тупоклиновидную форму (рис. 10, *шс₁*). Размеры и взаиморасположение обоих склеритов более или менее постоянны во всех систематических группах семейства. От нижнего переднего угла заднего шейного склерита вперед ответвляется стройный склеротизованный стерженец (рис. 10, *ш*), который, возможно, является рудиментом третьего шейного склерита, имеющегося, например, в панорпоидном комплексе насекомых у чешуекрылых; Кремптон (Crampton, 1942) называет этот стерженец цефалигером.

С головой шейный отдел сочленяется посредством сочленовной ямки на переднем шейном склерите, в которую вклинивается затылочный сочленовный бугорок головной капсулы, а с грудью — посредством сочленовного бугорка на заднем шейном склерите, вклинивающегося в соответствующую сочленовную ямку на переднегрудном эпистернуме.

Из всех долгоножек шея, по-видимому, наиболее развита у тропических *Brachy pretna* O.-S. По сравнению с высшими двукрылыми шейная мускулатура у долгоножек развита слабо (Mickoleit, 1962).

Спинка среднегруди (мезонотум) явственно разделена поперечными швами на четыре склерита, лежащие метамерно один за другим. Самый передний склерит называется предщитом, или прескутумом (рис. 10, 11, *прск*); задней границей его служит V-образный поперечный шов, начинающийся по бокам среднеспинки немного фронтальнее оснований крыльев и направленный острием назад (рис. 10, 11, *V*); позади V-образного шва расположен щит, или скутум (рис. 10, *ск*), а за ним, будучи отделены от него и друг от друга более прямыми



поперечными швами, следуют щиток, или скутеллум (рис. 10, 11, *скл*), и зашит, или постскутум, известный в американской литературе также под названием медиотергита (рис. 10, 11, *пск*).

Прескутум значительно крупнее всех остальных тергалных склеритов среднеспинки. Спереди он сужен и закруглен, а по бокам снабжен двумя косыми вдавлениями, носящими название ложных прескутальных швов (рис. 10, *лш*). Дорсально последние заканчиваются небольшими ямками, которые

Рис. 12. Грудной отдел долгоножки *Tirula (Lunatirula)* sp. снизу (правые ноги удалены целиком, левые — начиная с вертлугов). По Риссу и Феррису, с изменениями.

пс — постстернум переднегруди, *прс* — постстернум переднегруди, *с*₁, *с*₂, *с*₃ — соответственно стерниты передне-, средне- и заднегруди. Остальные обозначения как на рис. 2, 10, 11.

называются ложношовными (рис. 11, *лшя*). Боковые участки прескутума впереди ложношовных ямок называются плечевыми, или гумеральными, но явственно выраженных плеч не образуют. Бока прескутума покатые, слегка волнистые, боковые края ограничены в задней половине своей длины двумя очень узкими волнистыми склеритами, которые Эдвардс (Edwards, 1938) предложил называть паратергитами (рис. 10, 11, *пт*).

Скутум — второй по величине склерит среднеспинки. Он более или менее прямоугольный, спереди с глубокой и широкой V-образной выемкой, в которую вклинивается выдающаяся назад соответственно конфигурации V-образного шва базальная часть прескутума. Диск скутума разделен вдоль середины нерезко выраженным, а иногда лишь намеченным швом на две равновеликие части, называемые скутальными долями (рис. 11, *дск*).

В отличие от скутума скутеллум у сравнительно плохо летающих долгоножек меньше всех других тергалных склеритов среднегруди. Выпуклый диск его обычно почти вдвое уже скутума, передний край по бокам с парой ямок, покатые бока каждый с очень крупным косым вдавлением в виде неправильного овала, которое Лакшевиц (Lackschewitz, 1933) называет преурофрагмитом (рис. 11, *пуф*). Спереди и сзади эти вдавления ограничены выпуклыми, но узкими скутеллярными валиками, или ребрами, сходящими латерально на нет (рис. 11, *пв*, *зв*).

Постскутум по размеру обычно меньше скутума и крупнее скутеллума. Форма его более или менее прямоугольная, передний край почти прямой.

задний широко закруглен. Диск постскутума выпуклый, вершина — покатая к основанию брюшка. Топографически замыкая сзади среднеспинку, он является ее каудальной покатой частью, лежащей несколько ниже общего уровня других мезоскутальных склеритов.

В области прескутума и передней части скутума между спинкой и бочками среднегруди расположено более мягкое, полуперепончатое поле удлиненно-клиновидной формы, упирающееся сзади тупо заостренной вершиной в основания крыльев. Это так называемая спиннобоковая перепонка (дорсоплевральная мембрана). У самого переднего края ее, граничащего с переднегрудным эпистернумом, расположено 1-е (среднегрудное) дыхальце (рис. 10, *д1*).

Бочки среднегруди (мезоплевры) очень крупные, с хорошо выраженным мезоплевральным швом, который, начинаясь сверху немного впереди оснований крыльев как боковое продолжение V-образного шва, тянется косо вниз и назад к сочленовным мышцелкам тазиков средних ног (рис. 10, *пт2*). Впереди мезоплеврального шва находится мезоплевральный эпистерн, а позади — соответствующий эпимер. Оба склерита имеют вид косых, более или менее прямоугольных пластинок, из которых передняя всегда крупнее задней. По большей части нерезко выраженное косое вдавление делит мезоплевры на ан- и катэпистерны, которые иногда называют еще птеро- и стерноплеврами (рис. 10, *азс2*, *кзс2*), а эпимеры соответственно на ан- и катэпимеры (рис. 10, *азм2*, *кэм2*). Последние обычно значительно меньше и менее явственно обособлены, чем ан- и катэпистерны.

Дорсально к мезоэпистернам примыкает небольшой неправильно треугольный склерит, упирающийся тупо заостренной вершиной спереди в основания крыльев (рис. 10, *тз*), а к мезоэпимерам — второй склерит в виде узкой поперечной скобочки, ограничивающей основания крыльев снизу (рис. 10, *са*). Первый из этих склеритов называется основным крыловым, или базаллярным (иначе — тегула), второй — подкрыловым, или субаллярным.

К мезоплеврам относится также крупный более или менее прямоугольный склерит, лежащий косо между основаниями жужжалец и боковым краем скутеллума. Это спиннобоковой склерит (плевротергит), называемый иногда еще латеротергитом (Rees, Ferris, 1939). Верхняя (передняя) его половина, или анатергит, более или менее плоская, нижняя (задняя), или кататергит, лишь редко уплощена (*Bellardina*), обычно же вздута в виде косой неправильно овальной площадки (рис. 10, *пнм*, *знм*).

В связи с криптостернией, характерной для всех семейств типулоидных, среднегрудка (мезостернум) у долгоножек в основном утратила свою первоначальную дифференцировку и почти полностью вытеснена с вентральной поверхности груди соответствующими плевральными элементами. Так, среднегрудные катэпистерны, разрастаясь вентрально и смыкаясь тут друг с другом по средней линии, образуют на среднегруди широкий пояс между передними и средними ногами (рис. 12, *кзс2*); задние нижние углы среднегрудных катэпистернов вентрально вытянуты в узкие пластинки, которые охватывают спереди основания средних тазиков, а далее, загибаясь назад, тянутся в виде довольно широких полулунных пластинок вдоль мезального края средних тазиков, смыкаясь тут с аналогичными узкими выступами мезоплевральных катэпимеров, замыкающими средние тазики сзади. Таким образом, последние оказываются как бы замкнутыми плевральным кольцом, переднюю часть которого Рис и Феррис (Rees, Ferris, 1939) называют предтазиковой, или прекоксальной, а заднюю соответственно затазиковой, или посткоксальной (рис. 10, *зтс*). Первая всегда хорошо видна снаружи, вторая же скрыта в полуперепончатой складке между меронами и задними тазиками.

Рудиментом истинного мезостернума, возможно, является лишь небольшой неправильно ромбический склерит, который лежит между меронами несколько каудальнее средних тазиков, непосредственно не ограничивая тазиковых впадин. Подобно простернуму он разделен продольным срединным швом на две доли, которые желобовидно приподняты вверх.

Как и у всех двукрылых, заднегрудной (метаторакальный) сегмент развит у долгоножек слабо, что является следствием превращения второй пары крыльев в жужжальца и связанной с этим редукции крыловых мышц внутри заднегруды.

Заднеспинка (метанотум) имеет вид очень узкой поперечной пластинки, лежащей дорсальнее оснований жужжалец между постскутумом и основанием брюшка (рис. 10, *зсп*). Она склеротизована слабее других грудных тергитов, обычно замаскирована нависающей сверху вершиной постскутума и поэтому часто почти или совсем незаметна снаружи. Лучше развиты плевры заднегруды, которые хотя и значительно меньше среднегрудных, но в целом повторяют общий план строения последних. На заднегрудных плеврах также имеется явственный косой метаплевральный шов (рис. 10, *пт₃*), который делит их на метэпистерн и метэпимер. Поверхность эпистернов тоже дифференцирована на ан- (рис. 10, *ас₃*) и катэпистерн (рис. 10, *кэс₃*), но эпимеры сильно редуцированы и имеют вид очень узких косых пластинок, лишенных следов какой-либо дифференциации на отдельные склериты (рис. 10, *эм₃*).

Вершины метаплевральных анэпистернов несут жужжальца (рис. 10, 11, *ж*), несколько вентральнее оснований которых, на границе с мезоплевральными эпимерами, расположена вторая (заднегрудная) пара грудных дыхалец (рис. 10, *д₂*).

По аналогии с мезоплевами метаплевральные эпистерны вытянуты вниз в узкие предтазиковые (рис. 10, *птс₃*), а метаплевральные эпимеры — в еще более узкие затазиковые пластинки. Первые, охватывая задние тазики спереди и мезально, достигают вентральных мышечелков последних; вторые охватывают тазики только сзади, не смыкаясь вершинами с предтазиковыми пластинками и оставшая в связи с этим между тазиками свободный промежуток, который заполняет очень маленькая заднегрудка (метастернум), разделенная, как обычно, продольным швом на две доли. Граница между заднегрудкой и затазиковыми пластинками в одних случаях выражена хорошо, в других — сглажена или вовсе редуцирована.

Приведенная выше схема строения грудного отдела долгоножек, разработанная Рисом и Феррисом (Rees, Ferris, 1939) на примере неарктического *Tipula (Lunatipula) reesi* Al., повторяется у всех исследованных нами видов семейства.

Несколько иную схему строения средне- и заднегруды типулоидных предтазиков Гейдель (Hendel, 1928) и Рубцов (1953). Судя по рисункам в их работах, эти авторы считают пред- и затазиковые пластинки не плевральными, а стернальными элементами и различают в каждой из них по нескольку склеритов, которые они называют соответственно стернальными и постстернальными. Так, по Гейделю и Рубцову, часть среднегрудных предтазиковых пластинок, расположенная между средними тазиками, является среднегрудным постстернумом, а аналогичная часть заднегрудных предтазиковых пластинок — метастернумом. Число стернальных швов на рисунках в работах Гейделя и Рубцова, однако, значительно больше того, которое фактически имеется на вентральной стороне грудного отдела долгоножек. Поэтому, очевидно, нет достаточных оснований рассматривать вентральные части пред- и затазиковых пластинок, входящих в состав плевры, в качестве дифференцированных стернальных склеритов, которые у типулоидных редуцированы и смещены внутрь грудной полости.

Необычайного развития грудной отдел достигает у ориентальных *Stegagnotus*. Грудь последних вытянута спереди в крупный конусовидный выступ, который нависает над головой, далеко выступая за ее передний край; в связи с этим кажется, что голова как бы смещена на нижнюю сторону туловища и расположена под передней третью прескутума (Enderlein, 1912).

Недоразвитие грудного отдела наблюдается у долгоножек, имеющих редуцированные крылья (*T. gimmerthali* Lack, *T. aptera* Lack. и др.), и выражается обычно в сглаживании V-образного шва и частичном слиянии отдельных среднегрудных склеритов в слабо дифференцированную грудную капсулу (Савченко, 19556).

Грудные дыхальца, или стигмы (рис. 13), крупные, в виде расширенной в нижней части вертикальной щели, которая ограничена неправильно овальной рамкой, или перитремой, состоящей из двух более или менее веретеновидных, вывороченных наружу створок; наружная щель ведет в преддверие, или атриум дыхальца, имеющее вид довольно глубокой ямки, на дне которой находится более темная пигментированная округлая пробочка.

Элементы окраски образуют на грудном отделе долгоножек определенный рисунок, подчиненный общим для всего семейства или для отдельных групп его закономерностям.

Переднеспинка обычно окрашена светлее проплевры, а средне-спинка, за исключением скутеллума, — темнее мезоплевры, причем мезэпистерны в свою очередь часто темнее мезэпимеров и особенно боков заднегруды.

Диск переднеспинки нередко с темной срединной линией, а прескутум с несколькими темными продольными полосами. По количеству и окраске этих полос рисунок прескутума может быть отнесен к двум основным типам: типулидному, характерному для боль-

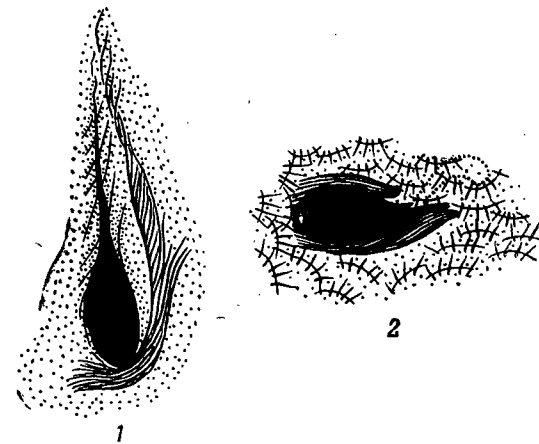


Рис. 13. Дыхальца долгоножки *Tipula (Lunatipula)* sp. По Рису и Феррису.

1 — среднегрудное, 2 — первое брюшное.

шинства палеарктических *Tipulinae*, кроме рода *Nephrotoma* Mg., и нефротомному, характерному для названного рода и всех *Stenophorinae*.

На прескутуме типулоидного типа (рис. 14, 1, 2) обычно имеются две пары темных продольных полос: внутренняя, расположенная на диске склерита, и внешняя, расположенная на его покатых боках. Более длинные внутренние прескутальные полосы лишь немного не достигают, а иногда даже достигают переднего края прескутума; более короткие внешние полосы обычно не выступают спереди за уровень ложношовных ямок. Основания внутренних полос нередко сужены, а вершины расширены, благодаря чему эти полосы приобретают клиновидную форму; реже на вершине они раздвоены (некоторые *Savtshenkia* Mnnhs.). Внешние полосы обычно более или менее овальные.

Поверхность прескутальных полос типулоидного типа более или менее матовая, реже слабоблестящая (*Dendrotipula*, некоторые *Lunatipula*) и лишь как исключение лаковая (*Tipula zimini* Sav.). Края их в некоторых группах долгоножек могут быть с темными каемками (многие *Yamatotipula*, большинство *Bellardina* и *Vestiplex*; рис. 14, 2); иногда темные краевые каемки внутренних полос мезально сливаются, образуя одну темную срединную линию, в связи с чем кажется, что на прескутуме всего одна внутренняя полоса.

Между продольными полосами обычно имеются более или менее явственные просветы основного фона прескутума, носящие название прескутальных промежутков. На прескутуме с рисунком типулоидного типа обычно имеется три таких промежутка: один внутренний, разделяющий внутренние, и два внешних, отделяющих внешние прескутальные полосы от внутренних. Иногда во внешних промежутках могут быть еще дополнительные изолированные темные линии и пятна (*Bellardina*, *Nippotipula*).

Вариантом типулоидного рисунка прескутума является ореомизный рисунок, свойственный большинству *Oreomyza* и некоторым *Lunatipula*. В этом случае внутренние прескутальные полосы слиты основаниями, а в просвете между ними.

имеется темная срединная линия, благодаря чему на прескутуме образуется характерный рисунок в виде трезубца.

При типулидном и ореомизном рисунках плевры обычно более или менее одноцветные. Реже они в верхней части с бархатисто-бурой или черной продольной полосой, которая тянется под основания крыльев (многие *Stena-*

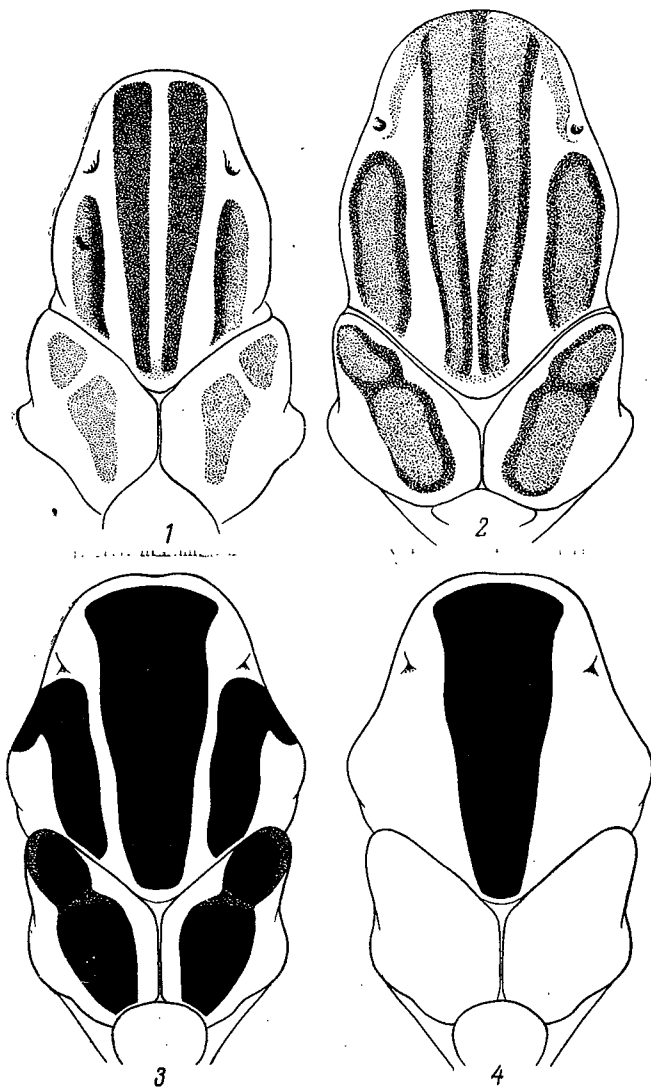


Рис. 14. Основные типы рисунка прескутума долгоножек.

1, 2 — типулидный, 3, 4 — нефротомный. 1 — *Tipula (Pterelachisus) variipennis* Mg., 2 — *T. (Vestiplex) scripta* Mg., 3 — *Nephrotoma scalaris bispinosa* Al., 4 — *Tanyptera (s. str.) atrata unilineata* Al.

rosceles End., *Nippotipula* Mats., *Savtshenkia* Mnnhs. и *Vestiplex* Bezzi из группы «scripta»). Иногда темная плевральная полоса редуцирована и разорвана на отдельные изолированные пятна.

На прескутуме с рисунком нефротомного типа (рис. 14, 3, 4) обычно всего три темные продольные полосы: одна внутренняя и две внешние. Поверхность их, за очень редкими исключениями, лаково-блестящая, окраска черная, бурая или коричневая, края нередко с матовыми бархатистыми каемками; иногда такая же линия тянется вдоль середины внутренней полосы (*Nephrotoma flammeola* Al. и некоторые др.). Очень редко внутренняя прескутальная полоса

в дистальной части или на всем ее протяжении разделена светлым промежутком основного фона (*N. quadristriata* Schum., некоторые *Pselliophora*). Очень часто темные прескутальные полосы нефротомного типа сливаются и, распространяясь на большую часть прескутума, вытесняют его основной фон до степени небольших светлых участков в области плеч и у V-образного шва (многие *Stenophorinae*, некоторые *Nephrotoma*). Может иметь место также процесс редукции рисунка, при котором явственной остается лишь внутренняя прескутальная полоса, а внешние становятся более светлыми и расплывчатыми либо вовсе исчезают (некоторые *Dictenidia* и *Tanyptera*).

У многих *Nephrotoma* внешние прескутальные полосы на переднем конце загнуты в виде крючка наружу и вниз (например, в группе «*scalaris*»; рис. 14, 3) или, если они прямые, то под вершинами их имеется по изолированному черному или бурому пятну (*N. aculeata* Lw.).

Плекры при нефротомном рисунке прескутума лишь редко одноцветные, обычно же пятнистые. Темными — лаково-черными, бурыми или коричневыми — в большинстве случаев бывают нижние части среднегрудных ан-и катэпистернов, шов между эпистернами и эпимерами, участок метаплевров позади плевротергитов и нижняя часть меронов; иногда плевротергиты окаймлены темным со всех сторон, кроме нижней.

Вследствие полной редукции прескутальных полос, которая возможна как при типулидном, так и при нефротомном типе рисунка прескутума, последний может быть одноцветным (многие *Formotipula*, некоторые *Vestiplex*, *Nephrotoma* и *Pselliophora*).

Доли скутума почти во всех систематических группах долгоножек каждая с двумя крупными, часто сливающимися темными пятнами; окраска пятен соответствует окраске прескутальных полос. Если последние с краевыми каемками, то и скутальные пятна тоже обычно окаймлены. Скutelлум и постскутум часто с темной срединной полосой, которая каудально нередко распространяется на всю вершинную покатость постскутума; реже последний медиально широко светлый, а по бокам затемнен (некоторые *Ctenacrosceles* и *Nephrotoma*).

Хетотаксия грудного отдела отличается у долгоножек сравнительным однообразием. Щетинки обычно имеются на переднеспинке, кроме ее средней части, и на проплеврах во внешних промежутках прескутума, где они иногда расположены на темных щетинконосных порах (некоторые *Oreomyza* из группы «*trifasciata*» и «*flavocostalis*», некоторые *Pterelachisus* Rond. из группы «*mutila*»), на задних склеритах среднеспинки, а иногда и на заднегрудных катэпистернах. Реже опушены среднегрудные катэпистерны (*Stenophorinae*, некоторые *Pterelachisus* Rond., *Savtshenkia*, *Lunatipula* и *Ctenacrosceles*). Наибольшего развития волосяной покров груди достигает у многих *Prionocera* и *Arctotipula* Al., а также у некоторых специализованных *Vestiplex*.

Ввиду большой стабильности особенности строения грудного отдела имеют у большинства долгоножек лишь очень ограниченное таксономическое значение. Наоборот, характер прескутального рисунка является важным таксономическим признаком, характерным не только для отдельных видов и родовых групп, но и для более высоких таксономических единиц долгоножек до триб и подсемейств включительно. Как диагностический признак преимущественно родового и видового ранга, используется также опушение мезоторакальных катэпистернов.

Ноги долгоножек ходильного типа. Как это видно уже из названия семейства, они очень длинные и тонкие. Самой длинной обычно бывает задняя пара ног; передняя пара у самцов *Tipula paludosa* Mg. длиннее средней, а у самок — наоборот (Bodenheimer, 1924a). Примерно такое же соотношение длины ног имеет место и у большинства других видов семейства.

Сравнительно более короткими и толстыми ногами характеризуются гребенчатогусые долгоножки (*Stenophorinae*), а также отдельные виды *Tipulinae*,

имеющие сильно укороченные или редуцированные крылья (некоторые *Pterelachisus* Rond., *Savtshenkia*, *Vestiplex*).

Как у живых, так и особенно у мертвых и высохших долгоножек ноги отличаются большой хрупкостью и легко отламываются даже при сравнительно осторожном прикосновении к ним. Местом отлома обычно служит сочленение

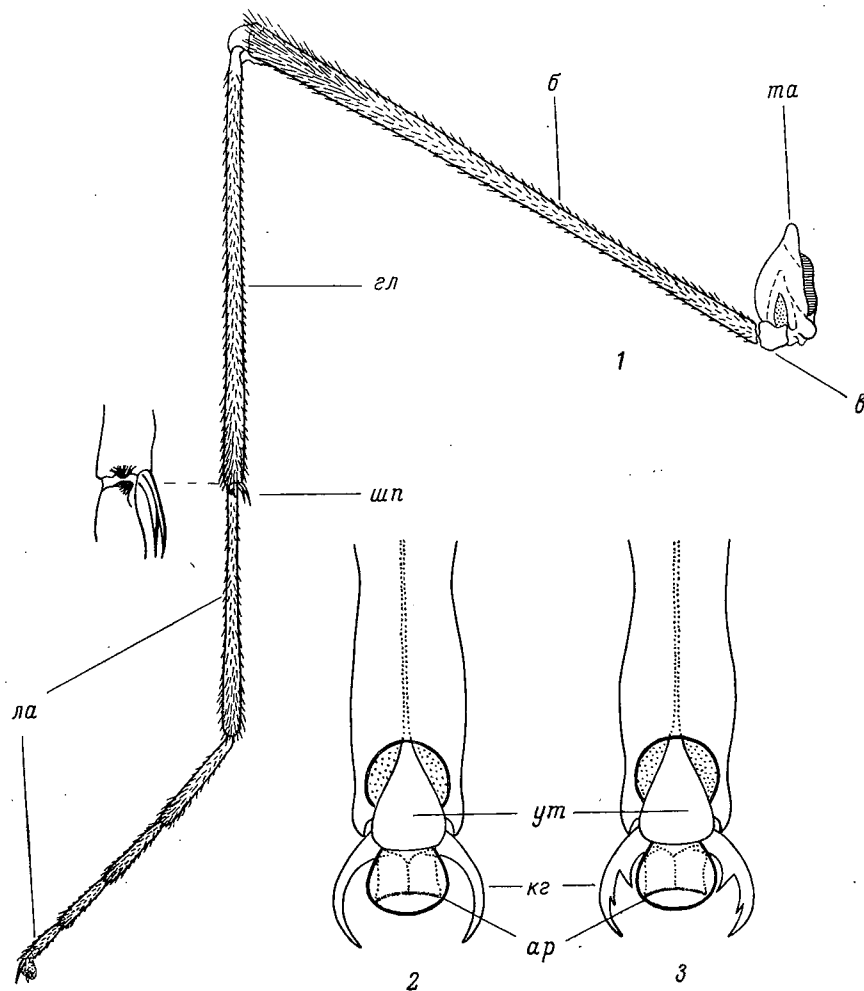


Рис. 15. Нога долгоножки из рода *Tipula* L. По Рису и Феррису, с изменениями.

1 — общий вид, 2 — верхний членик лапки самки снизу, 3 — то же самца. ар — аролиум, б — бедро, в — вертлуг, гл — голень, кг — коготки, ла — лапка, та — тазик, ут — унгуйтрактор, шп — шпоры.

вертлуга с бедром. Хрупкость ног является одной из причин, по которой долгоножек обычно собирают менее охотно, чем других, более «прочных» насекомых.

Каждая из трех пар ног долгоножек включает тазик, вертлуг, бедро, голень и лапку, которая состоит из нескольких члеников и снабжена на вершине коготками (рис. 15, 16).

Т а з и к и (жюксы) — один из двух самых коротких, но в то же время и самый массивный склерит ног (рис. 15, та). Форма их обычно неправильно цилиндрическая, а длина лишь в 2—2.5 раза больше поперечника; поверхность тазиков всегда в длинных волосках.

Самыми крупными обычно бывают задние тазики; соотношение размеров передних и средних тазиков может быть различным как у разных видов, так и у самцов и самок одного вида долгоножек.

Передние и средние тазики широко разобщены вклинивающимися между ними мезоторакальными катэпистернами; средние и задние тазики, наоборот, сильно сближены, так как между ними имеются лишь очень узкие полоски среднегрудных затазиковых и заднегрудных предтазиковых пластинок.

Основание каждого тазика снабжено латерально сочленовным бугорком (рис. 10, сб₁, 2, 3), посредством которого тазик сочленяется с грудным отделом. Передние тазики сочленены с нижним краем проплевр в месте стыка соответствующих катэпистернов с эпимерами, где также имеется плоский сочленовный бугорок, препятствующий смещению тазика в медиальном направлении. Средние тазики приречены к нижнему краю мезоплевр на стыке катэпистернов с катэпимерами, а задние — к нижнему краю метаплевральных эпимеров.

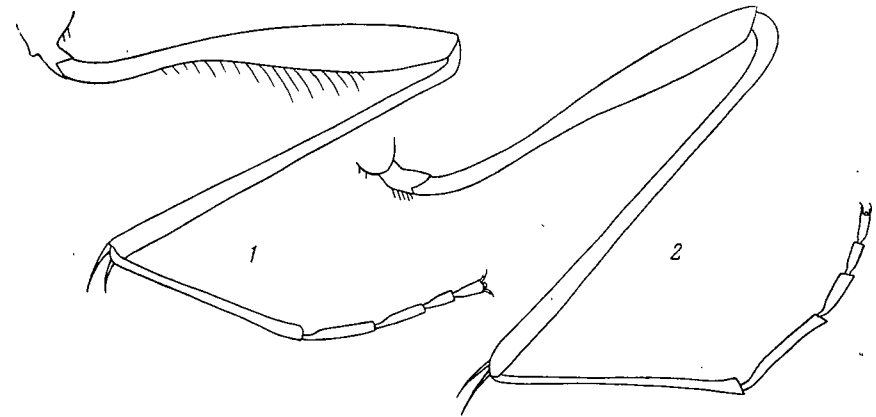


Рис. 16. Ноги долгоножек рода *Ctenophora* Mg. По Савченко, схематизированно.

1 — *C. (s. str.) flaveolineata* F., 2 — *C. (s. str.) pectinicornis* L.

Небольшие ржавые площадочки, расположенные мезально при основании всех тазиков, рассматриваются Рисом и Феррисом (Ress, Ferris, 1939) как остатки трохантин, подвергшихся у долгоножек далеко идущей редукции. На самом деле это, однако, не трохантины, а всего лишь участки чувствительных сенсорных волосков, регистрирующих, по-видимому, движения тазиков при трении последних о плеврокосальную перепонку (Mickoleit, 1962). Такие волосяные площадочки имеются на всех тазиках не только медиально, но и латерально близ сочленовных бугорков и каудально — у верхнего края тазиков. Трохантин у долгоножек вообще нет. Полулунные поперечные склериты на рисунке Рубцова (1953), которые этот автор считает трохантинами, являются морфологически не ими, а вентральной частью мезо- и метаплевральных катэпистернов.

На вершине тазика с крупной, неправильно клиновидной выемкой, про-свет которой затянут светлой перепонкой. Благодаря этим выемкам бедра могут подниматься вверх под острым углом к оси тазиков, почти вплотную прилегая к телу.

В отличие от передних и задних тазиков, средние тазики всегда с явственно обособленным, удлиненно-треугольным дополнительным склеритом, или мероном, лежащим позади них непосредственно под катэпимерами среднегруды. Будучи частью коксального склерита, мерон (рис. 10; 12, м), однако, обнаруживает тенденцию к отделению от него и топографически тяготеет больше к плевральным элементам груди, чем к ногам. Позади мерона расположен связанный с ним перепонкой узкий среднегрудной затазиковый склерит (рис. 10, змс₂).

В е р т л у г и (трохантеры), играющие роль сустава в отношении остальной части ног, еще меньше тазиков (рис. 15, в). Обычно они короткобокаловидные или неправильно чашевидные, немного длиннее или не длиннее своей на-

ибольшей ширины; поверхность их с довольно длинными волосками. Сочленение вертлугов с тазиками осуществляется при помощи пары сочленовных бугорков. Самыми крупными обычно бывают вертлуги передних ног.

Бедра (фемур) у долгоножек более или менее стержневидные, слегка утолщающиеся от основания к вершине (рис. 15, б); поверхность их в сравнительно коротких полуприлегающих щетинках, размеры которых в дистальной части склерита несколько увеличиваются. Длина бедер примерно от 6—8 до 10—12 раз превосходит их наибольшую ширину.

При самом основании бедер иногда бывает заметна нерезко выраженная поперечная перетяжка, в связи с чем создается впечатление наличия рудиментарного предбедренного склерита; кроме долгоножек это отмечено и у комаров-цилиндротомид (Peus, 1952). Вентрально основания бедер с такой же темнопигментированной склеротизованной дужкой, заканчивающейся латерально двумя сочленовными бугорками, как и вершины вертлугов. Посредством этих образований бедра сочленяются с вертлугами таким образом, что сочленовные бугорки первых дорсально опираются на сочленовные бугорки вторых.

Вершины бедер вентрально с удлинено-сердцевидной выемкой, затянутой белесоватой перепонкой. Последняя выполняет такую же функцию, как и аналогичное образование на вершине тазиков: обеспечивает возможность смякания бедра с голенью при сгибании ноги.

У некоторых гребенчатых долгоножек бедра самцов впереди середины длины очень сильно, почти зубцевидно расширены, а по нижнему краю нередко несут бахромку длинных, свободно свисающих шелковистых волосков (некоторые *Stenophora*; рис. 16, 1). В других группах вершины бедер могут быть вооружены гребнем довольно крупных ктенидий (*Ctenacroscelis*, некоторые *Acutipula*).

Голе́ни (тибии) долгоножек в целом повторяют форму бедер, но несколько тоньше и длиннее их (рис. 15, гл). Иногда они очень сильно, почти булавовидно утолщены на вершине (*Ctenacroscelis clavipes* Edw.). Опущение голени состоит из сравнительно коротких, полуприлегающих щетинок, но может быть и косматым, состоящим из жестких оттопыренных щетинок (самки *Tipula hirsutipes* Lack., некоторые *Vestiplex*).

На вершине голени обычно несут латероventрально шпоры, имеющие вид острых прямых шипов (рис. 15, шп), реже — слегка изогнутых. В типичном случае на передних голених бывает по одной, а на средних и задних — по две шпоры; иногда средние голени только с одной шпорой. Как исключение, на передних, а у отдельных видов также и на средних голених шпор может вовсе не быть (*Indotipula*). Максимального развития шпоры достигают у *Stenophorinae*; у многих *Dolichopezinae* они, наоборот, сильно редуцированы, не длиннее или едва длиннее, чем наибольший поперечник голени, и почти незаметны среди окружающих их щетинок. Совсем нет шпор на голених тропических *Ptilogyne* Westw.

Поскольку у скорпионниц, являющихся предками длинноусых двукрылых, на передних голених по две шпоры, этот признак следует считать примитивным. Долгоножки, таким образом, довольно далеко уклоняются от предковых форм в сторону специализации ног, достигающей наиболее высокой степени у форм, голени которых вообще лишены шпор.⁴

В большинстве случаев на средних и задних голених шпоры в каждой паре более или менее одинакового размера, реже одна из них крупнее другой (*Dictenidia*).

В диагностических целях количество шпор на ногах долгоножек обычно выражается формулой. Например, для *Tipula oleracea* L. формула шпор 1—2—2.

⁴ Среди современных видов долгоножек, по-видимому, нет таких, которые имели бы на передних голених по две шпоры. Указания Эдвардса (Edwards, 1928) на наличие двух шпор на передних голених *Tipula carinifrons* Holm. основано, очевидно, на исследовании аномального экземпляра этого вида, так как обычно передние голени его несут только по одной шпоре.

Это значит, что у него на передних голених по одной, а на средних и задних по две шпоры. Формула шпор 0—1—2, свойственная *Indotipula aymata* Al., показывает, что у этого вида передние голени без шпор, средние — только с одной шпорой, а задние — с двумя шпорами.

Лапки (тарзусы) — самая длинная часть ног долгоножек (рис. 15, ла). В большинстве систематических групп семейства они обычно явственно длиннее, и лишь у *Stenophorinae* короче голени (Osten-Sacken, 1886). Особенно длинными нитевидными лапками характеризуются многие *Dolichopezini*, а также некоторые *Tipulinae*, например эфиопские *Xenotipula* Al., у которых лапки примерно втрое длиннее, чем бедра и голени, взятые вместе.

В лапках долгоножек в целом без существенных изменений воспроизводится общий план строения, свойственный более архаичским панорпоидам. Как и у всех типулоидных, они, как правило, состоят из пяти члеников, покрытых довольно длинными щетинками, и несут на вершине коготки; основной членик называется базитарзусом, а вершинный — диститарзусом (Crampton, 1942); кроме того, для этих двух члеников в литературе употребляются и другие названия: для основного — метатарзус (Alexander, 1919a), а для вершинного — претатарзус (Hasken, 1939; Peus, 1952).

Основной членик лапок всегда самый длинный. У палеарктических *Dolichopezini* он обычно значительно длиннее, а у большинства *Tipulini* и *Stenophorini* соответственно или немного длиннее, или короче голени. Длина следующих члеников постепенно уменьшается; вершинный членик у долгоножек чаще короче предвершинного, реже равен ему по длине; по сравнению с другими члениками он обычно слегка расширен и явственно уплощен, а на вершине вытянут латерально в пару зубцевидных выступов, которые слегка загнуты внутрь.

Четыре проксимальных членика лапок снизу при основании с маленькой выемочкой, затянутой светлой перепонкой. На подошве вершинного членика затянутые перепонкой выемки имеются и проксимально, и дистально; проксимальная выемка позволяет вершинному членнику подгибаться под предвершинный, почти вплотную прилегая к нему, а дистальная служит как бы суставом для причленения коготков. Заполняющая ее перепонка пузыревидно вздута и несет на своей поверхности слегка склеротизованную округло-треугольную пластинку, или унгвитрактор (рис. 15, ут); к расширенной вершине последней примыкает пара коготков, а к суженному и вклинивающемуся под перепонку основанию — узкий мышечный тяж, сокращение которого обуславливает втягивание унгвитракторной пластинки, а в связи с этим и перемещение коготков в вентральном направлении; на просветленных препаратах можно увидеть, что этот тяж тянется внутри члеников лапок до самого основания последних.

Серповидно изогнутые коготки (унгвикули) немного сближены расширенными основаниями и дивергируют заостренными вершинами (рис. 15, кг); при основании они довольно часто вооружены более или менее крупным зубцом или шипом, реже ближе к середине длины коготков бывает еще и второй дополнительный зубчик. По сравнению с лимонидами, с одной стороны, и скорпионовыми мухами — с другой, коготки которых нередко зазубрены или вооружены каждым несколькими шипами, строение коготков у долгоножек заметно (по-видимому, вторично) упрощено.

Размеры коготков в различных систематических группах семейства широко варьируют. Обычно длина их явственно превышает наибольший поперечник вершинного членика лапки (большинство *Tipulinae* и *Stenophorinae*), реже равна ему или даже короче его (некоторые *Dolichopezini*).

Между основаниями коготков расположена полуперепончатая поперечная пластинка, или аролиум (рис. 15, ар); вентрально она уплощена, а дорсально — крышевидно приподнята вдоль середины и слегка склеротизована. Эдвардс (Edwards, 1938) принимает эту пластинку за эмподий, который, однако, представляет собою непарный стержневидный выступ унгвитрактора и у долгоножек, по-видимому, отсутствует. Аролиум на вершине мелко раздвоен или ши-

роко закруглен. В отличие от цилиндротомид, у долгоножек он никогда не достигает вершин коготков.

С унгвитрактором коготки и аролиум соединены посредством двух латеральных, слегка изогнутых, узких склеритов, носящих название вспомогательных пластинок.

Основание лапок сочленено с голеними так же, как последние с бедрами. Иной характер имеет сочленение члеников лапок друг с другом. Оно осуществляется посредством непарного тарзального сочленовного бугорка, расположенного дорсомедиально на основаниях 2—5 члеников лапок и вклинивающегося в соответствующую впадину на вершине предыдущего членика.

В основном ноги функционируют в качестве прицепного органа, при помощи которого комары в состоянии покоя удерживаются на субстрате, цепляясь за него коготками и, возможно, присасываясь к нему посредством аролиума. Ходильная функция ног сведена у них к минимуму, так как они почти не ползают по твердому субстрату, а если и делают это, то очень неуклюже и беспомощно. Вместе с тем ноги долгоножек, очевидно, выполняют и специфические функции, не свойственные многим другим насекомым, кроме типулоидных. В полете они, вероятно, играют роль своеобразных аэродинамических рулей, при помощи которых комары регулируют высоту и направление полета. Ногам самцов некоторых долгоножек (*Dolichozeza*) свойственны и осязательные функции. Летая в поисках самок, самцы все время ощупывают своими длинными ногами, как щупальцами, поверхность субстрата, на котором сидят самки. Наконец, у тех видов долгоножек, самки которых при откладке яиц совершают характерные «челночные» движения, ноги служат своего рода амортизаторами, смягчающими удары тела комара о почву и облегчающими извлечение из нее яйцеклада.

В окраске ног долгоножек наблюдаются следующие основные особенности. Тазики обычно темные, бурые или коричневато-бурые, нередко в сером палете; вертлуги чаще светлые, желтые или коричневато-желтые, темными они бывают лишь как исключение у некоторых темноокрашенных высокоспециализированных форм. Бедра и голени по большей части коричневые или коричневато-желтые, с более или менее широко затемненными вершинами, лапки — темные, бурые или коричневато-бурные. У некоторых *Stenophorinae* в дистальной части бедер может быть широкий темный пояс. В архаических группах (многие *Tipulodina* и *Pselliophora*), а также у отдельных примитивных видов из более высоко специализированных групп (некоторые *Dictenidia*, *Stenophora* и *Tanyptera*) на бедрах и голених или только на голених имеются предвершинные, а реже и предосновные снежно-белые пояски. Для многих *Dolichozeza* характерна снежно-белая окраска лапок или по меньшей мере части их члеников.

Таксономическое значение у долгоножек имеют: число шпор на голених, характер опушения, окраска вертлугов, форма бедер, наличие или отсутствие снежно-белых поясков на бедрах и (или) голених, а также строение коготков самцов. В качестве диагностических признаков эти особенности используются для характеристики видов и подвидов, реже родов и других более высоких таксонов.

Крылья в количестве одной пары подвижно прикреплены у долгоножек к туловищу по бокам мезонотального скутума. Обычно они хорошо развиты и имеют форму удлиненной широколапчатой пластинки с закругленной вершиной и явственным, но тоже округлым анальным углом (рис. 1, *кч*; 17). С грудью они сочленены посредством сложной системы осевых, или аксиллярных склеритов, взаиморасположение которых показано на рис. 19 и детально описано Рисом и Феррисом (Rees, Ferris, 1939).

На первый взгляд плоская, поверхность крыльев в действительности складчатая, что хорошо видно сбоку на поперечном срезе крыловой пластинки (рис. 20). Складчатость эта выражена в чередовании ряда выпуклых и вогнутых участков, тянущихся вдоль крыла от его основания к вершине. Как и у дру-

гих типулоидных, выпуклыми являются участки, занятые основными стволами радиальной, кубитальной и второй анальной жилки.

Основание крыльев явственно сужено и состоит из основных частей стволов главных продольных жилок, которые тут сильно сближены и модифицированы в своеобразные полугрубчатые образования (рис. 20). Сзади при основании

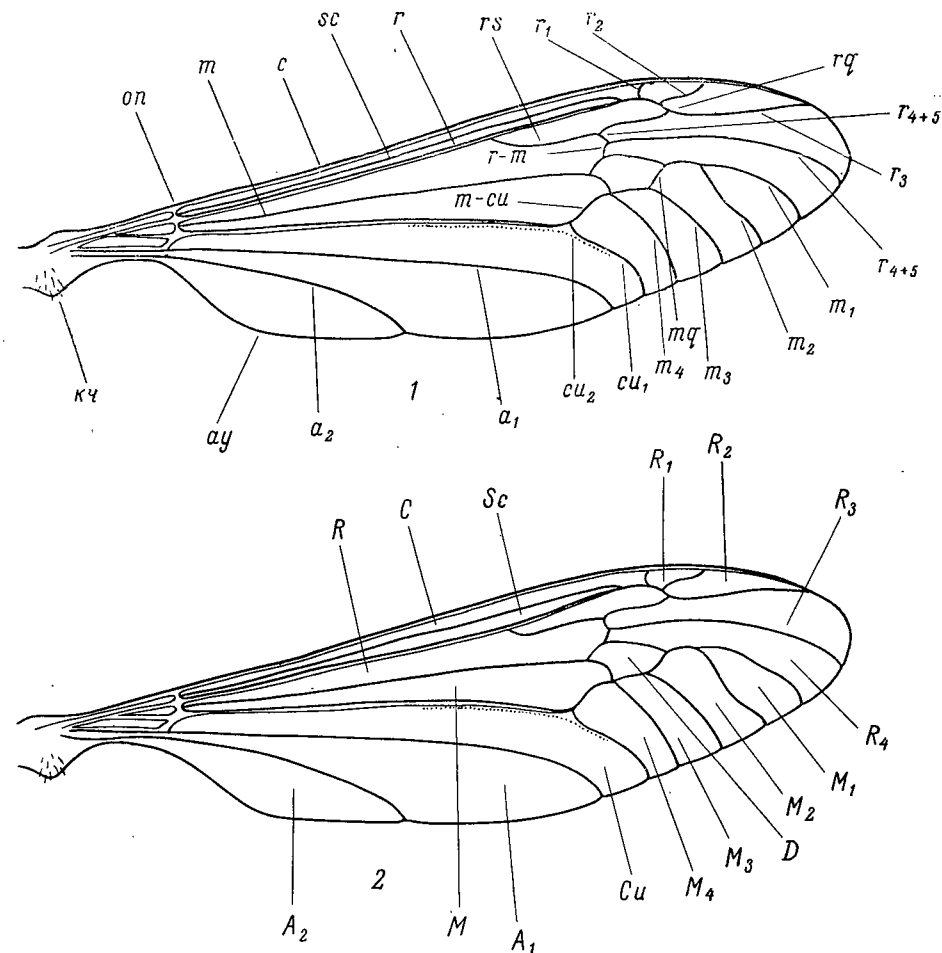


Рис. 17. Жилкование крыла долгоножки *Tipula* (s. str.) *paludosa* Mg. По Савченко.

1 — размещение жилок, 2 — размещение ячеек. Ж и л к и: *op* — основные поперечные, *c* — костальная, *sc* — субкостальная, *r* — радиальная, *rs* — радиальный сектор, *r*₁₋₅ — соответствующие ветви радиальной жилки, *r-m* — радиально-медиальная поперечная, *m* — медиальная, *m-cu* — соответствующие ветви медиальной жилки, *m-cu* — медиальная поперечная, *cu* — медиально-кубитальная поперечная, *cu*₁ — первая кубитальная, *cu*₂ — вторая, или ложная, кубитальная, *a*₁ и *a*₂ — соответственно первая и вторая анальные, *ay* — анальный угол, *кч* — крыловая чешуйка. Я ч е й к и: *C* — костальная, *Sc* — субкостальная, *R* — радиальная, *R*₁₋₄ — соответствующие верхние радиальные, *D* — дискоидальная, *M* — медиальная, *M*₁₋₄ — соответствующие верхние медиальные, *Cu* — кубитальная, *A*₁, *A*₂ — первая и вторая анальные.

крылья снабжены более или менее явственным зубце- или лопастевидным выступом (рис. 17, *кч*), носящим название крыловой чешуйки и являющимся частью закрыловой, или посталлярной, перепонки; вторая часть последней, образующая у многих короткоусых двукрылых так называемую грудную чешуйку, редуцирована у типулоидных в узкую кожистую оторочку (чешуйковую уздечку; Hendel, 1928), которая, начинаясь от базальной оторочки крыловой чешуйки, тянется по шву между дорсальными отделами плевротергитов и скутумом к вершинам задних валиков скутеллума (рис. 19, *оо*). Предположительно крыловая чешуйка выполняет механическую функцию, являясь своего рода клапаном,

предохраняющим от засорения и механических повреждений заднегрудные дыхальца (Girschner, 1897).

Очень характерна для крыльев долгоножек слабая костализация жилкования при одновременной сильной дистализации его (Родендорф, 1949). Это значит, что продольные стволы жилок распределены более или менее равномерно по всей поверхности крыловой пластинки, а развилки их смещены далеко в ее дистальную часть. К числу немногих исключений относится, по-видимому, лишь западсредиземноморский *Dolichozepea fuscipes* Bergl., у которого разветвление продольных стволов жилок начинается чуть дистальнее середины длины крыльев.

По характеру жилкования крылья долгоножек близки к исходному примитивному типу крыла двукрылых насекомых, хотя и уклоняются от него уже значительно больше, чем, например, в семействе Limoniidae и тем более Tanyderidae. Общий план их иннервации во многом еще сходен с таковым скорпионовых мух (Zabwilichowski, 1933, 1934b).

Продольные крыловые жилки представлены у долгоножек полным комплексом (рис. 17).

Как и у всех примитивных длинноусых, костальная жилка (c)⁵ охватывает у долгоножек все крыло, как бы образуя его основную опорную рамку. Спереди крыла она всегда толще, чем на вершине и особенно сзади него. В костальную жилку вливаются вершинные ветви всех остальных крыловых жилок. У самцов некоторых *Brithura* Edw. участок костальной жилки, лежащий примерно на уровне дистального ветвления главных стволов продольных жилок, довольно сильно утолщен и образует характерный двойной излом, заключающий в себе маленький зубчик (рис. 212). В других систематических группах семейства костальная жилка ничем специфическим не отличается; на всем своем протяжении она несет бахромку довольно густых полуприлегающих трихий, которые по переднему краю крыла обычно длиннее, чем по заднему.

Следующая за костальной субкостальная жилка (sc) у долгоножек всегда хорошо развита, но часто плохо заметна, так как лежит на дне складки радиального участка крыльев. Как правило, она вливается вершиной в основной радиальный ствол посредством задней ветви (sc_2). Место слияния обычно лежит далеко дистальнее ответвления радиального сектора от основного радиального ствола (рис. 17; 18, 1), реже (род *Nephrotoma*) — чуть дистальнее его (рис. 18, 2, 3). Иногда у долгоножек бывает и передняя ветвь субкостальной жилки (sc_1), характерная для лимонид. Она или развита нормально и вливается в передний край крыла (некоторые *Brithura*), или редуцирована до степени небольшого пенька (некоторые *Nephrotoma*).

Радиальная (r) — наиболее развитая и сложно разветвленная из всех крыловых жилок. Основной ствол ее простирается дистально несколько дальше субкосты и на вершине раздваивается на первую (r_1) и вторую (r_2) радиальные ветви, которые обычно загнуты вперед и вливаются в передний край крыла (все *Tipulini* и *Stenophorinae*; рис. 17, 18); реже r_2 загнута назад и вливается в r_3 (*Dolichozepea* sp., рис. 140). По большей части r_2 несколько длиннее, чем r_1 ; у *Acutipula* она очень сильно удлинена и вливается в край крыла значительно ближе к вершине последнего, чем обычно.

Во многих группах долгоножек (некоторые *Formotipula*, *Pterelachisus*, *Oreomyza*) r_2 на вершине атрофирована и не достигает переднего края крыла или редуцирована до степени маленького, едва заметного пенька.

⁵ Везде в тексте и рисунках для обозначения крыловых жилок используются первые строчные, а ячеек — первые прописные буквы соответствующих латинских названий. Этот способ, принятый в отечественной и немецкой диптерологической литературе (Штакельберг, 1933; Hendel, 1928; Mannheims, 1951; Peus, 1952, и др.), удобнее в том отношении, что он исключает нежелательные ошибки вследствие смешения жилок с ячейками, возможные при одинаковом обозначении и тех и других прописными буквами, как это принято в работах англоязычных и французских авторов (Alexander, 1919a, 1942b; Edwards, 1938; Pierre, 1924 и др.).

Радиальный сектор (rs), представляющий собою общее основание третьей, четвертой и пятой радиальных ветвей, ответвляется от основного радиального ствола несколько проксимальнее вершины sc_2 ; обычно он довольно длинный и явственно продольный (рис. 17), реже короткий и косой или даже почти поперечный, похожий на поперечную жилку (некоторые *Dolichozepea* и *Nephrotoma*; рис. 18, 2, 3; 140, 1). В палеотропическом роде *Scamboneura* O.-S. основание радиального сектора атрофировано и он не имеет связи с основным радиальным стволом, чего ни в одной из палеарктических групп долгоножек не обнаружено.

Развилка радиального сектора обычно расположен между уровнями вершин sc_2 и основного радиального ствола. Тут радиальный сектор делится на две ветви, из которых передняя, служащая по большей части его непосредственным продолжением, является третьей радиальной ветвью (r_3), а задняя, лежащая несколько каудальнее его уровня и образующая в связи с этим при основании изгиб, рассматривается обычно как продукт слияния четвертой и пятой радиальных ветвей (r_{4+5})⁶.

Иногда r_3 в средней части сильно изогнута назад (*Ctenacroscelis*, *Bellardina*), а r_{4+5} может не иметь основного изгиба; в последнем случае эта жилка как бы является непосредственным продолжением радиального сектора, а r_3 оказывается смещенной вперед (*Nipoptipula*).

Как r_3 , так и r_{4+5} вливаются в вершину крыла.

Медиальная жилка у долгоножек развита лишь немного слабее радиальной. Основной ствол ее (m) примерно на уровне вершины sc_2 ветвится, давая основные отделы (m_{1+2} и m_{3+4}) четырех вершинных медиальных ветвей; оба они в свою очередь тоже разветвляются, причем место разветвления m_{1+2} на m_1 и m_2 лежит в самой дистальной части крыла, а место разветвления m_{3+4} на m_3 и m_4 — значительно проксимальнее, обычно немного впереди развилки основного медиального ствола.

Как правило, m_{1+2} в месте ответвления загибается косо вперед под тупым углом к основному медиальному стволу, а затем уже поворачивает почти горизонтально к вершине крыла, тогда как m_{3+4} или загибается назад, или образует как бы непосредственное продолжение основного медиального ствола (рис. 18). Проксимальные отделы m_{1+2} и m_3 , ограничивающие соответственно спереди и сзади дискоидальную ячейку, называются основными, а отделы этих жилок, расположенные дистальнее дискоидальной ячейки, — вершинными (рис. 18, а, в).

Первая медиальная ветвь (m_1) всегда вливается в вершину крыла, три остальные — в его задний край.

Иногда m_{1+2} остается неразделенной на всем своем протяжении до самой вершины крыла, в связи с чем на последнем имеются не 4, как обычно, а всего 3 медиальные ветви. В одних систематических группах долгоножек полное слияние m_1 и m_2 является постоянным признаком видового (*Tipula pribilofia* Al.), подродового (*Afrodolichozepea* Al., *Eunesopeza* Al.) или даже родового ранга (*Idiotipula* Al., *Xenotipula*), в других (*Tipula paucilla* Sav.) — проявляется в рамках вида лишь у отдельных особей в связи с намечающейся у него тенденцией к редукции крыльев. По Геннигу (Hennig, 1954), отсутствие на m_{1+2} дистального развилка должно рассматриваться как признак высокой специализации жилкования, поскольку последняя обычно сопровождается уменьшением количества крыловых жилок за счет их слияния или редукции.

У подавляющего большинства *Nephrotoma* m_{3+4} разветвляется проксимальнее обычного, почти в одной точке с разветвлением медиального ствола (рис. 18, 2, 3).

Кубитальная жилка (cu) имеет у долгоножек лишь один основной ствол, вершина которого несколько изогнута назад; в отдельных систематических груп-

⁶ Это и все аналогичные ему обозначения следует понимать так, что слившиеся жилки существовали в обособленном виде у более примитивных форм данной систематической группы или же были обособлены у их предков, обладавших жилкованием, более близким к исходному для всех двукрылых первичному плану.

пах (*Trichotipula* Al., *Schummelia*, *Platytipula* Mats.) последняя почти прямая. Позади кубитальной жилки параллельно ей обычно тянется еще продольная крыловая складка, которая за свое сходство с жилкой получила название ложнокубитальной жилки. Не исключено, что эта складка фактически является редуцированной задней ветвью кубитуса (рис. 17, *cu*₂).

Анальных жилок у долгоножек две (*a*₁ и *a*₂); из них задняя всегда несколько короче передней, вливающейся в задний край крыла несколько проксимальнее

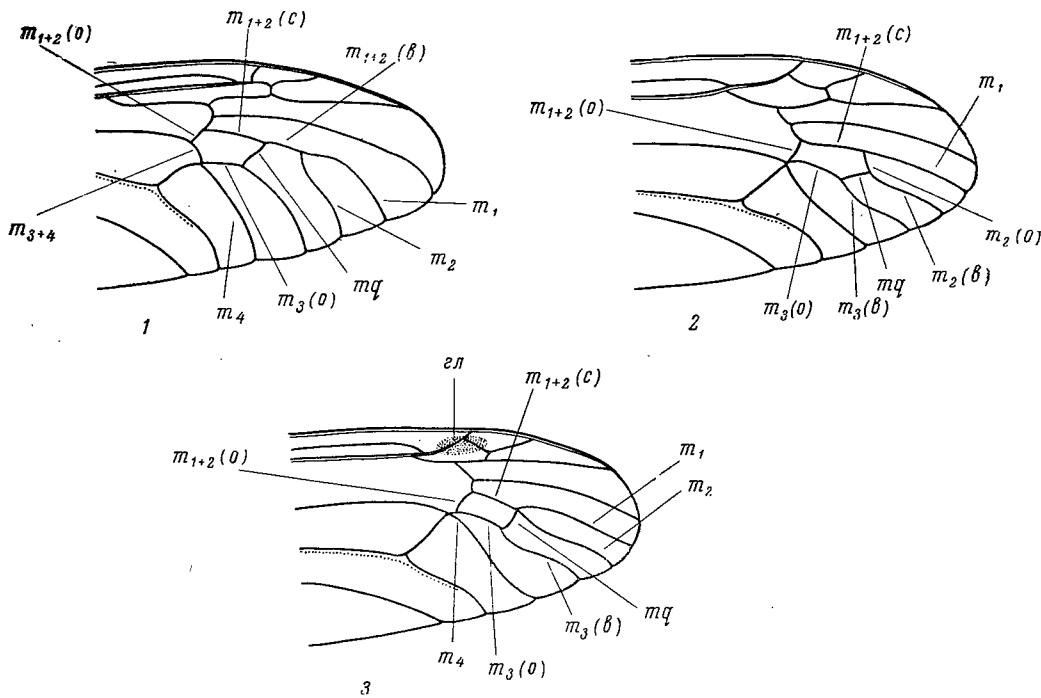


Рис. 18. Основные типы ветвления медиальной жилки (вершинная часть крыла).

1 — *Tipula* (s. str.) *paludosa* Mg., 2, 3 — *Nephrotoma* sp. *o* — верхний отдел, *г* — глазок, *o* — основной отдел, *с* — средний отдел. Остальные обозначения как на рис. 17.

вершины кубитуса. Задняя анальная жилка обычно расположена под углом к заднему краю крыла и вливается в него дистальнее анального угла. У *Indotipula*, *Tipulodina* и *Trichotipula* жилка *a*₂ сильно приближена к заднему краю крыла и идет почти параллельно ему (рис. 216, 221). Необычайно короткой *a*₂, напоминающей таковую в семействе Trichoceridae, характеризуются неотропические *Brachypremna* и тропические *Megistocera*.

По большей части на всех продольных жилках или хотя бы на ветвях радиального и медиального стволов имеются более или менее хорошо развитые макротрихии; реже последние сильно укорочены или вовсе редуцированы (некоторые *Yamatotipula* и *Stenophorinae*, большинство *Arctotipula*, *Acutipula* и др.).

Поперечных жилок на крыльях долгоножек две группы: основная, или базальная, и верхняя, или дистальная.

К базальным поперечным жилкам, образующим почти цельную поперечную перемычку немного дистальнее основания крыла, относятся (рис. 19): плечевая, или гумеральная (*h*), лежащая между *с* и *г*; луновидная («аркулус» англоязычных авторов), или дужка (*ari*_{1,2}, соединяющая *г* с *си* и подразделяющаяся на переднюю (от *г* до *т*) и заднюю части (от *т* до *си*), и аксиллярная (*ax*), связывающая *си* с *a*₁. Базальные поперечные жилки расположены относительно почти во всех систематических группах долгоножек.

К дистальным поперечным жилкам относятся (рис. 17, 18): поперечная радиальная (*rq*), радиально-медиальная (*r-m*), поперечная медиальная (*mq*) и медиально-кубитальная (*m-cu*).

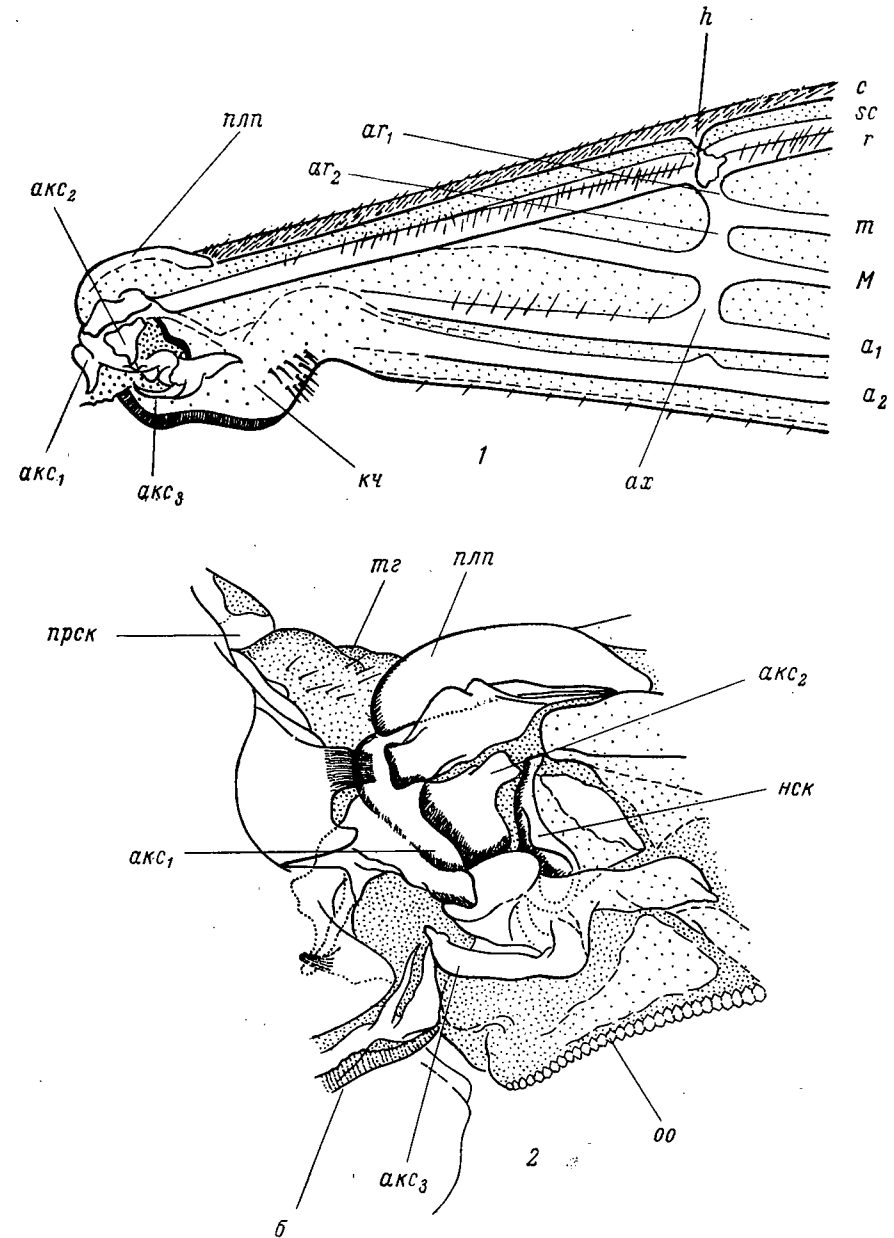


Рис. 19. Жилкование основания (1) и схема сочленения с грудью (2) крыла долгоножки *Tipula* (*Lunatipula*) sp. По Рису и Феррису, с изменениями.

*ar*₁ и *ar*₂ — передняя и задняя дужки, *ax* — аксиллярная поперечная жилка, *h* — плечевая, или гумеральная, поперечная жилка, *акс*_{1, 2, 3} — соответствующие аксиллярные склериты, *б* — бахромка, *нск* — срединный склерит, *oo* — основная оторочка крыловой чешуйки, *плп* — плечевая пластинка, или гумеральный склерит. Остальные обозначения как на рис. 10 и 17.

Поперечная радиальная жилка соединяет *r*₂ с *r*₃; иногда она сильно редуцирована, и тогда *r*₂, угловидно изгибаясь назад, непосредственно контактирует с *r*₃. Радиально-медиальная жилка соединяет *r*₄₊₅ с *m*₁₊₂, образуя как бы непосредственное продолжение основного изгиба первой, реже она смещена прокси-

мальнее на *rs* (*Macgregoromyia*; рис. 141, 2); редукция ее, характерная, например, для *Brithura* и некоторых aberrантных *Tipula* (*T. conjuncta* Al.), приводит к непосредственному контакту r_{4+5} с m_{1+2} . Медиальная поперечная жилка, отходящая от m_{1+2} на дистальном конце основного отдела последней, соединяет ее с m_3 , расчленяя эту ветвь медиальной жилки на основной и вершинный отделы. Случаи редукции *mq*, обычные у комаров-лимониид, среди долгоножек неизвестны. Жилка *m-cu* соединяет медиальную систему с кубитальной. Она всегда хорошо развита; положение ее на крыле в разных систематических группах долгоножек сильно варьирует. Обычным местом отхождения *m-cu* служит m_{3+4} (рис. 17; 18, 7), но нередко она бывает смещена на m_4 и отходит несколько впереди основания этой жилки; значительно реже наблюдается проксимализация *m-cu*, когда она отходит от основного медиального ствола на значительном расстоянии перед его разветвлением (*Dolichopeza*; рис. 140).

У тропических *Pehlikea* End. имеется еще дополнительная медиально-кубитальная жилка, соединяющая *m* с *cu* примерно у середины длины основного медиального ствола; рудимент такой жилки в виде короткого ответвления *cu* имеется также у *Zelandotipula* Al.

В англоязычной литературе совокупность дистальных поперечных жилок, образующих примерно на границе вершинной трети длины крыла почти непрерывную поперечную или косую линию, принято называть кордой (Alexander, 1919a). Сзади корда ограничена радиально-медиальным полем; *m-cu* в нее уже не входит.

В отличие от продольных, поперечные жилки всегда голые, без трихий.

В связи с тем что у типулоидных костальная жилка охватывает целиком все крыло, крыловые ячейки у долгоножек все замкнутые. Обозначаются они теми же названиями, что и ограничивающие их спереди жилки (рис. 17).

Лежащая позади *c* костальная ячейка (*C*) длинная и узкая; следующая за нею субкостальная ячейка (*Sc*) еще короче и уже; в связи с тем что жилки *sc* и *r* часто сильно сближены, она обычно плохо заметна на крыле. В совокупности часть крыла, занятую костальной и субкостальной ячейками, иногда называют костальным полем; последнее, как правило, не простирается дистально дальше вершинной четверти длины крыльев.

Позади основного радиального ствола лежит радиальная ячейка (*R*), а позади вершинных радиальных ветвей соответствующие им первая (R_1), вторая (R_2), третья (R_3) и четвертая (R_4) вершинные радиальные ячейки. В тех случаях, когда жилка образует выступающий назад излом (*Bellardina*), вторая радиальная ячейка в средней части соответственно сильно сужена. Участок крыла, занятый вершинными радиальными ячейками, носит название вершинного радиального поля.

Жилка *m* служит передней границей медиальной ячейки (*M*), а основной отдел m_{1+2} — передней границей так называемой дискоидальной ячейки (*D*), которая дистально обычно ограничена поперечной медиальной жилкой (*mq*), а сзади — основным отделом m_3 . Позади вершинных медиальных ветвей лежат соответственно первая (M_1), вторая (M_2), третья (M_3) и четвертая (M_4) вершинные медиальные ячейки, образующие в совокупности вершинное медиальное поле. Когда m_{1+2} достигает, не разветвляясь, вершины крыла, лежащая позади ячейка условно обозначается как M_2 ; в таких случаях на крыле вместо обычных 4 имеется всего 3 вершинные медиальные ячейки.

Дискоидальная ячейка хорошо развита у подавляющего большинства долгоножек. Чаще всего она довольно широкая и короткая, неправильно пятиугольная (рис. 18, 1), реже — узкая и длинная, более или менее прямоугольная (большинство *Savtshenkia* и *Yamatotipula*, некоторые *Dolichopezini* и *Lunaticipula*; рис. 18, 2, 3); в первом случае m_{3+4} разветвляется ближе к середине длины дискоидальной ячейки, дистальнее уровня *r-m*, во втором — чуть впереди ее основания, на одном уровне с *r-m* или даже проксимальнее его. Удлиненная дискоидальная ячейка свойственна также многим *Nephrotoma* и тропическим *Megistocera*, у которых m_4 отходит не от m_{3+4} , как обычно, а несколько

проксимальнее, еще перед основанием дискоидальной ячейки, от основного медиального ствола (рис. 18, 2, 3).

У многих *Dolichopeza* и палеотропических *Scamboneura* замкнутой дискоидальной ячейки нет (рис. 140). В отличие от комаров-лимониид, в ряде систематических групп которых дискоидальная ячейка открыта в связи с редукцией медиальной поперечной жилки, у долгоножек причиной этого является, по-видимому, редукция основного отдела m_3 ; единственным исключением, возможно, является по тому же типу, что и у комаров-лимониид.

Отличаясь от других вершинных медиальных ячеек более дистальным положением, ячейка M_1 характеризуется также большой изменчивостью в пределах отдельных систематических групп долгоножек. Чаще всего она непосредственно не контактирует с дискоидальной ячейкой, будучи отделена от нее вершинной частью m_{1+2} . В таком случае ее называют стебельчатой, а вершинную часть m_{1+2} между дискоидальной ячейкой и M_1 — стебельком последней (рис. 18, 1). Соотношение длины ячейки M_1 и ее стебелька может варьировать даже в пределах одного вида. Если она не длиннее или лишь вдвое длиннее своего стебелька — ее называют длинностебельчатой, в противном случае — короткостебельчатой.

В случаях непосредственного контакта с дискоидальной ячейкой M_1 называется сидячей. При точечном контакте, когда m_1 и m_2 отходят из одной общей точки на вершине дискоидальной ячейки, ячейку M_1 принято называть узкосидячей (рис. 18, 3); если же основания m_1 и m_2 широко разобщены, что бывает при смещении m_2 на *mq*, то широкосидячей (рис. 18, 2).

Стебельчатая M_1 свойственна большинству долгоножек, сидячая — за немногими исключениями всем палеарктическим *Nephrotoma* и *Nigrotipula* Huts. et V.-W., а также некоторым *Tipula* (преимущественно *Schummelia* и *Arctotipula*) и *Stenophorinae* (некоторые *Stenophora*), причем и тем и другим часто факультативно. Во внепалеарктических фаунах формы с сидячей M_1 известны в родах *Habromastix*, *Plusiomyia*, *Ptilogyna* Westw., *Aldrovandia* End. и др.

С точки зрения Геннита, рассматривающего слияние m_1 с m_2 как признак высокой специализации жилкования, стебельчатая M_1 должна считаться более специализованной, чем сидячая. Однако наряду с более примитивными, стебельчатая M_1 имеется также у достаточно высоко специализированных форм долгоножек (*Nephrotoma*, *Nigrotipula*).

Ячейки M_2 и M_3 всегда сидячие, а M_4 может быть и короткостебельчатой, когда *m-cu* смещена на основание m_4 . Обычно проксимально M_4 не заходит дальше уровня дистальных поперечных жилок крыльев, но у видов рода *Dolichopeza* и ряда других *Dolichopezinae* в связи со смещением *m-cu* на основной медиальный ствол M_4 очень сильно удлинена и простирается проксимально далеко за уровень *r-m* (рис. 140).

Для некоторых примитивных *Tipula* характерно резкое сужение M_4 к вершине, которая часто оказывается вследствие этого почти вдвое уже основания (*Schummelia*, *Platytipula* Mats.).

Кубитальная ячейка (*Cu*), лежащая позади *cu*, и две анальные ячейки (A_1 и A_2), лежащие соответственно позади a_1 и a_2 — длинные, узкие при основании и несколько расширенные к вершине, которая упирается в задний край крыла. Обычно A_2 короче и уже A_1 ; особенно узкой она бывает тогда, когда a_2 сильно приближена к заднему краю крыла (*Tipulodina*, *Indotipula*; рис. 216, 221).

Приведенная выше номенклатура крыловых жилок и ячеек долгоножек, которую предложили Комсток и Нидхэм (Comstock, Needham, 1898, 1899; Comstock, 1918), в настоящее время является общепринятой. В соответствии с отечественной практикой в нее внесены изменения только в отношении ячеек дискоидальной и M_2 , которые Комсток и Нидхэм, а вслед за ними и большинство англоязычных авторов (Comstock, 1918; Alexander, 1919a, 1942b; Edwards, 1938, и др.) называют соответственно ячейками M_2 первой и второй (1st M_2 , 2d M_2).

Отличные от обычных обозначения употребляет для вершинных поперечных жилок Генниг (Hennig, 1954). Так, радиальную жилку он обозначает *ta*, поперечную медиальную — *tp* и медиально-кубитальную — *tb*. У Пьера (Pierre, 1924) жилка *r-m* обозначена как *O*, а *m-cu* — как *P*. В работах XIX века (Schumel, 1833; Schiner, 1864; Osten-Sacken, 1869; Verall, 1886) можно найти и другие обозначения крыловых жилок и ячеек долгоножек.

Общепринятая схема жилкования крыльев долгоножек, благодаря своей наглядности и простоте, удобна для использования в диагностических целях и в связи с этим сохранена в специальной части настоящей монографии. Вместе с тем по существу ее следует считать формальной, так как она недостаточно, а отчасти и неверно отражает действительные взаимоотношения основных стволов жилок и их ветвей в филогенетическом аспекте. В первую очередь это касается жилкования радиального поля, которое в общепринятом представлении не согласуется с исходным планом жилкования первичного крыла двукрылых и в частности наиболее примитивных длинноусых (например, Tanyderidae).

По Геннигу (Hennig, 1954), на первичном диптероидном крыле, равно как и на крыле Tanyderidae, основной радиальный ствол (*r*) никогда не ветвится на вершине, как в схеме Комстока и Нидхэма, а заканчивается дистально непарной ветвью r_1 , вливающейся в *c*. Ветвление радиальной жилки происходит за счет радиального сектора, который дихотомически разветвляется первично на две ветви r_{2+3} и r_{4+5} , в свою очередь ветвящиеся вторично: первая на r_2 и r_3 , а вторая на r_4 и r_5 . Таким образом, в типичном случае радиальная жилка должна иметь 5 вершинных ветвей, тогда как по схеме Комстока и Нидхэма, допускающей слияние r_4 с r_5 в r_{4+5} , у долгоножек всего 4 вершинные радиальные ветви.

Это противоречие удачно разрешено Александром (Alexander, 1927, 1929c), который считает, что у долгоножек вторичный развилка r_{2+3} смещен на r_4 , в связи с чем r_{2+3} плюс r_4 образует с r_5 первичный развилка («Capture of vein R_4 by R_{2+3} » по Александру). Аналогичное смещение наблюдается и у некоторых комаров-лимонийд наряду с сохранением в этом семействе типулоидных и примитивного ветвления *rs* на первичные ветви r_{2+3} и r_{4+5} . Модификация жилкования в радиальном поле идет у долгоножек, однако, еще дальше: r_2 подвергается цефализации и, вместо того чтобы вливаться, как обычно, в край крыла, погибает проксимально и сливается на вершине с r_1 , а r_{2+3} нередко редуцируется, в связи с чем r_2 и r_3 ответвляются из одной точки, лежащей непосредственно на r_4 . Таким образом, в интерпретации Александра отдельные радиальные ветви приобретают совершенно иное значение, чем в схеме Комстока и Нидхэма: поперечная радиальная жилка *rq* (если она имеется) рассматривается как изменившая свое первоначальное положение жилка r_{2+3} , r_1 — как r_{1+2} , а жилки r_2 , r_3 и r_{4+5} — соответственно как r_3 , r_4 и r_5 . В связи с этим и редукции в радиальном поле подвергается не r_2 , как это считается обычно, а r_3 .⁷

Соглашаясь с интерпретацией r_3 как r_4 и r_{4+5} как r_5 , Эдвардс (Edwards, 1938), однако, считает взгляд Александра на поперечную радиальную жилку как на общий ствол r_{2+3} спорным. Несмотря на это такая точка зрения должна быть принята, так как на *rq*, как и на всех истинных продольных жилках, нередко имеются макротрихии, которых на поперечных жилках никогда не бывает. Отдельные особи с макротрихиями на *rq* встречаются, например, у *Tipula lunata* L., *T. peliostigma* Schum., *T. cervula* Mnnhs. et Theow., *Nephrotoma tenuipes* Ried. и ряда других видов семейства.

В филогенетическом аспекте в настоящее время по-разному интерпретируются также жилки r_5 , *r-m*, m_4 и *m-cu*.

Как уже говорилось выше, у долгоножек, подобно другим типулоидным, крыловая пластинка не плоская, а состоит из нескольких чередующихся продоль-

⁷ Следует отметить, что в ряде своих работ Александр допускает отступления от своей схемы жилкования радиального поля. Так, например, в описаниях *Tipula mitophora* и *T. mesacantha* (Alexander, 1933a, 1933b) он указывает на атрофию вершины r_{1+2} , тогда как в действительности речь должна идти об атрофии вершины r_3 .

ных выпуклых и вогнутых участков, или складок. На вершине такой складки расположен, например, основной радиальный ствол; аналогичная складка имеется также между радиальной и медиальной системами жилок.

Существует теория (Adolph, Lameere, Tillyard и др.), что на первичном диптероидном крыле выпуклые участки крыловой пластинки являлись носителями передней («выпуклой») основной ветви, а вогнутые — задней («вогнутой») основной ветви каждого из основных стволов продольных жилок.

Согласно этой теории, основной радиальный ствол на крыльях долгоножек должен быть «выпуклым», а все ветви радиального сектора, включая r_4 и r_5 — «вогнутыми».

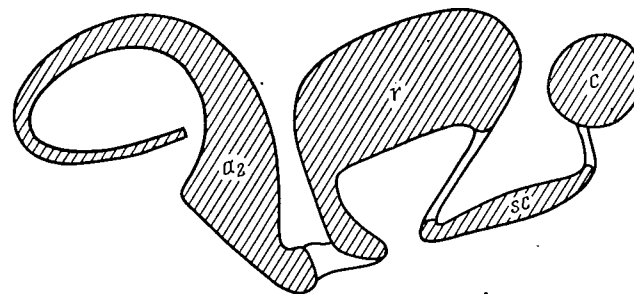


Рис. 20. Поперечный разрез крыла долгоножки *Tipula* sp. на уровне самого узкого места основания. По Родендорфу, схема.

Обозначения как на рис. 17.

В отношении основного радиального ствола и r_4 фактическое положение целиком совпадает у долгоножек с теоретическим. Что касается жилки r_5 , то вопреки ожиданию она не «вогнутая», а «выпуклая». На этом основании Виньон и Сеги (Vignon, Seguy, 1929) предполагают, что r_5 типулоидных вовсе не ветвь радиального сектора, а передняя ветвь основного медиального ствола, которую они условно обозначают « MA^+ ».⁸

Эдвардс (Edwards, 1938) считает, однако, сомнительным, чтобы у двукрылых и их непосредственных мекоптероидных предков когда-либо могла существовать жилка, гомологичная « MA^+ ». Отмечая, что чередование выпуклых и вогнутых участков на крыльях скорпионниц выражено недостаточно ясно, он допускает, что у двукрылых r_5 могла стать более «выпуклой», а r_3 и r_4 более «вогнутыми» вторично. С мнением Эдвардса в отношении скорпионниц, однако, трудно согласиться, так как у обычных европейских *Panorpa* sp. основные радиальный и кубитальный стволы расположены на вершине очень четко выраженных продольных складок крыловой пластинки, и лишь в области основного медиального ствола такая складка намечена только в его проксимальной части.

Еще дальше, чем Виньон и Сеги, в интерпретации r_5 идет Генниг (Hennig, 1954). Указывая, что у насекомых с полным превращением жилка « MA^+ », по видимому, в обособленном виде никогда не существовала, он предполагает, что «выпуклая» передняя ветвь медиального ствола (m_{1a}^+) не исчезла вследствие редуции, а слилась с задней ветвью радиального сектора (r_5), как это, например, имело место у пермских «Protoperlaria» еще задолго до обособления двукрылых от их панорпоидных предков (Hennig, 1954).

Таким образом, с точки зрения Геннига, которая кажется весьма правдоподобной, r_5 можно рассматривать у долгоножек как комплексную жилку $r_5^+ + m_{1a}^+$, лежащую на границе радиальной и медиальной систем.

В связи с этим возникает дополнительный вопрос об интерпретации *r-m*, которая в аспекте Геннига может быть и основным отделом m_{1a}^+ , и истинной поперечной жилкой, если допустить, что основной отдел m_{1a}^+ полностью редуци-

⁸ Знаком плюс (+) Виньон и Сеги обозначают «выпуклые», а знаком минус (−) — «вогнутые» жилки.

ровался. Отсутствие на r - m макротрихий говорит скорее в пользу второй точки зрения.

Проблема слияния на крыле типулоидных элементов двух соседних продольных стволов жилок распространяется также на m_4 , которая подобно r_5 фактически является «выпуклой» жилкой, тогда как теоретически должна бы быть «вогнутой».

Александр (Alexander, 1942b) и некоторые другие исследователи считают, что m_4 является у типулоидных истинной задней ветвью медиального ствола. Гендель (Hendel, 1936—1937), наоборот, рассматривает ее как переднюю ветвь кубитальной жилки (cu_{1a}^+), которая, загибаясь круто вперед, достигает или почти достигает дискоидальной ячейки, а далее тянется дистально к краю крыла. Наконец, Комсток (Comstock, 1918) видит в m_4 применительно к *Protoplasta fitchii* O.-S. (сем. Tanyderidae) продукт слияния cu_{1a} с m_4 , т. е. $m_4 + cu_{2a}$. Склоняясь в пользу гипотезы Комстока, Генниг (Hennig, 1954) приводит в подтверждение ее ряд аргументов, из которых, пожалуй, наиболее доказательным является тот, что у чешуекрылых, принадлежащих подобно длинноусым двукрылым к панорпидному комплексу, слияние m_4 и cu_{1a} имеет место как типичное явление.

Принципиально иначе, чем другие исследователи, трактует m_4 Эдвардс (Edwards, 1938), который допускает, что у одних длинноусых двукрылых (типулоидных, Trichoceridae, Ptychopteridae, Psychodidae, Tanyderidae) имеется истинная m_4 , а cu_{1a} подверглась если не полной, то во всяком случае очень далеко зашедшей редукции, тогда как у других (Bibionidae, Mucetophilidae, Culicidae, Tendipedidae) утрачена m_4 , а сохранилась cu_{1a} . В подтверждение этого Эдвардс приводит ряд фактов, указывающих на то, что у aberrantных особей ряда типулоидных (например, у *Ormosia lineata* Mg. из сем. Limoniidae), а также у примитивных трихотерид от cu_{1a} сохранился лишь небольшой рудимент в виде задней части медиально-кубитальной жилки, несущий иногда макротрихий, тогда как передняя часть последней, будучи всегда голой, представляет собою в связи с этим истинную поперечную жилку, отделяющую m_4 от рудимента передней вершинной ветви кубитуса.

Aberrantные особи, аналогичные описанным Эдвардсом, изредка встречаются также среди долгоножек. Наличие явственных, иногда даже длинных макротрихий на задней половине медиально-кубитальной жилки отмечено, например, автором этих строк у отдельных особей *Tipula affinis* Schum. и *T. cervula* Mnnhs. et Theow. В редких случаях у середины своей длины медиально-кубитальная жилка может иметь даже направленный, дистально свободный отросток, напоминающий рудимент вершинной части cu_{1a} (отдельные особи *T. invenusta* Ried.). С другой стороны, известны и противоположные случаи, когда макротрихий несет не только задняя половина, но и вся оставшаяся часть медиально-кубитальной жилки (отдельные особи *T. illinoensis* Al. с Камчатки, *T. subeacisa* Lund. из Тувы и др.), что дает основание видеть в ней не поперечную, а истинную продольную жилку, или, точнее, отдел передней ветви (cu_{1a}) основного кубитального ствола, каковым ее считают Гендель, Комсток и Генниг.

В связи с изложенным, учитывая также, с одной стороны, «выпуклость» m_4 , а с другой — отсутствие каких бы то ни было фактов, указывающих на возможность редукции задней вершинной ветви медиального ствола, из всех рассмотренных выше взглядов на морфологическую природу m_4 долгоножек следует, очевидно, принять точку зрения Комстока и Геннига, считающих ее, как уже отмечалось раньше, за $m_4 + cu_{1a}$.

В отношении ложнокубитальной жилки в настоящее время не возникает сомнений, что это рудиментарная задняя основная ветвь (cu_2) кубитального ствола.

Весьма стабильное в пределах более высоких таксономических единиц, у отдельных видов долгоножек жилкование крыльев довольно сильно варьирует, в связи с чем к использованию его в таксономических целях следует подходить

гораздо осторожнее, чем это обычно делают систематики. Кроме небольших отклонений от нормы, в жилковании нередко имеют место также и более существенные изменения, различные случаи которых описаны Синтенизом (Sintenis, 1888), Пьером (Pierre, 1918, 1934b), Дешусом (Deshusses, 1937) и некоторыми другими авторами. Эти изменения иногда настолько значительны, что, по словам Дешуса, «наблюдается плавный переход одного рода в другой».

Из небольших отклонений чаще всего наблюдается варьирование длины стебелька ячейки M_1 , который у *Tipula oleracea* L., *T. lateralis* Mg., *T. maxima* Poda и некоторых других видов того же рода, имеющих нормально дистальный развилок на m_{1+2} , нередко совсем редуцирован. С другой стороны, у многих видов *Nephrotoma* Mg., для которых характерна сидячая ячейка M_1 , при основании последней может иметься более или менее явственный стебелек. В пределах одного вида иногда бывает то сидячей, то стебельчатой также ячейка M_4 .

В ряде систематических групп долгоножек довольно обычна редукция одной из жилок (чаще всего основного отдела m_3), ограничивающих дискоидальную ячейку. Открытая дискоидальная ячейка описана, например, у ряда видов *Tipula* (*T. fenestrata* Schum., *T. lunata* L., *T. livida* v. d. Wulp и др.) и *Nephrotoma* (*N. maculata* Mg., *N. lunulicornis* Schum. и др.). Очень часто тенденцию к редукции обнаруживают вершина радиального сектора перед его развилком, вершина r_1 , основные отделы m_{1+2} и m_3 , а иногда также m_4 , от которых в этих случаях на крыльях остаются лишь тонкие полупрозрачные следы.

Из более существенных отклонений могут быть отмечены уже упоминавшееся выше слияние m_1 с m_2 (*Tipula paucilla* Sav.) и особенно появление на крыловой пластинке дополнительных поперечных жилок, которые чаще всего бывают в ячейках R и M , но иногда и между rs и m ; заслуживает внимания также появление хорошо развитой sc_1 в группах, где обычно ее не бывает (например, у *Tipula variipennis* Mg. и *T. invenusta subinvenusta* Slipka), или нормальной r_2 в группах, где она обычно редуцирована (*T. variipennis* Mg. и др.).

В одних случаях отклонения жилкования от нормы носят явно случайный аномальный характер. Таково, например, слияние m_1 с m_2 в дистальной части ячейки M_1 у отдельных особей *Tipula postposita* Ried., в связи с которым на m_{1+2} в средней части ее вершинного отдела образуется петля, или двукратный разрыв m_3 , описанный у видов группы «*lateralis*» из рода *Tipula* L.

Однако ряд отклонений, и в первую очередь развитие дополнительных поперечных жилок и появление sc_1 , имеет, по-видимому, более закономерное значение палингенетического характера и при детальном исследовании может дать весьма ценный материал как для филогении семейства в целом, так и для уточнения родственных связей отдельных систематических групп его.

При небольшом увеличении крылья большинства долгоножек кажутся голыми, так как довольно густо и равномерно покрывающие их микротрихий имеют очень маленькие размеры. Длина их, например, у *Tipula nubeculosa* Mg., *T. lunata* L. и *T. peliostigma* Schum. не превышает 12.8—19 мкм, у *T. paludosa* Mg. — 9.6—12.8 и у *Nephrotoma tenuipes* Ried. — 9.6—11.2 мкм. В некоторых архаических группах семейства, а также у отдельных более примитивных видов из специализованных групп его на крыловой пластинке могут быть и более крупные макротрихий, длина которых достигает, например, у *Nephrotoma tenuipes* Ried. 80—112 мкм. Они покрывают всю поверхность крыла (тропические *Megistomastix*) или сосредоточены лишь в их дистальной части (*Trichotipula*), часто только в вершинах радиальных и передних медиальных ячеек (ряд *Tipula*, *Nephrotoma*, *Dictenidia*; рис. 21, 6). Кроме крупных размеров основным отличием макротрихий от микротрихий является то, что первые сидят на явственных кольцевых порах, а вторые — непосредственно на мембране крыла.

Крыловая чешуйка у долгоножек голая или с пучком жестких щетинок снаружи (рис. 19, 1), функциональное назначение которых еще не выяснено. В одних группах эти щетинки хорошо развиты (некоторые *Platytipula*, *Brithura*, все *Lunatipula* и др.), в других — сильно укорочены и часто вообще с трудом различимы (многие *Acutipula* и *Tipula* s. str.).

В вершинном радиальном поле перед поперечной радиальной жилкой на крыльях долгоножек обычно имеется довольно крупный участок более плотной и темной кутикулы, называемый крыловым глазком, или стигмой (рис. 18, *гл.*). Размеры и интенсивность окраски глазка в различных систематических группах сильно варьируют. Иногда он бывает двухцветным — коричневым или бурым с желтой каемкой снаружи (некоторые *Dendrotipula*). Реже глазок редуцирован и едва выделяется на общей поверхности крыльев (некоторые *Lunatipula*, *Formotipula* и *Nephrotoma*). Поверхность его чаще голая, реже с группой макротрихий (большинство *Nephrotoma*, отдельные *Tipula*).

В области глазка у многих долгоножек имеется поперечный стекловидно-прозрачный участок, или лунка. Обычно последняя сзади достигает лишь основания дискоидальной ячейки, реже заходит также в ячейку M_3 , иногда почти достигая или даже достигая в ней заднего края крыла (некоторые *Pterelachisus* и *Lunatipula*). Ширина лунки сильно варьирует. По большей части она распространяется лишь на самые основания вершинных радиальных ячеек, но иногда занимает почти всю проксимальную треть или даже половину их (например, у *Tipula manca* Al.).

Лунка сильно редуцирована, а нередко практически и вовсе отсутствует у многих *Platytipula*, *Formotipula*, *Yamatotipula*, *Mediotipula* Pierre и *Ctenophorinae*.

Защилиховским (Zaświlichowski, 1934a) на крыльях долгоножек обнаружены хордотональные органы, а также чувствительные бугорки и щетинки, весьма сходные по положению и строению с таковыми скорпионовых мух. Хордотональных органов у долгоножек на каждом крыле три: антеаллярный — при самом основании крыла, кубитальный — при основании кубитальной жилки и радиальный — в радиальном поле.

По характеру окраски и распределению ее элементов, образующих основной рисунок крыльев, последние у долгоножек могут быть подразделены на одноцветные (рис. 21, 6), поперечно-полосатые (рис. 21, 1, 2), продольно-полосатые (рис. 21, 3) и пятнистые, или мраморные (рис. 21, 4, 5).

Одноцветными считаются крылья, на которых нет других темных участков, кроме глазка и дымчатых каемок на корде и у наружного края вершинных радиальных ячеек (большинство *Lunatipula* и *Nephrotoma*, многие *Formotipula*, *Yamatotipula*, *Mediotipula*, *Ctenophora* и др.). Условно к одноцветным относят также крылья с контрастно затемненным костальным полем, характерные для некоторых *Yamatotipula*, *Tipula s. str.*, *Lunatipula* и *Nephrotoma*.

Одноцветные крылья обычно бывают светлыми, стекловидно-прозрачными, дымчато-сероватыми или буроватыми; в проходящем свете они кажутся иногда слегка радужными (*Nephrotoma cornicina* L. и др.) или имеют явственный голубовато-синеватый оттенок (*Tipula luna* Westh., *T. caucasica* Ried. и др.). Значительно реже одноцветным крыльям свойственна желтоватая (некоторые *Nephrotoma*), интенсивно ржавая (*Tipula moivana* Mats., некоторые *Ctenophora*) или дымчатая черновато-бурная окраска (многие *Formotipula*, *Nigrotipula*, некоторые *Pselliophora*).

Рисунок поперечно-полосатых крыльев виден из их названия. На светлом основном фоне в этом случае расположены 3 или 4 поперечные темные перевязи, из которых дистальная занимает всю вершину крыла. Такой тип рисунка крыльев встречается у долгоножек реже всего. В современной фауне он характерен, по-видимому, лишь для видов группы «*trifasciata*» из рода *Tipula*.

Продольно-полосатые крылья бывают двух типов: светлые с темными каемками на продольных жилках (чаще всего на *m* и *cu*) или затемненные со светлыми продольными штрихами в отдельных ячейках (чаще всего в *R*, *M* и *Cu*). Первый тип полосатости свойствен, например, ряду *Yamatotipula* и некоторым *Bellardina*, второй — многим *Vestiplex* (группа «*virgatula*»), а также некоторым *Acutipula* (группа «*bubo*») и *Lunatipula* (*T. vernalis* Mg.).

Мраморными называются крылья со светлыми полупрозрачными пятнами на затемненном основном фоне или с темными (серыми, коричневатыми или

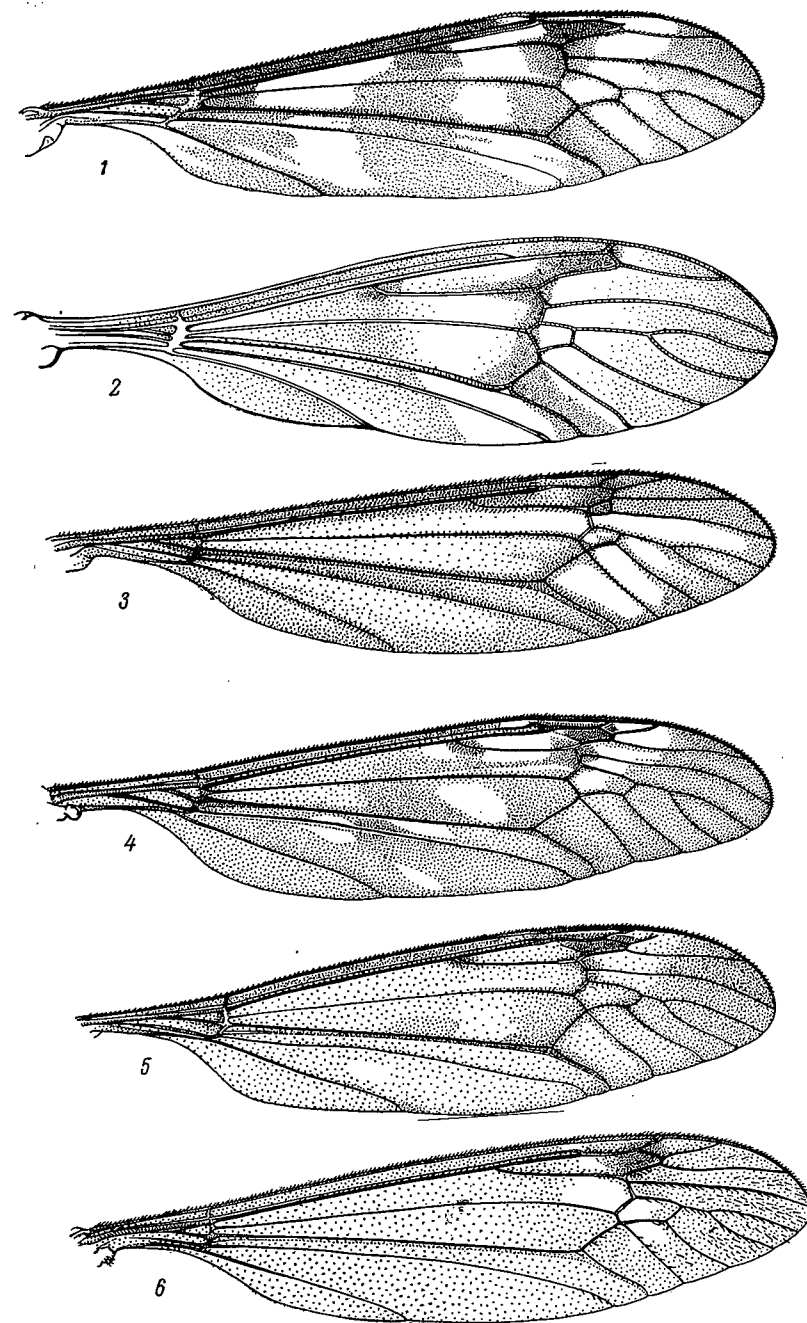


Рис. 21. Основные типы рисунка крыльев долгоножек.

1, 2 — поперечно-полосатый, 3 — продольно-полосатый, 4, 5 — мраморный, 6 — одноцветный.
1 — *Tipula (Oreomyza) trifasciata* Lw., 2 — *T. (Pterelachisus) mutila* Wahl., 3 — *T. (Lunatipula) vernalis* Mg.,
4 — *T. (Oreomyza) crassiventris* Ried., 5 — *T. (Pterelachisus) hortulana* Mg., 6 — *T. (Lunatipula) dilatata* Schumm.

буроватыми) пятнами на основном светлом фоне. Особенно характерен мраморный рисунок крыльев для большинства *Nippotipula*, *Bellardina*, *Savtshenkia*, *Pterelachisus*, *Oreomyza* и *Vestiplex*, а также для ряда более примитивных *Lunatipula* (группа «*zimini*» и др.).

Темные поперечные полосы на крыльях широко распространены среди примитивных панорпидных и в частности у скорпионовых мух, от которых произошли типулоидные. Темные поперечные пятна, которые можно рассматривать как рудименты прерванных поперечных перевязей, имелись также у ряда мезозойских Architipulidae, родственных анцестральным формам современных типулоидных. Поэтому кажется весьма вероятным предположение, что именно поперечная полосатость явилась тем исходным типом, из которого развились другие типы рисунка крыльев долгоножек.

За счет распространения темных перевязей на всю поверхность крыловой пластинки могли возникнуть крылья с одноцветно бурым основным фоном, а за счет редукции и разрыва перевязей на отдельные пятна или штрихи — продольно-полосатые и мраморные крылья.

По-видимому, наиболее специализованными в смысле окраски и рисунка у долгоножек являются одноцветные, стекловидно-прозрачные крылья с хорошо развитой лункой, характерные для наиболее молодых и прогрессивных групп рода *Tipula* (например, для большинства *Lunatipula*).

В целом рисунок крыльев отличается у долгоножек значительно большим однообразием, чем, например, у комаров-лимонид, что является, очевидно, следствием меньшей морфологической и биологической дифференциации первого семейства типулоидных по сравнению со вторым.

В некоторых систематических группах долгоножек имеет место более или менее явственная тенденция к редукции крыльев, которая выражается сначала в сужении, а затем и в укорочении последних; у самок эта тенденция проявляется обычно сильнее, чем у самцов (Савченко, 1955б).

Сужение крыловой пластинки описано, например, у западнотеррапедического *Tipula anormalipennis* Pierre (Mannheims, 1952) и у самцов альпийского *T. hemipterandra* Bezzi (Mannheims, Theowald, 1959). Особи с укороченными против нормы крыльями встречаются часто в популяциях *T. variipennis* Mg. и *T. luteipennis* Mg.; особенно же характерны они для *Nigrotipula nigra* Liou, самки которого в связи с укорочением крыльев вообще плохо летают.

Еще дальше редукция крыльев идет, например, у *Tipula hemiptera* Mnnhs. и *T. coquilletiana* Al., крыловые рудименты которых едва достигают середины длины брюшка. Сильно укороченные крылья, которые всего в 2—4 раза длиннее жужжалец, характерны также для южноафриканских *Longurio* (Wood, 1952).

В случаях крайней редукции крыловые рудименты приобретают вид небольших чешуйковидных образований, которые не выступают или едва выступают за основание брюшка (самки *Tipula mitophora* Al., *T. autumnalis* Lw. и др.).

Пользуясь терминологией, предложенной Пушником (Puschig, 1914) для прямокрылых, долгоножек с укороченными крыльями целесообразно называть гипоптерными, а нормально окрыленными — макроптерными. Среди гипоптерных форм в свою очередь можно различать мезоптерных, когда крылья укорочены незначительно и еще пригодны для полета, брахиптерных, когда крылья укорочены настолько, что уже не способны выполнять своей функции, и микроптерных, когда крылья редуцированы до степени небольших чешуйковидных образований.

Количественно степень редукции крыльев у долгоножек удобно выражать так называемым коэффициентом редукции, который представляет собою частное от деления общей длины тела на длину крыловых рудиментов. Например, для самки *Tipula virgatula* Ried., длина тела которой 21—21,5 мм, а длина крыловых рудиментов 2—2,5 мм, коэффициент редукции равен примерно 8,6. В общем, чем выше абсолютное значение коэффициента редукции, тем короче крыловые рудименты, и наоборот. Из палеарктических видов долгоножек максималь-

ным коэффициентом редукции (23—26) характеризуются микроптерные самки *T. opilionimorpha* Sav. из Тибета.

Обычно с редукцией крыльев у долгоножек связано и нарушение их нормального жилкования, выражающееся в сильном сближении основных стволочков жилок, смещении их развилков, а иногда также в редукции отдельных ветвей их; на крыловых рудиментах по большей части наблюдается также гипертрофированное развитие трихий (рис. 22). Общий план строения нормального крыла на крыловых рудиментах долгоножек, однако, в целом сохраняется, чем послед-

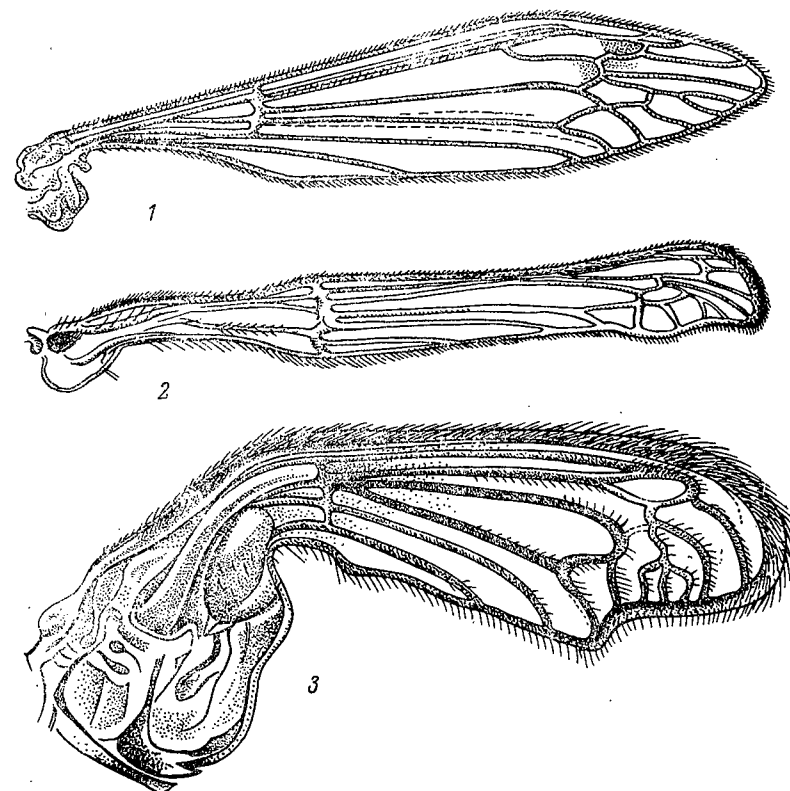


Рис. 22. Крыловые рудименты долгоножек рода *Tipula* L.

1, 2 — брахиптерная форма, 3 — микроптерная форма. 1 — *T. (Vestiplex) hemiptera* Mnnhs., 2 — *T. (Lunatipula) cressa* Mnnhs., 3 — *T. (Savtshenkia) gimmerthali* Lack.

ние принципиально отличаются от тех насекомых (например, прямокрылых), у которых редукция крыльев сопровождается дегенерацией всей дистальной части их (Kary, 1913; Puschig, 1914).

Крылья могут быть нормальными и редуцированными даже у очень близких видов (например, у *Tipula arctica* Curt. и *T. nubila* Sav., *T. livida* v. d. Wulp и *T. lesnei* Pierre). Поэтому как таксономический признак, степень развития крыльев может быть использована главным образом для видовой диагностики долгоножек. Реже она характерна для таксонов родового и подродового рангов.

Особенности окраски, рисунка и хетотаксии крыловой пластинки характеризуют также преимущественно отдельные виды или группы их в пределах родов или подродов. Например, во многих подродах рода *Tipula* окраска и рисунок крыльев развивались параллельно, от более примитивных к более специализованным типам, следуя в этом отношении закону гомологических рядов акад. Вавилова. Так, в подроде *Vestiplex* по мере специализации его представителей усиливается тенденция к редукции мраморного рисунка крыльев, а в подроде

Lunatipula имеются почти все градации — от мраморных до одноцветных крыльев.

Напротив, жилкование крыльев может быть использовано в таксономических целях почти исключительно для разграничения надвидовых таксонов, начиная от подродов и до подсемейств и практически почти не пригодно для диагностики отдельных видов.

Ж у ж ж а л ь ц а, расположенные на вершинах метаплевральных анэпистернов сразу же позади брюшных отделов мезоплевральных плевротергитов,

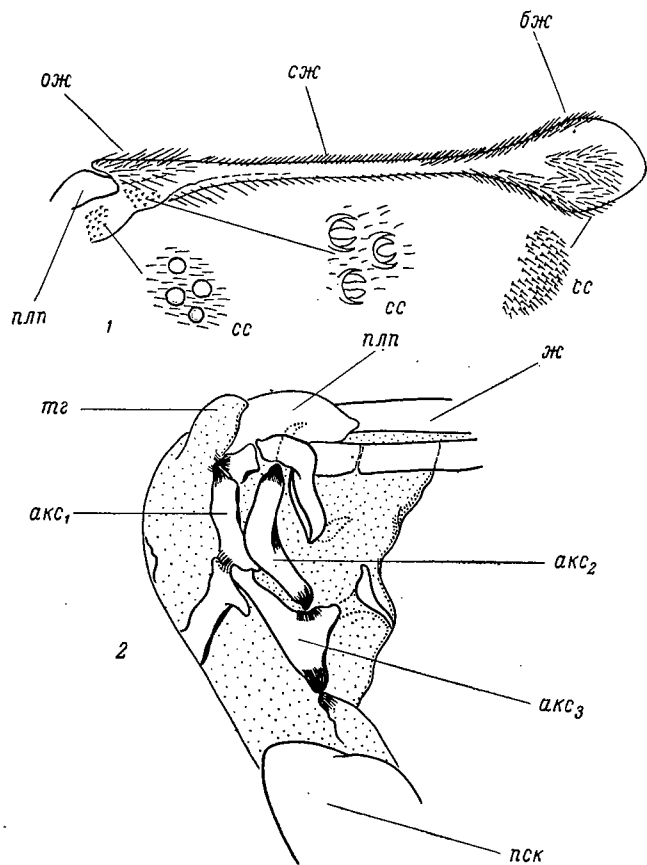


Рис. 23. Общий вид (1) и схема сочленения с грудью (2) жужжальца долгоножки *Tipula* (*Lunatipula*) sp. По Рису и Феррису.

бж — булава жужжальца, ож — основание жужжальца, сж — стебелек жужжальца, сс — сенсиллы. Остальные обозначения как на рис. 10 и 19.

хорошо развиты у подавляющего большинства долгоножек. С плеврами груди они сочленены по тому же принципу, что и крылья, посредством довольно сложной системы аксиллярных склеритов, детально исследованных Рисом и Феррисом (Rees, Ferris, 1939) (рис. 23, 2). Форма жужжалец приближенно булавовидная (рис. 23, 1).

Каждое жужжальце состоит из 3 довольно явственно выраженных частей: более или менее конического основания (рис. 23, ож), удлинённого стержневидного стебелька (рис. 23, сж) и расширенной вершинной булавы, или головки (рис. 23, бж).

Основание жужжалец снаружи с поперечными рядами сенсорных органов, имеющих вид микроскопических сосочков; проксимальнее их нередко заметны следы нерезко выраженных продольных утолщений, которые Рис и Феррис

(Rees, Ferris, 1939) предположительно рассматривают как рудименты основания продольных крыловых жилок.

Стебелек жужжалец внутри полый, с нервным тяжем, заходящим дистально в булаву; поверхность стебелька по краям с довольно густыми, но короткими полуприлегающими щетинками, длина его обычно в 10—14 раз больше толщины.

Булава жужжалец тоже полая, асимметричная, несколько расширенная вентрально; форма ее неправильно овальная или округло-ромбическая, поверхность латерально с глубокой бороздкой, в проксимальной половине с многочисленными короткими полуприлегающими щетинками, а на вершине с группой сенсорных сосочков. Форма и расположение последних на жужжальцах *Tipula lateralis* Mg. и *T. vernalis* Mg. описаны Вейнландом (Weinland, 1891).

Отдельные части жужжалец окрашены по-разному: стебелек их чаще всего светлый — желтоватый или коричневатый, а основание более темное — коричневое или бурое; булава по большей части тоже темная, иногда со светлой вершиной.

Жужжальца функционируют в тесной координации с крыльями, редуцированной и модифицированной второй парой которых они являются. В полете они определяют его направление, а также служат органом равновесия; как побочные им приписывают и слуховые функции. Иннервация жужжалец и ее связь с сенсиллами подробно исследована на примере *T. paludosa* Mg. Зацвиловичским (Začwilichowski, 1934b).

Редукция жужжалец, как очень редкое явление, отмечена лишь у некоторых микроштерных видов семейства. Например, у самок альпийских *T. cisalpina* Ried. и *T. hemipterandra* Bezzi жужжальца имеют вид небольших гиподермальных мешочков, совершенно лишенных каких бы то ни было следов отшнурованной булавы (Hemmingsen, 1956a). У видов со слегка укороченными крыльями жужжальца, напротив, нередко длиннее, чем обычно.

Ввиду того что во всем семействе долгоножек строение жужжалец отличается большим разнообразием, для таксономических целей оно практически не используется.

Б р ю ш к о и г е н и т а л и и

Б р ю ш к о долгоножек, выполняющее в основном пищеварительные и репродуктивные функции, стройное, длинное, примерно в 8—12 раз длиннее своего максимального поперечника (рис. 1, б). В большинстве систематических групп семейства оно не достигает вершины крыльев и лишь у самок отдельных видов немного выступает за нее. Необычайно длинным физиогастрическим брюшком, далеко выступающим за вершину крыльев, в палеарктической фауне характеризуются самки некоторых *Tipula* s. str. (*T. paludosa* Mg.) и *Odonatisca* (*T. juncea* Mg.), а за пределами Палеарктики — самки *Nippotipula* и *Longurio*.

У самцов долгоножек брюшко более или менее цилиндрическое, иногда слегка сдавленное латерально; у зрелых самок, если рассматривать его сверху, — нерезко веретеновидное, слегка суженное при основании и заостренное к вершине.

Своеобразная форма брюшка свойственна некоторым австралийским *Leptotarsus*. Например, у *L. macquartii* Guér. оно дорсовентрально явственно уплощено и сильно расширено в дистальной части, как бы предвзя форму брюшка у короткоусых двукрылых; по сравнению с обычным для долгоножек типом оно сильно укорочено и едва достигает середины длины крыльев. Сильно укороченное брюшко характерно также для самок палеарктических *Tipula* из группы «*saginata*».

Основание брюшка широко сочленено посредством интрасегментальной перепонки с каудальным краем заднегрудного отдела; никакой перетяжки между брюшком и грудью у долгоножек, как и у прочих типолоидных, нет.

Самцы с девяти-, самки с десятичлениковым брюшком; счет сегментам ведется от основания к вершине брюшка, порядковые номера их принято обозна-

чать римскими цифрами. Каждый сегмент брюшка состоит из трех явственно обособленных отделов: непарного спинного склерита, именуемого тергитом, также непарного брюшного склерита, носящего название стернита, или вен-трита, и парных полуперепончатых бочков, или плевритов. Последние заметны лишь у только что вышедших из куколок самцов, покровы которых еще не успели затвердеть, и у зрелых самок с наполненным яйцами брюшком. Обычно же плевриты скрыты в виде продольных складок под боковыми краями тергитов, прикрывающими сверху боковые края стернитов. На плевральных перепонках I—VII сегментов брюшка расположены попарно брюшные дыхальца, которые своим строением принципиально не отличаются от грудных, но значительно меньше их (рис. 10, ∂_3).⁹

I сегмент брюшка явственно поперечный, не длиннее или даже короче своего поперечника; основание его дорсально слегка вырезано в виде неглубокой, не всегда явственной поперечной дуги; его стернит, по-видимому, всегда цельный, без следов расчленения на три обособленных склерита, характерного для комаров-цилиндротомид (Reus, 1952). II сегмент самый длинный, по большей части в 1.5—2 раза длиннее своей наибольшей ширины, следующие постепенно укорачиваются по направлению к вершине брюшка, которая заканчивается у самцов гипопигием, а у самок — яйцекомом.

Некоторые исследователи предполагают, что у долгоножек истинный I сегмент брюшка смещен на интрасегментальную перепонку между грудным и брюшным отделами, редуцирован и в связи с этим снаружи не заметен. Соответственно I видимый сегмент брюшка они считают фактически II $\frac{1}{2}$ (Berlese, 1909; Bodenheimer, 1924a; Sellke, 1936). II видимый сегмент брюшка долгоножек со своей стороны производит впечатление сложного образования, возникшего путем слияния двух первичных сегментов. Он примерно вдвое длиннее следующего сегмента, темный рисунок на нем по сравнению с остальными сегментами, как правило, удвоен, а темных поперечных вдавлений (мест, к которым изнутри прикреплены мышцы) не одна пара, как на прочих сегментах, а тоже две; к этому можно добавить, что у некоторых долгоножек (например, у *Tanyptera atrata* L.) стернит II видимого сегмента брюшка состоит также из двух обособленных склеритов (Hemmingen, 1962).

Если считать I видимый сегмент брюшка долгоножек фактически II, а II видимый — сложным образованием, включающим два первичных сегмента, то общее количество брюшных метамеров приходится увеличить с 9—10 до 10—11 или даже до 11—12, что вызывает ряд затруднений в сравнительно-морфологическом толковании строения вершины брюшка. В частности, при этом генитальным оказывается не IX, а X или даже XI сегмент, что идет вразрез с современными сравнительно-морфологическими воззрениями, а для объяснения природы ряда рудиментарных склеритов яйцекомма самки приходится произвольно принять, что количество первичных сегментов брюшка насекомых превышало 12, что также неприемлемо. Поэтому нет достаточных оснований допускать как редукцию I истинного сегмента, так и слияние двух первичных сегментов брюшка долгоножек, так как это не подтверждается и анатомическими данными. Более вероятно, что у долгоножек в области II видимого сегмента брюшка наблюдается тенденция к удлинению и вторичной дифференциации склеритов в связи с общим удлинением брюшка, обусловленным особенностями откладки самками яиц в ряде групп семейства и эволюцией последнего в целом в направлении более высокой ксерофилии.

Поверхность брюшка никогда не бывает совершенно голой. Она равномерно, но редко покрыта сравнительно короткими полуприлегающими волосками, размеры которых несколько увеличиваются на дистальных сегментах; косматым брюшко бывает тоже очень редко, да и то лишь при основании, у некоторых

высокоспециализированных *Tipula* (*T. setigera* Sav.) и *Nephrotoma* (*N. villosa* Sav.).

Для ряда долгоножек характерно наличие на тергитах и стернитах брюшка по обе стороны их средней линии своеобразных групп крупных блестящих точек, собранных в короткие поперечные ряды. На II сегменте последние расположены обычно при основании и у середины его длины, на остальных сегментах — в их проксимальной части; реже аналогичные образования, морфологическая природа которых еще требует выяснения, имеются и у заднего края сегментов.

В окраске и рисунке брюшка долгоножек имеются определенные закономерности. У более примитивных форм оно обычно светлых, желтоватых или коричневатых, у специализированных — более темных серых и черно-бурых тонов; боковые и задние края тергитов почти всегда светлые, белесоватые или желтоватые. Дорсально брюшко лишь изредка одноцветное, чаще же с продольными темными полосами. В группах с земноводными личинками обычно имеются две темные боковые полосы, а в группах с почвообитающими личинками — дополнительно еще и темная спинная полоса, которая к вершине брюшка по большей части расширяется, образуя тут часто характерный темный предвершинный пояс. Спинная полоса или непрерывная, или узко прервана на сочленениях сегментов, образуя на диске тергитов обособленные удлиненные штрихи или пятна. Последние могут быть удлиненно-прямоугольными, трапециевидными и треугольными (*Nephrotoma*, некоторые *Stenophora*) или фигурными (многие *Stenophorinae*). Иногда спинные пятна в дистальной части тергитов расширяются латерально, образуя темные поперечные пояски, которые нередко сливаются с темными боковыми полосами брюшка. Очевидно, за счет расширения таких поясков, сопровождавшегося одновременной редукцией пятен в проксимальной части тергитов, образовалась так называемая кольчатая окраска брюшка, когда на нем более светлые желтые или рыжие поперечные перевязи чередуются с более темными, черными или бурыми, как это, например, характерно для некоторых специализированных *Nephrotoma* (*N. crocata* L. и др.) и *Tipula* (*T. vermiculata* Sav., некоторые *Formotipula* Mats.).

В одних группах долгоножек поверхность брюшка матовая или лишь слабо блестящая (типулидная окраска, свойственная большинству *Tipula* L.), в других — лаково-блестящая (нефротомная окраска, свойственная большинству *Nephrotoma* Mg. и *Stenophorinae*). Своеобразную бархатисто-черную основную окраску брюшка имеют некоторые *Formotipula* Mats. и *Nephrotoma* Mg.

Будучи весьма однообразным во всем семействе, строение брюшка долгоножек практически не имеет таксономического значения. Более существенными с таксономической точки зрения являются его окраска и рисунок, которые могут быть специфическими не только для отдельных видов и подвидов, но и для более высоких таксономических единиц до родов и триб включительно.

Полость брюшка, кроме сильно развитого жирового тела, заполняют кишечный тракт (его средний и задний отделы), аорта, две пары основных трахеальных стволов, нервная цепочка и репродуктивные органы, топография которых описана Нейманом (Neumann, 1958).

Вершина брюшка модифицирована у самцов долгоножек в гипопигий, а у самок — в яйцеком, из которых первый морфологически и функционально приспособлен к акту оплодотворения, а второй, кроме того, также к откладке яиц (Hardy, 1944).

В типичных случаях г и п о п г и й (рис. 1, *gn*; 24) представляет собою более или менее явственно утолщенное, слегка сдавленное с боков и уплощенное сзади образование, расположенное под тупым углом к продольной оси тела; реже он лишь слабо дифференцирован и как бы является непосредственным продолжением брюшка (тропические *Megistocera*, некоторые палеарктические *Tipula*). В ряде систематических групп он очень сильно, почти булавообразно (многие *Lunatipula*) или яйцевидно вздут (*Tanyptera*).

У многих *Stenophorinae* и некоторых *Tipula* (более специализированные виды *Vestiplex*) гипопигий очень круто загнут вверх и вперед, благодаря чему его

⁹ Нейман (Neumann, 1958) ошибочно считает, что у *Tipula paludosa* Mg. дыхальца имеются лишь на II—VIII сегментах брюшка; фактически у этого вида, как и у всех долгоножек, пару стигм несет также и I брюшной сегмент.

спинная сторона принимает почти вентральное, а брюшная — почти дорсальное положение, которое они имеют в так называемом инвертированном гипопигии (*hypopygium circumversum*) высших короткоусых двукрылых. Разница лишь в том, что у долгоножек гипопигий повернут в таких случаях почти на 180° не вокруг продольной оси тела, как у короткоусых, а вокруг своей собственной поперечной оси, в связи с чем его вершина ориентирована не назад, как обычно, а вперед; гипопигию такого типа может быть присвоено название ложноинвертированного (*hypopygium pseudocircumversum*). Истинная инверсия гипопигия

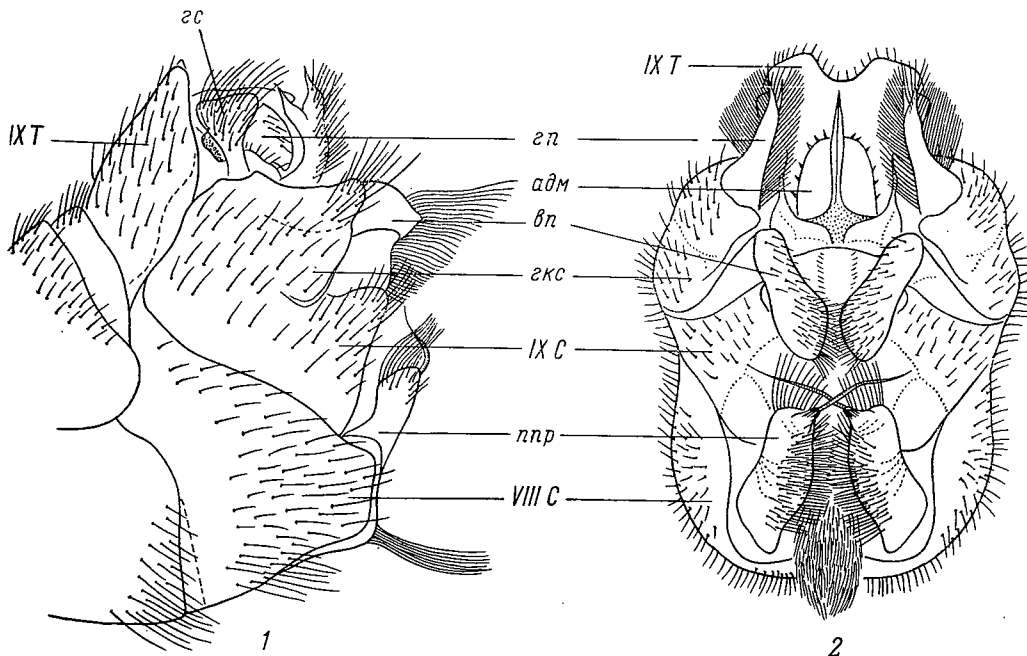


Рис. 24. Гипопигий самца долгоножки *Tipula (Lunatipula) soosi* Mnnhs.

1 — вид сбоку, 2 — вид сверху. адм — админиккулум, ep — вершинные придатки IX стернита, гкс — гоноксит, ep — гоноплеврит, гс — гоностиль, пар — парные придатки VIII стернита, C — стернит, T — тергит.

в семействе долгоножек — редкое исключение и отмечена лишь в тропических родах *Megistocera* и *Brachypremna*, у видов которых VIII сегмент перевернут частично, примерно на 90°, а IX — полностью, на 180° (Frommer, 1963).

Обычно принято считать, что в состав гипопигия у долгоножек входит только IX сегмент, поскольку у самцов длинноусых двукрылых именно он служит генитальным (Snodgrass, 1903a, 1904; Mannheims, 1951). Такая точка зрения является, однако, формальной. Составными частями гипопигия должны считаться все дистальные склериты брюшка, которые прямо или косвенно связаны с репродуктивными функциями последнего. С этой точки зрения гипопигий долгоножек кроме IX сегмента несомненно включает и VIII стернит. Даже в тех случаях, когда последний сохраняет свой примитивный сегментальный характер, он топографически всегда играет роль опорной пластинки в отношении смещенного каудально IX стернита и прикрывает снизу генитальную камеру. Еще нагляднее принадлежность VIII стернита к гипопигию видна в тех систематических группах семейства, где он принимает хотя и вспомогательное, но непосредственное участие в акте совокупления. Такую роль VIII стернит играет, например, у многих *Savtshenkia* и *Lunatipula* (Hemmingsen, 1954, 1962), а предположительно — и в ряде других подродов рода *Tipula* L., где в связи со сменой функций он подвергся и значительной морфологической модификации, сделавшей его

резко отличным от всех прочих стернитов брюшка. Поэтому ниже автор, вслед за Вестгоффом (Westhoff, 1882) и Лакшевицем (Lackschewitz, 1936) рассматривает VIII стернит как неотъемлемую составную часть гипопигия.

Применительно к цилиндротомидам Пеус (Peus, 1952) включает в состав гипопигия также VIII тергит брюшка, так как в этом семействе последний обнаруживает тенденцию к частичной или даже полной редукции, обусловленной давлением, которое оказывает на него размещенный под углом к нему IX тергит. Аналогичная тенденция, выраженная в укорочении VIII тергита по сравнению с более проксимальными, имеет место также у долгоножек. Но у них она никогда не заходит так далеко, как у цилиндротомид (*Lunatipula*, *Vestiplex*, *Odonatiscia*), и VIII тергит всегда остается примитивным поперечным склеритом, не принимающим, по-видимому, ни прямого, ни косвенного участия в акте оплодотворения.

Сводом гипопигия, прикрывающим его сверху, служит IX тергит. Обычно он отделен от соответствующего стернита латеральными полуперепончатыми швами (рис. 25, 2, 3), которые в ряде систематических групп семейства могут быть, однако, частично или даже полностью редуцированы. При этом в результате срастания тергита и стернита IX сегмента образуется цельный поперечный ободок, носящий название генитального кольца (рис. 25, 1). Последнее, выполняя роль опорной рамы, с одной стороны, придает гипопигию большую механическую прочность, а с другой — стабильно фиксирует основные склериты его по отношению друг к другу. Морфологически генитальное кольцо, по-видимому, гомологично так называемому базальному кольцу (гонобазису) гипопигия мошек и ряда других длинноусых двукрылых.

Цельным генитальным кольцом характеризуется гипопигий многих земноводных (*Yamatotipula*, *Acutipula*) и некоторых примитивных почвообитающих групп долгоножек (*Tipula* s. str.); реже оно имеется в более специализованных почвообитающих группах семейства (*Vestiplex*, отдельные виды *Lunatipula*).

В типичных случаях IX тергит представляет поперечную или удлиненную склеротизованную пластинку со слегка суженной вершиной и более или менее покатыми вниз боками (рис. 26); очень сильно он удлинен у большинства *Stenacroscelis* и в подроде *Beringotipula* из рода *Tipula*. Диск IX тергита обычно разделен продольной медиальной бороздкой на две слегка выпуклые доли, поверхность которых несет полуприлегающие щетинки, направленные вершинами назад и лишь как редкое исключение вперед (*Tipula tumidicornis* Lund.).

Вершина IX тергита только у немногих видов семейства (некоторые *Pterelachisus*, *Lunatipula* и др.) почти прямо усечена, обычно же более или менее сильно модифицирована. В зависимости от характера модификации его вершинной части строение IX тергита может быть сведено к двум основным типам: выступчатому и выемчатому.

Выступчатый IX тергит снабжен на вершине более или менее крупным медиальным выступом, который обычно зачернен и усажен черными микроскопическими шипиками, а нередко также довольно глубоко раздвоен (рис. 26, 1, 2). Иногда медиальный выступ бывает еще фланкирован небольшими зубчиками (некоторые *Yamatotipula*). Боковые (задние) углы IX тергита выступчатого типа в большинстве случаев закруглены или притуплены, реже вытянуты назад в зубцевидные выступы (например, у *Tipula pruinosa* Wied.).

Выемчатый IX тергит снабжен на вершине более или менее глубокой медиальной выемкой, ограниченной двумя боковыми (вершинными) выступами. Дно выемки в середине часто с маленьким дополнительным вырезом или вооружено зубчиками, число которых может варьировать от одного до трех (рис. 26, 3, 4); иногда эти зубчики сильно увеличены и достигают размеров крупных клиновидных выступов.

IX тергит выступчатого типа особенно характерен для архаических земноводных (*Yamatotipula*, *Acutipula*) и примитивных почвообитающих (*Tipula* s. str.), а выемчатый — для более специализованных и молодых групп рода *Tipula* (*Pterelachisus*, *Oreomyza*, *Lunatipula*).

Очень своеобразно модифицирована вершина IX тергита у рода *Prionocera* (рис. 185 и др.). Она почти прямо усечена и снабжена тремя парами выступов: зубцевидными или клиновидными боковыми, обычно когте- или клювовидными

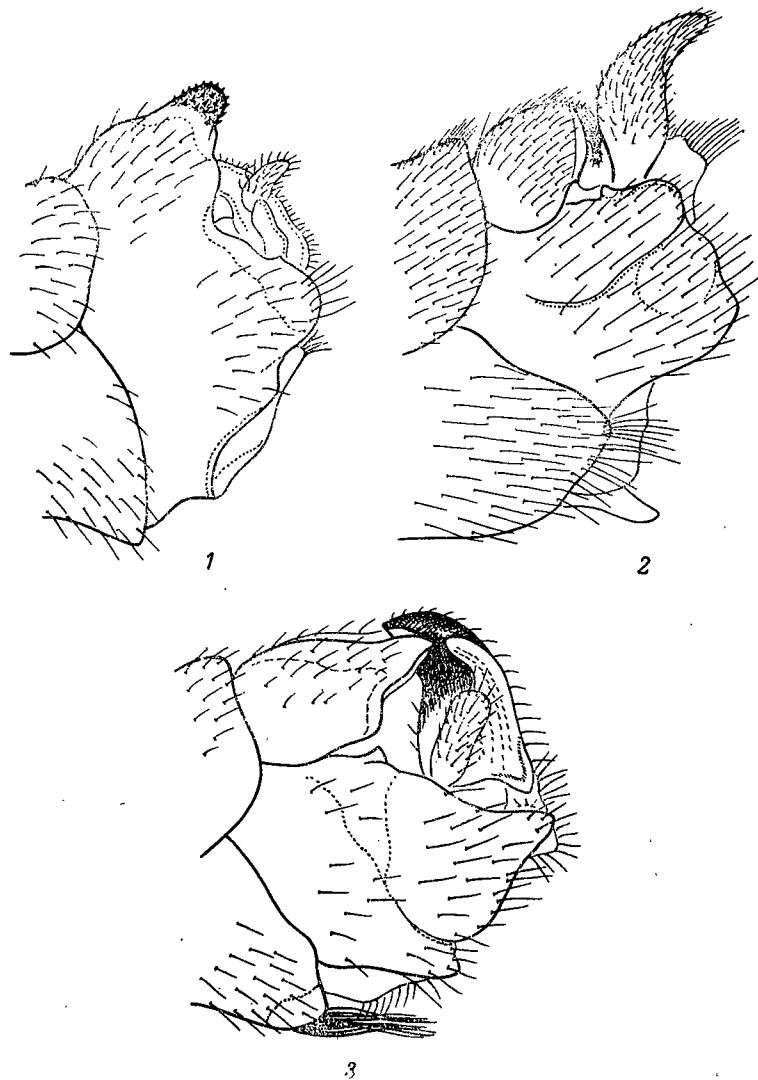


Рис. 25. Основные типы гипоцигия самцов долгоножек. По Савченко.

1 — *Tipula (Yamatotipula) pruinosa* Wied., 2 — *T. (Lunatipula) cinerella* Pierre, 3 — *Nephrotoma austriaca* Mnchs.

серединными и тупоконическими либо лопастевидными спинными, расположенными на диске тергита несколько дорсальнее и латеральнее срединных выступов.

Высокой степени специализации строение IX тергита достигает у большинства *Vestiplex*, причем модификация его идет либо в направлении сильной склеротизации и усложнения (рис. 26, 5), либо, наоборот, в направлении мембранизации и редукции диска (рис. 26, 6). В первом случае IX тергит снабжен медиально особой склеротизованной «дорожкой», заканчивающейся спереди склеротизованной скобочкой (группы «*scripta*» и «*erectiloba*»), или почти целиком видоизменен в очень крупную склеротизованную площадку, которая вместе с окружающими ее латерально и фронтально зазубренными бортиками образует

подобие черпака, или блюдца¹⁰ (группы «*excisa*» и «*leucoprocta*», рис. 26, 5). Во втором случае на месте медиальной бороздки образуется перепоночка, которая делит тергит пополам на две целиком обособленные части; в ходе дальнейшей редукции эта перепоночка в дистальной части исчезает, в связи с чем тут

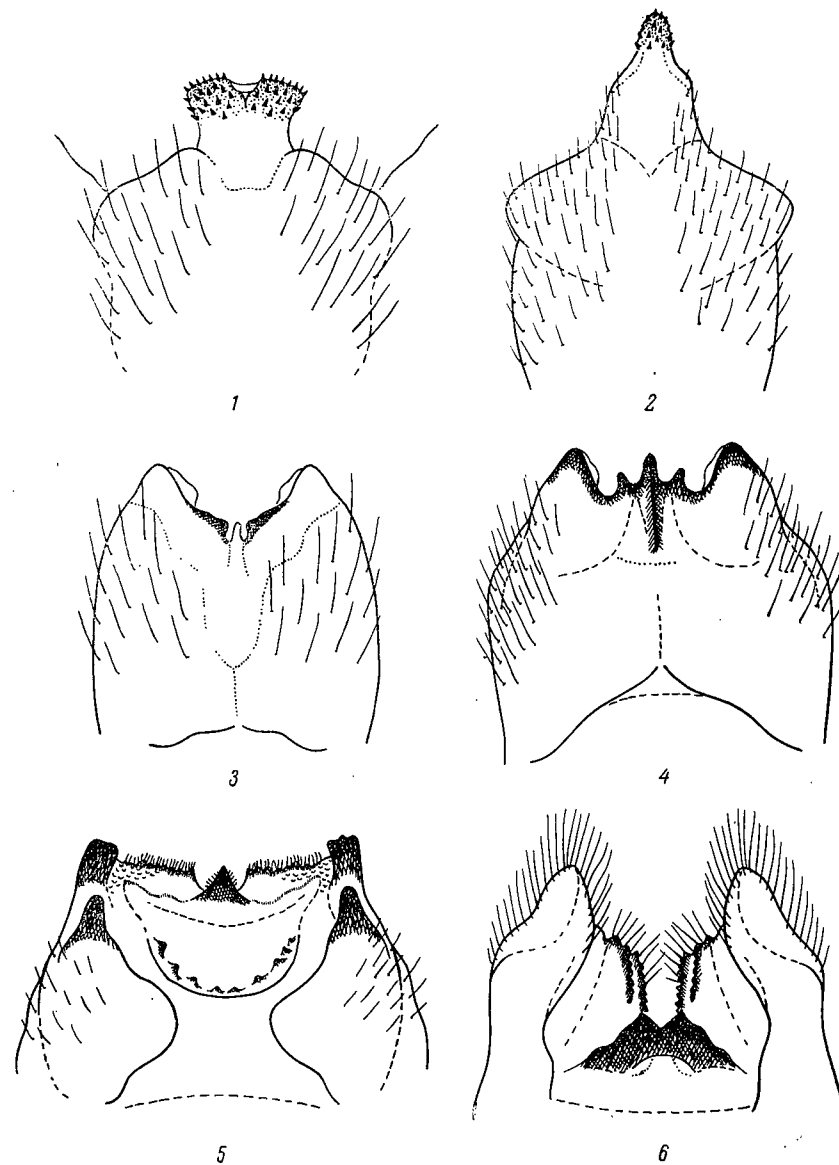


Рис. 26. Основные типы IX тергита самцов долгоножек. По Савченко.

1 — *Tipula (Yamatotipula) montium* Egg., 2 — *T. (Acutipula) kuzuensis* Al., 3 — *T. (Pterelachisus) hortulana* Mg., 4 — *T. (Oreomyza) crassiventris* Ried., 5 — *T. (Vestiplex) excisa* Schumm., 6 — *T. (V.) rubripes* Schumm.

образуется очень глубокая выемка, а сам тергит почти целиком втягивается в предыдущий сегмент брюшка, так что от него остаются лишь две разъединенные лопастевидные доли, едва выступающие из-под VIII тергита латерально наружу (ряд видов из групп «*virgatula*» и «*nubeculosa*»).

Нижняя (внутренняя) поверхность IX тергита в дистальной части обычно тоже усложнена: вооружена зубцами (многие *Savtshenka*, *Lunatipula* и др.),

¹⁰ «Saucer» англоязычных авторов.

снабжена скобочкой, вытянутой в 2—4 шипа (многие *Arctotipula*), образует широкую поперечную складку в виде кармана (некоторые *Mediotipula*) и т. п. В большинстве случаев выступы нижней поверхности тергита играют роль фиксаторов положения яйцеклада самки в гипопигии самца во время копуляции.

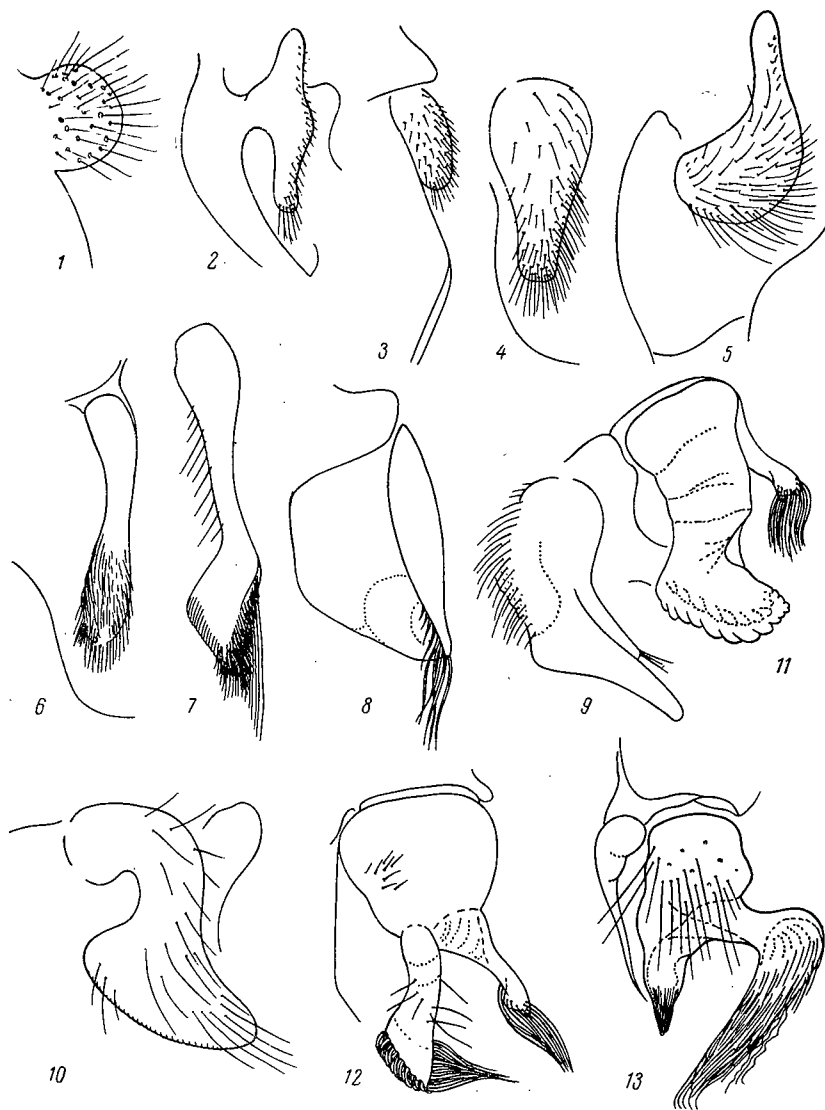


Рис. 27. Различные типы верхних придатков IX стернита самцов долгоножек. По Мангеймсу (1—10), Савченко (11—13).

1 — *Dolichopeza albipes* (Ström.), 2 — *Tipula* (*Platytipula*) *melanoceros* Schumm., 3 — *T.* (*Lunatipula*) *imbicilla* Lw., 4 — *T.* (*L.*) *dolores* Mnnhs., 5 — *T.* (*L.*) *dilatata* Schumm., 6 — *T.* (*L.*) *livida* v. d. Wulp., 7 — *T.* (*L.*) *heros* Egg., 8 — *T.* (*L.*) *cava* Ried., 9 — *T.* (*L.*) *bispina seguyi* Mnnhs., 10 — *T.* (*L.*) *auriculata* Mnnhs., 11 — *T.* (*L.*) *macropyga* Sav., 12 — *T.* (*L.*) *mima* Sav., 13 — *T.* (*L.*) *theowaldi* Sav.

Никаких подвижно сочлененных придатков на IX тергите, как правило, не бывает.

Расположенный каудальнее, чем стерниты прегенитальных сегментов брюшка, IX стернит ограничивает гипопигий по бокам, снизу и сзади, охватывая в виде полукольца просвет под вершиной IX тергита, ведущий в полость гипопигия. Размеры этого просвета в разных систематических группах семейства сильно варьируют. Максимальных размеров он достигает, например, у ряда

Lunatipula (группы «*truncata*» и «*fascipennis*»), которые имеют гипопигий открытого типа, характеризующийся далеко идущей редукцией IX стернита. В более специализированных группах рода *Tanyptera*, IX стернит которых сзади очень сильно вытянут вверх, просвет гипопигия имеет вид крайне узкой поперечной щели (закрытый тип гипопигия).

Чрезвычайно крупный IX стернит свойствен неарктическим *Hesperotipula* Al. В этой группе долгоножек он загибается на спинку, почти или даже целиком вытесняя отсюда сильно редуцированные VIII и IX тергиты (Alexander, 1947a).

Задний край IX стернита обычно снабжен срединной выемкой, имеющей полукруглую, U-образную, прямоугольную или угловидную форму (рис. 24, 2). В отдельных случаях она почти достигает основания склерита (некоторые *Yamatotipula* и *Lunatipula*), но чаще глубина ее не превышает половины его длины; иногда выемка очень сильно редуцирована или едва намечена (многие *Vestipter*). В ряде систематических групп семейства к боковым углам заднекрайней выемки IX стернита примыкает пара опушенных придатков, свободные концы которых направлены вниз и реже назад (группы «*lamentaria*» и «*helvola*») и несут в типичных случаях по кисточке или пучку щетинок (рис. 24, 2; 27, 1—10). Эти придатки, условно названные верхними, могут иметь обратнотрушевидную, полшаровидную, стержневидную, реже коническую или булавовидную форму; иногда форма их неправильная. Сильно усложненные верхние придатки характерны, например, для видов группы «*pachyprocta*» из подрода *Lunatipula*; они часто модифицированы на вершине в склеротизованные пластинки, а по внутреннему краю снабжены крупным, часто причудливо изогнутым выступом (рис. 27, 11—13).

В отличие от типичных случаев, у некоторых *Yamatotipula* из группы «*quadrivittata*» верхние придатки расположены не у боковых углов, а на дне заднекрайней выемки IX стернита и направлены свободными концами соответственно не вниз, а вверх. Иногда на месте верхних придатков имеется лишь пара небольших опушенных бугорков (*Tipula* s. str., некоторые *Pterelachisus*).

С IX стернитом верхние придатки сочленены обычно не непосредственно, а при помощи дополнительных склеритов, которые в простейших случаях имеют вид неправильных пластинок (*Tipula* s. str.), а в более специализированных группах (различные *Lunatipula*) могут приобретать самую разнообразную форму. С IX стернитом дополнительные склериты соединены проксимально посредством перепоночки, которая явственно различима лишь на препаратах. Верхние придатки сочленяются с наружными дистальными углами дополнительных склеритов.

Функциональное назначение и морфологическая природа верхних придатков IX стернита еще не выяснены. Наиболее правдоподобно, что они являются коксоподитами рудиментарного X стернита брюшка, представленного у самцов долгоножек дополнительными склеритами. В пользу такой точки зрения говорит, с одной стороны, каудальное положение дополнительных склеритов по отношению к IX стерниту, а с другой — топографическая связь с дополнительными склеритами полового отверстия самцов, расположенного у двукрылых нормально на границе IX и X стернитов брюшка.

Ниже заднекрайней выемки IX стернит снабжен продольным медиальным разрезом, который обычно затянут светлой эластичной перепоночкой *membrana obturatoria* (например, у многих *Yamatotipula*, *Pterelachisus* и др.) или продольным тупым килем (многие *Savtshenkia*, *Nephrotoma* и др.), который может быть вытянут в непарный пальце- или клиновидный выступ (некоторые *Lunatipula* и *Nephrotoma*). У ряда *Stenophora* этот киль достигает необычайного развития и приобретает вид крупного, свободно свисающего вниз ланцетовидного или торчащего назад клиновидного выступа. У *Nigrotipula* проксимальная часть кия IX стернита модифицирована в торчащий назад полуперепончатый язычок с желобовидно загнутыми вверх краями.

К вершине IX стернита латерально часто примыкает пара крупных склеритов треугольной, прямоугольной или полукруглой формы (рис. 24, жс).

Иногда эти склериты достигают основания (некоторые *Nephrotoma*), чаще же лишь середины или вершинной трети длины стернита. В первом случае они отделены от последнего полным продольным швом, во втором — шов между ними может быть только полным, но не прямым, а угловидно или дуговидно изогнутым (рис. 25, 2), либо частично редуцированным (рис. 25, 3); при редукции части шва чаще сохраняется его брюшная, или вентральная, и реже передняя, или проксимальная, ветвь.

Snodgrass (Snodgrass, 1904) считает парные обособленные склериты на вершине IX стернита самцов долгоножек плевритами IX сегмента. Соответственно с этим он видит в наличии между ними и стернитом цельного продольного шва признак примитивности, а в укорочении и тем более редукции последнего — признак более высокой специализации гипопигия. Справедливое в пределах отдельных систематических групп семейства, для него в целом это положение является, однако, мало обоснованным, так как названный шов может иметь различное развитие и при низкой, и при высокой специализации гипопигия, а полной редукции подвергается чаще как раз не в более специализованных почвообитающих и древесных, а в архаических земноводных группах семейства.

По современным воззрениям на строение гипопигия тигулоидных вообще и долгоножек в частности (Edwards, 1938; Alexander, 1942b; Snodgrass, 1957, и др.), парные латеральные склериты на вершине IX стернита являются не плевритами, а гонококситы, т. е. базальными члениками наружных половых придатков самцов. У долгоножек они в большинстве случаев неподвижно сращены со стернитом. Исключение составляют лишь архаические тропические *Megistocera*, *Brachypremna* и *Longurio*, у которых, как и у лимонид, гонококситы еще явно обособлены от стернита и сохраняют свою первичную автономность (Frommer, 1963).

В отдельных систематических группах семейства свободные вершины гонококситов модифицированы: вытянуты в роговидные (группы «*scripta*» и «*exisa*» из подрода *Vestiplex*, группа «*zimini*» из подрода *Lunaticipula*), зубцевидные (группа «*livida*» из того же подрода) или стержневидные выступы, вершины которых могут быть раздвоены (*Tipula coquilletiana* Al.) либо расширены в виде плоской лопаточки с широко закругленным, реже вооруженным зубцами свободным концом (группа «*macrolabis*» из подрода *Lunaticipula*).

Иногда между гонококситами и IX стернитом у верхнего края последнего вклиниваются еще два небольших более или менее треугольных склерита (рис. 25, 2), которые могут быть названы парагонококситами. Они особенно четко обособлены у многих *Lunaticipula* и некоторых *Vestiplex*; у большинства долгоножек их нет.

Верхний край гонококситов снаружи обычно двувыемчатый, а мезально образует узкую перемычку, ограничивающую удлиненную впадину, которая служит местом приращения к гонококситу наружных половых придатков гипопигия. Последних у долгоножек, за немногими исключениями, две пары: внешняя (рис. 24, *gc*) и внутренняя (рис. 24, *gn*). С гонококситами наружные половые придатки сочленяются по тому же принципу, что и вертлуги ног с тазами, т. е. посредством двух сочленовных бугорков, расположенных при основании каждого из внутренних придатков; внешние придатки сочленяются аналогичным способом, но не с гонококситами, а с внутренними придатками.

Внешние придатки (гоностили) в типичных случаях представляют собой сравнительно простые, уплощенные латерально образования, торчащие на вершине гипопигия почти вертикально вверх и обычно соприкасающиеся свободными концами с вершиной IX тергита, а иногда и друг с другом. Форма гоностилей отличается большим разнообразием (рис. 28, 29). Удлиненные параллельносторонние гоностили называются стержневидными, слегка утолщенные в средней части и суженные к тупо заостренной вершине — веретенновидными, угловидно расширенные в средней части и суженные к вершине — листовидными, односторонне расширенные в проксимальной или средней части и суженные к вершине — ланцетовидными, слегка утолщенные на вершине — палице-

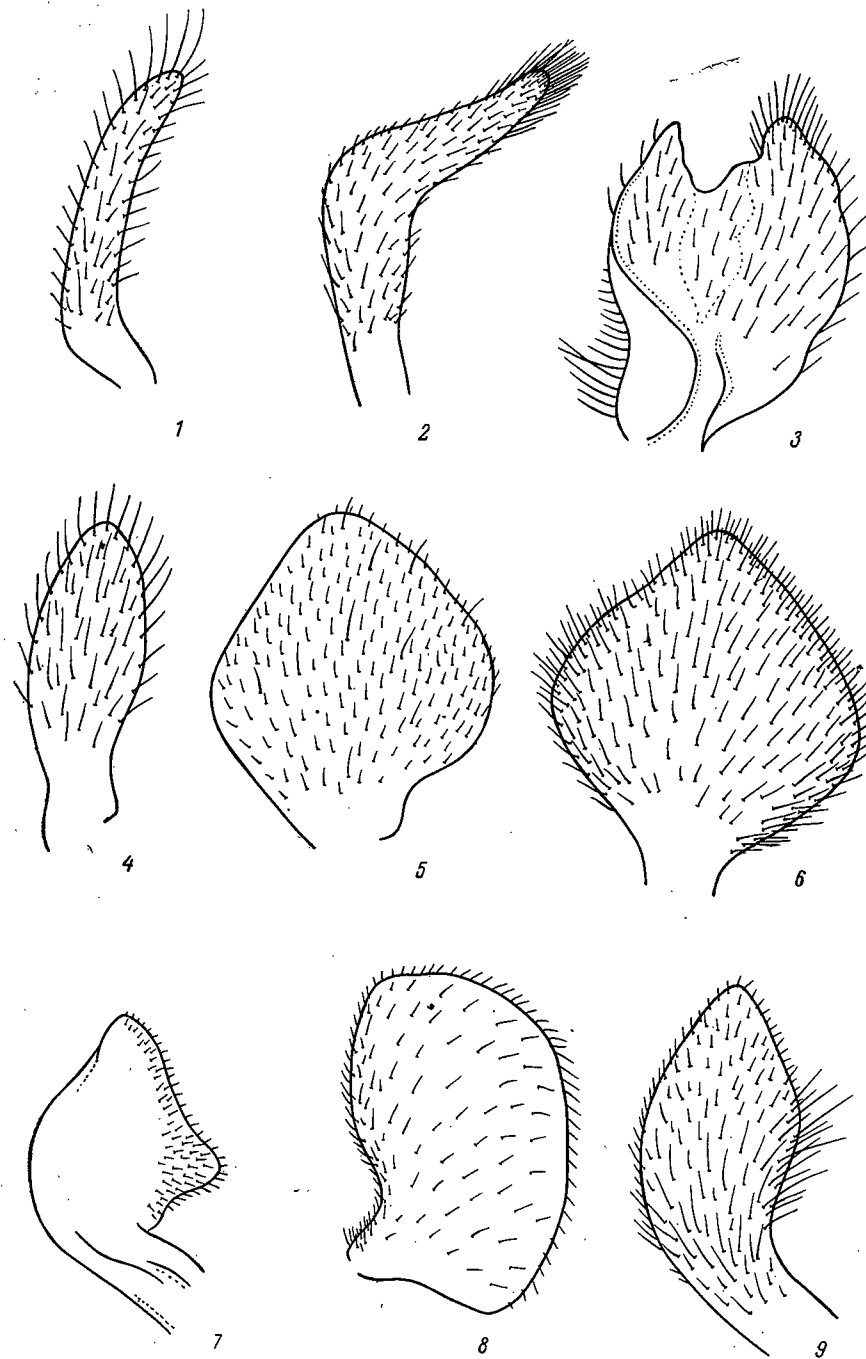


Рис. 28. Различные типы гоностилей самцов долгоножек. По Маннгеймсу (1, 2, 5, 8, 9), Савченко (3, 4, 6, 7).

1 — *Dolichocheza hispanica* Mnnhs., 2 — *Tipula* (*Schummelia*) *varicornis* Schumm., 3 — *T. (Acutipula) brunnatiana* Al., 4 — *T. (Yamatotipula) lucifera* Sav., 5 — *T. (Y.) couckeii* Tonm., 6 — *T. (Y.) nova* Walk., 7 — *T. (Y.) incana* Sav., 8 — *T. (Arctotipula) besselsi* O.-S., 9 — *T. (Acutipula) schmidti* Mnnhs.

видными, постепенно расширяющиеся у вершины в виде веера — бокаловидными, расширенными на вершине в виде более или менее симметричного диска — булавовидными, дуговидно изогнутые назад — бумеранговидными, изогнутые вперед или назад под почти прямым углом — ступневидными, имеющие неопре-

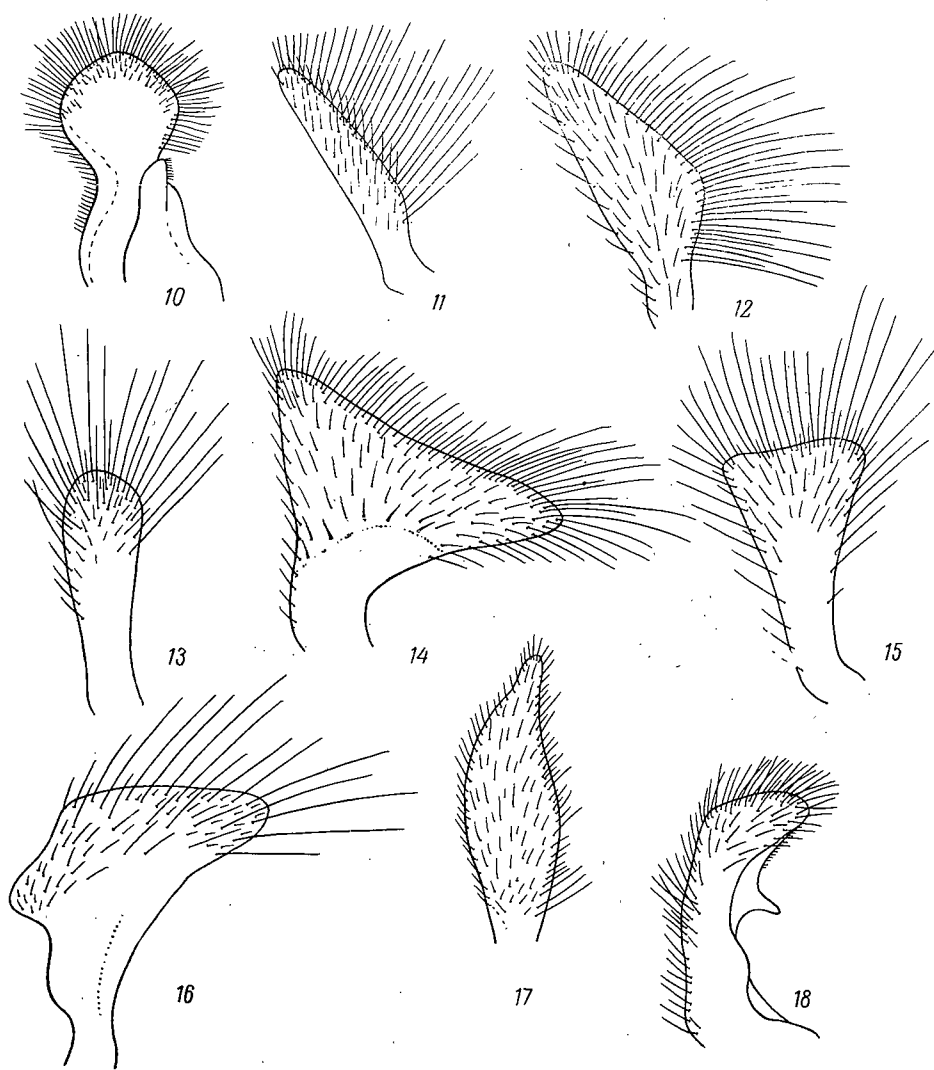


Рис. 29. Различные типы гоностил самцов долгоножек (продолжение). По Маннгеймсу (11, 13—18), Савченко (10, 12).

10 — *Tipula (Vestiplex) nubila* Sav., 11 — *T. (Lunatipula) micropeliostigma* Mnnhs., 12 — *T. (L.) lithophila* Sav., 13 — *T. (L.) semipeliostigma* Mnnhs., 14 — *T. (L.) subacuminata* Mnnhs., 15 — *T. (L.) cypris* Mnnhs., 16 — *T. (L.) cava* Ried., 17 — *Nephrotoma beckeri* Mnnhs., 18 — *Nigrotipula nigra* L.

деленную форму — неправильными. В пределах отдельных типов гоностил в свою очередь можно различать узко- и широкобокаловидные, узко- и широколистовидные, узко- и широколанцетовидные и т. д.

Иногда гоностили бывают сложены по вертикальной оси пополам или причудливо изогнуты и вооружены на внутренней поверхности киями, зубцами и т. п. В первом случае их называют двустворчатыми (некоторые *Bellardina* и *Stenophora*), во втором — сложными (многие *Stenophora*).

Как редкое исключение гоностили могут быть вооружены сзади зачерненным зубцевидным (некоторые *Nephrotoma*) или шиповидным выступом (многие *Sav-*

tshenkia); так же редко вершина их бывает раздвоена (*Tipula chimaera* Sav.) или вооружена микроскопическими черными шипиками. Наружная поверхность гоностил обычно покрыта редкими полуприлегающими щетинками, из которых дистальные часто достигают большой длины; концами эти щетинки направлены вверх, и только у некоторых aberrantных видов из рода *Tipula* — вниз.

Своеобразное изменение положения гоностил отмечено у более специализованных видов рода *Tanyptera*. В связи с сужением наружного просвета гипопития до степени узкой поперечной щели внешние гоностили расположены у них не вертикально, а в горизонтальной плоскости, наподобие жерновов.

У современных долгоножек гоностили играют, по-видимому, роль второстепенного образования, механически защищающего снаружи внутренние придатки и очевидно утратившего свои первоначальные более активные функции. На это указывает их простое строение в большинстве систематических групп семейства, а также то, что они обычно не принимают участия в акте совокупления. Как и всякий орган с затухающими функциями, гоностили нередко обнаруживают тенденцию к редукции: они очень плохо развиты у многих *Luna-*

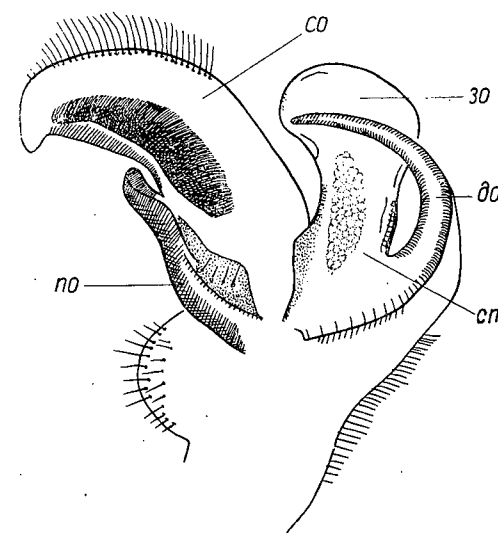


Рис. 30. Строение гоноплевритов самца долгоножки *Tipula (s. str.) paludosa* Mg. По Маннгеймсу.

do — дополнительный отдел, zo — задний отдел, no — передний отдел, co — средний, или основной, отдел, sp — сенсорная площадка.

tipula из группы «*truncata*» и практически отсутствуют у всех *Formotipula* и у *Lunatipula* из группы «*fascipennis*».

С другой стороны, упомянутые выше примеры усложненного строения и гипертрофированного развития гоностил дают основания предполагать, что в некоторых систематических группах семейства эти придатки наделены активными функциями и, возможно, принимают непосредственное участие в акте копуляции. Наблюдения в этом направлении весьма желательны.

В отличие от гоностил внутренние придатки, или гоноплевриты, характеризуются чрезвычайно разнообразным и часто довольно сложным строением, которое до сих пор еще не сведено к какому-либо общему плану (рис. 30—32). У разных видов семейства в гоноплевритах можно различить от одного до четырех более или менее дифференцированных отделов. Лакшевиц (Lackschewitz, 1936) и Маннгеймс (Mannheims, 1951, 1952, 1953) обозначают эти отделы порядковыми номерами от заднего к переднему. Самый задний (каудальный) отдел обозначается соответственно цифрой 1, а самый передний (фронтальный) — цифрой 4. Неудобство такой системы обозначения заключается в том, что гоноплевриты имеют четыре отдела лишь в сравнительно немногих систематических группах семейства, например, у *Tipula s. str.*, части *Acutipula* и некоторых других. Значительно чаще таких отделов всего три или даже два. При этом гомология их у гоноплевритов различного строения еще не установлена, в связи с чем в каждом конкретном случае возникает затруднение, каким номером обозначать тот или иной отдел, если их меньше четырех.

Из этого затруднения легко выйти, приняв за основной один из отделов гоноплевритов, имеющий во всех систематических группах семейства более или менее однотипное и стабильное строение, характерное для всего семейства долгоножек в целом. Таким основным отделом в схеме Лакшевица является тре-

тий. В отличие от прочих отделов, строение которых сильно варьирует и по большей части имеет лишь видовое или групповое значение, основной отдел всегда вытянут на вершине вперед в характерный клювовидный выступ (клюв),

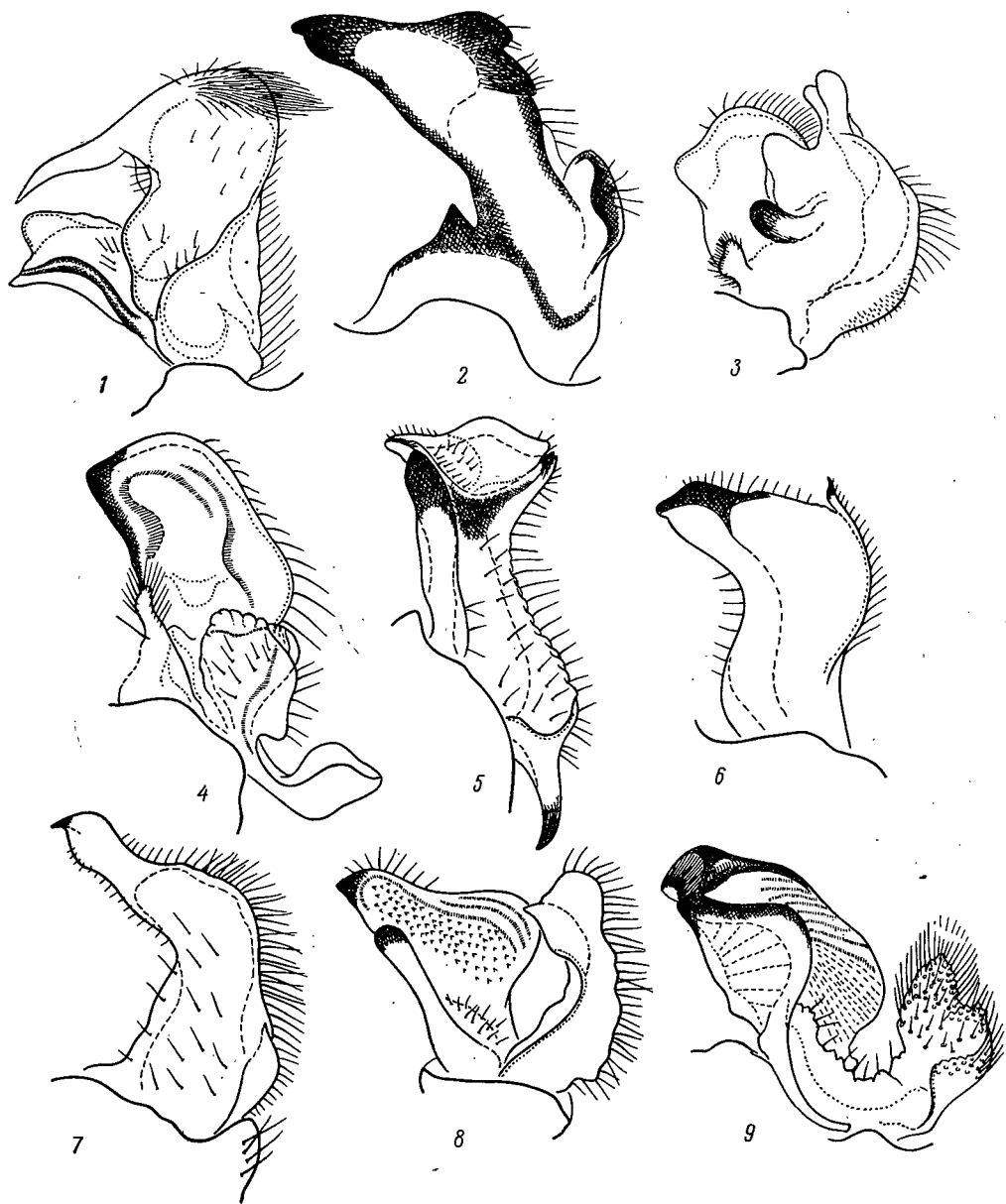


Рис. 31. Различные типы гоноплевритов самцов долгоножек. По Савченко.

1 — *Tipula (Acutipula) acanthophora* Al., 2 — *T. (Arctotipula) besselsi* O.-S., 3 — *T. (Yamatotipula) parvincta* Al., 4 — *T. (Savitshenkia) signata* Staeg., 5 — *T. (Pterelachisus) irrorata* Mcq., 6 — *T. (Vestiplex) scripta* Mg., 7 — *T. (V.) arctica* Curt., 8 — *T. (Lunatipula) sublanata* Sav., 9 — *T. (L.) livida* v. d. Wulp.

по которому его легко узнать. Очень часто его верхний край оторочен полуперепончатым гребнем, которого не бывает ни на одном другом отделе. Если позади основного нет других отделов, то его наружная поверхность нередко несет сенсорные площадки ячеистой структуры (рис. 30, *en*). За редкими исключениями (некоторые наиболее специализированные *Vestiplex*) спереди к основному отделу примыкает передний отдел, имеющий вид косой пластинки с расширенной и за-

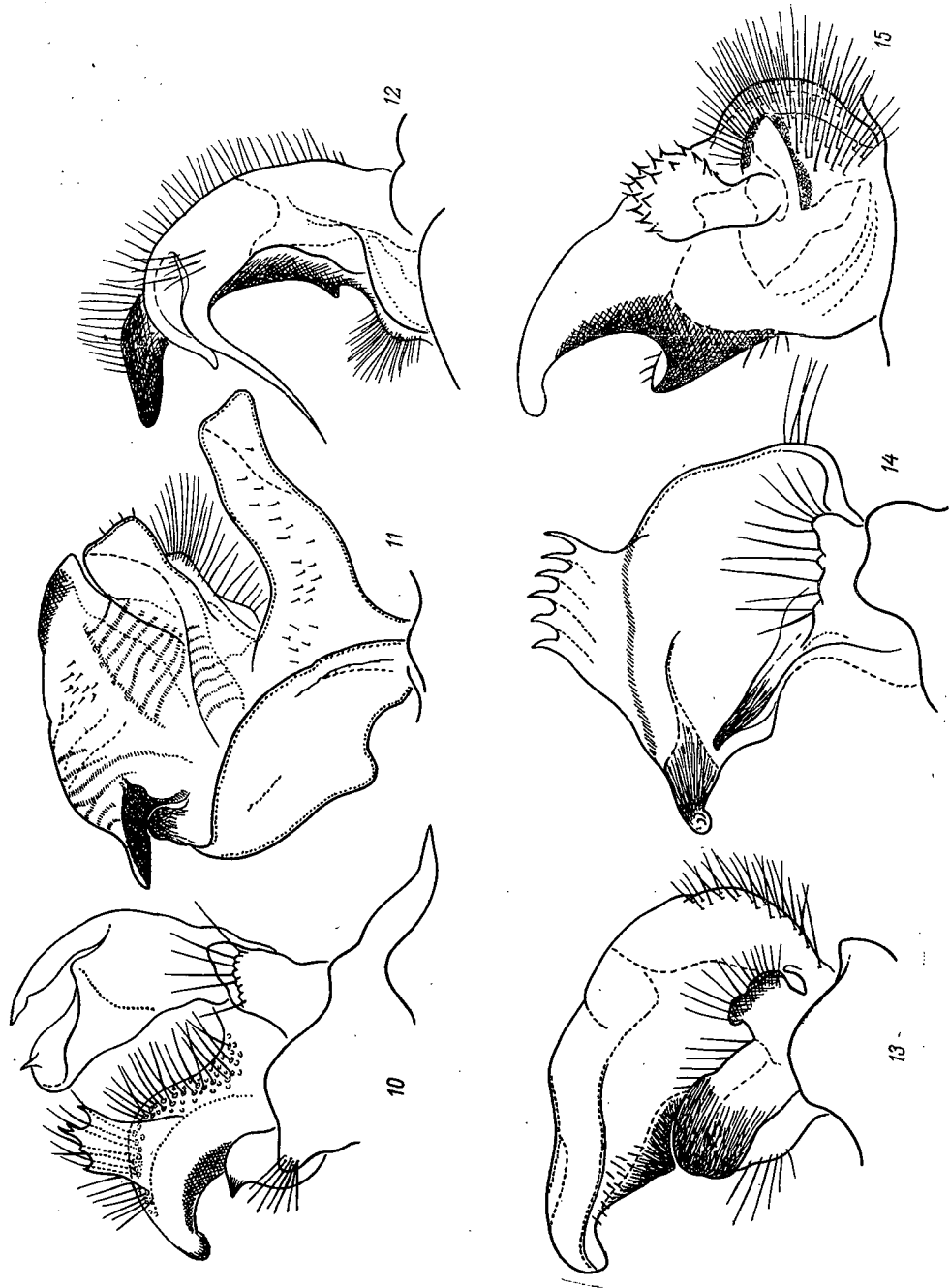


Рис. 32. Различные типы гоноплевритов самцов долгоножек. По Савченко.

10 — *Tipula (Lunatipula) fascipennis* Mg., 11 — *T. (Odonatitica) priblofen-sis* Al., 12 — *Nigrotipula nigra* L., 13 — *Nephrotoma pratensis* Mg., 14 — *N. parvirostra* Al., 15 — *Tanyptera atrata* L.

темненной вершиной. Все образования, лежащие позади основного отдела, если они имеются, являются, по-видимому, вторичными. Непосредственно к основному отделу каудально примыкает задний отдел, очевидно, обособившийся от основного отдела в процессе его усложнения. Это хорошо видно на примере ряда близких видов подрода *Pterelachisus* (рис. 33), а также подтверждается смещением па задний отдел сенсорных площадок, связанных нормально с основным (средним) отделом.

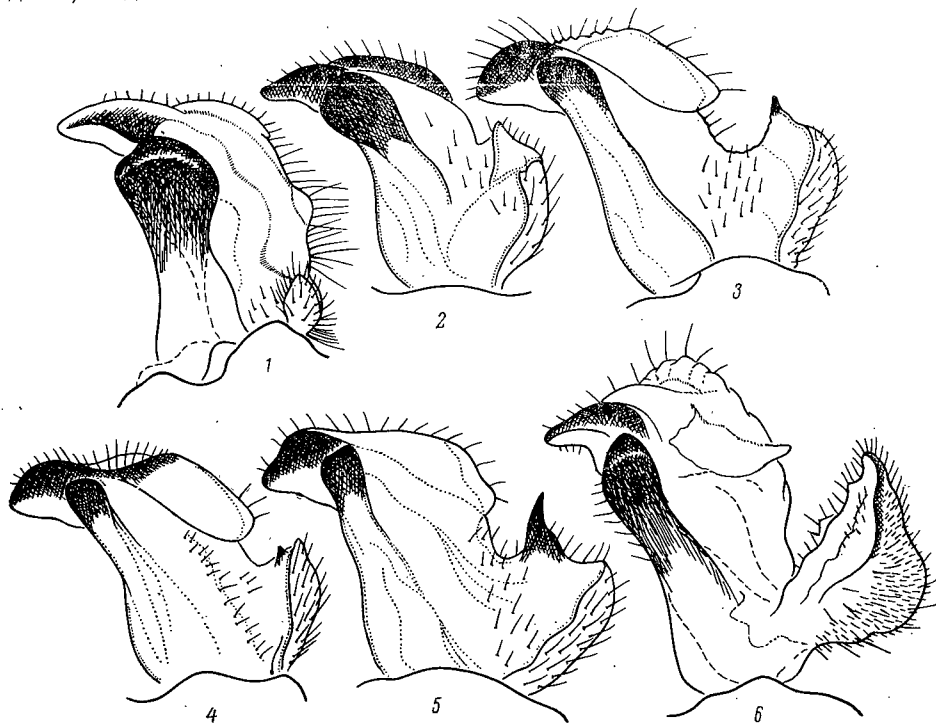


Рис. 33. Последовательность дифференциации гоноплевритов на отделы у самцов долгоножек из подрода *Pterelachisus* Rond. рода *Tipula* L.

1 — *T. (P.) cinereocincta* Lund., 2 — *T. (P.) luridirostris* Schumm., 3 — *T. (P.) pontica* Sav., 4 — *T. (P.) variipennis* Mg., 5 — *T. (P.) pseudovariipennis* Cz., 6 — *T. (P.) kurlensis* Sav.

Задний отдел — внешне наиболее разнообразная по строению часть гоноплевритов, форма которой, однако, весьма постоянна и специфична для отдельных видов.

Самую каудальную часть гоноплевритов, которую Лакшевиц и Маннгеймс обозначают цифрой 1, очевидно, следует рассматривать как дополнительный выступ заднего отдела, образовавшийся за счет дифференциации последнего (Alexander, 1956). Встречаясь в семействе долгоножек сравнительно редко (*Tipula* s. str., некоторые *Acutipula*), он имеет довольно постоянную форму массивного, слегка изогнутого вперед шипа (рис. 30, до).

Края гоноплевритов обычно несут довольно длинные и мягкие, а наружная поверхность — более короткие и жесткие, иногда почти шиповидные щетинки; последние чаще всего бывают сосредоточены на границе основного и переднего отделов, а также на диске заднего отдела, но иногда имеются и на его вершине (*Tipula* s. str., некоторые *Yamatotipula* и *Mediotipula*).

В полости гипопигия гоноплевриты расположены в состоянии покоя более или менее вертикально, с небольшим наклоном вперед и внутрь; вершины их при этом обычно соприкасаются как друг с другом, так и с внутренней (нижней) поверхностью IX тергита. У копулировавших самцов гоноплевриты нередко

выпячены наружу, а у наиболее специализованных видов *Tanyptera* занимают, как и гоностили, не вертикальное, а почти горизонтальное положение в полости гипопигия.

При спаривании гоноплевриты выполняют очень важную функцию своеобразных зажимов, фиксирующих гипопигий в определенном положении к генитальной камере яйцевода и тем самым облегчающих введение пениса в половое отверстие самки.

С морфологической точки зрения наружные половые придатки вместе с гонококситы рассматриваются как гомологи членистых конечностей прегенитальных сегментов, видоизмененные в связи со смелой функцией. Согласно субкокксальной теории происхождения этих придатков, гонококситы типолоидных гомологичны тазикам, а гоностили и гоноплевриты — первичным гоноподитам, видоизмененной частью которых они являются (Рубцов, 1953). С этой точки зрения гоностили, которые сочленены не с гонококситами, а с гоноплевритами, можно, по-видимому, рассматривать как модифицированный экзоподит первичных гоноподитов. Менее ясна морфологическая природа парагонококситов. Если учесть, что у долгоножек IX стернит в целом смещен каудально, то при нормальном положении его парагонококситы были бы расположены по отношению к гонококситам в проксимально-каудальном положении. Это позволяет предположительно рассматривать их в качестве базальной части гонококситов, отделенной от последних базикоксальным швом, и гомологизировать их с меронами тазиков ног.

Наиболее простой частью гипопигия, ограничивающей его снизу, является VIII стернит. Обычно это поперечная склеротизованная пластинка с загнутыми вверх боками и слегка суженной, а иногда и вытянутой назад вершиной; поверхность его покрыта сравнительно редкими полуприлегающими щетинками, на вершине склерита часто более густыми и длинными, чем на остальной поверхности. Как и на других склеритах гипопигия, щетинки VIII стернита нормально ориентированы назад и лишь очень редко вниз или даже вперед (*Tipula tumidicornis* Lund.).

Первый этап специализации VIII стернита сводится обычно к усложнению его хетотаксии. Например, у некоторых *Acutipula* и *Nephrotoma* VIII стернит снабжен снизу бахромкой длинных свисающих щетинок; в группе «*onusta*» из подрода *Lunatipula* вдоль его медиальной линии тянется густая щетка щетинок, достигающая середины длины или даже вершины. В ряде групп семейства стернит снабжен на вершине одним или несколькими (2—3, реже 4) пучками длинных или щеточкой более коротких щетинок (многие *Pterelachisus*, *Oreomyza* и *Lunatipula*).

Иногда на вершине VIII стернита имеется медиальный разрез, по краям обрамленный бахромкой длинных щетинок (некоторые *Savtshenkia* и *Nephrotoma*), или же выемка (*Nephrotoma*), в отдельных случаях затянута светлой перепончатой (группа «*crassicornis*» из подрода *Oreomyza*).

На более высоком этапе специализации вершина VIII стернита подвергается модификации, сопровождающейся образованием выступов, которые представляют собою непосредственное удлинение склерита, или придатков, отделенных от склерита участком тонкой, слабо склеротизованной кутикулы.

Непарные выступы в виде изогнутого шипа, утолщенного язычка, треугольной пластинки или булавовидно утолщенного на конце стержня характерны для многих *Nephrotoma* (группы «*cornicina*», «*quadrifaria*», «*serristyla*» и др.), а также для некоторых *Lunatipula*, у которых они могут достигать размера очень крупного челноковидного образования (некоторые виды группы «*saginata*»). Большим развитием непарного выступа VIII стернита характеризуются *Niprotipula* и особенно многие *Savtshenkia*. У последних этот выступ на конце часто сильно, почти пузыревидно вздут, раздвоен и покрыт микроскопическими черными шипиками, а снизу у дна разреза нередко вооружен еще массивным зубцом. У западноевропейского *Tipula staegeri* Niels. доли выступа имеют вид очень длинных колбовидных образований.

Парные выступы VIII стернита известны, например, у некоторых *Nephrotoma* (*N. lundbecki* J. Niels.), *Acutipula* (группа «*bipenicillata*») и *Lunatipula* (группа «*saginata*»). Обычно они имеют вид более или менее крупных латеральных бугорков на вершине стернита и несут по пучку щетинок.

Непарный придаток в виде небольшой поперечной пластинки с пучком необычайно длинных щетинок на вершине специфичен для некоторых *Lunatipula* из группы «*falcata*», а в виде довольно длинного, но коротко опушенного язычка — всем *Odonatisca*. У ряда *Lunatipula* (группы «*truncata*») и особенно «*fascipennis*») этот придаток модифицирован в густо опушенную вертикальную пластинку, смещенную на внутреннюю (верхнюю) поверхность VIII стернита.

Ложнонепарным является вершинный придаток VIII стернита у видов *Schummelia*, образовавшийся путем срастания по внутреннему краю двух парных придатков, первоначально, по-видимому, развивавшихся обособленно.

Парные придатки в виде небольших длинно опушенных язычков имеются у многих *Formotipula* и *Oreomyza* и у некоторых наиболее специализованных *Pterelachisus* (группа «*irrorata*»). Особенного разнообразия и развития они достигают у видов подрода *Lunatipula*. Размеры и форма их сильно варьируют. В одних случаях это небольшие пузыревидные вздутия (группа «*selenis*»), в других — массивные цилиндрические, тупоконические или даже щупальцевидные образования (*Tipula gondattii* Al.). Вершины их простые (группы «*bistilata*» и «*flaccida*») или вооружены шипами, которые в отдельных случаях модифицированы в склеротизованные пластинки (*T. truncata* Lw. и *T. arnoldii* Sav.) или зубцы (*T. theowaldi* Sav.).

Чаще всего каждый из парных придатков несет на вершине по одному шипу, направленному более или менее горизонтально в мезальном направлении (группы «*lunata*», «*pachyprocta*», «*macroselema*», «*pelio stigma*», «*caucasica*»), реже шипов бывает по два или даже по три (группы «*truncata*» и «*fascipennis*»); как редкое исключение, они бывают ориентированы не мезально, а круто загнуты вниз (*Tipula ariadne* Mnnhs.) или направлены вперед в полость гипопигия (*T. caudatula* Lw.).

Число шипов на парных придатках варьирует не только у разных видов, но и в пределах одного вида. Так, у видов с тремя или двумя шипами на одном из парных придатков факультативно может быть соответственно всего два (*Tipula trispinosa* Lund.) или один шип (*T. bispina* Lw.). Наоборот, у видов с одним шипом парные придатки иногда несут и по два шипа (группы «*pelio stigma*», «*caucasica*»). Описан случай, когда шипы на вершине парных придатков поперечно-ребристые, как рога некоторых антилоп (японский *Tipula annulicornuta* Al.).

По внутреннему краю парные придатки голые (группа «*macroselema*»), большинство видов группы «*truncata*») или с толстыми щетинками, которые направлены косо вверх и внутрь (большинство видов групп «*lunata*» и «*pachyprocta*») или же расположены горизонтально наподобие решетки (группа «*pelio stigma*»). В ряде случаев торчащие вверх пучки щетинок могут быть и на вершинах парных придатков (группы «*lunata*» и «*pelio stigma*»).

У многих *Lunatipula* (группа «*fascipennis*»), отдельные виды группы «*saginata*») и *Lindnerina* Mnnhs. (*Tipula subexcisa* Lund.) одновременно имеются и парные, и непарные придатки.

Морфологическая природа обеих групп придатков VIII стернита не выяснена. На первый взгляд напрашивается предположение, что по крайней мере парные придатки представляют собою кокситы, т. е. рудименты членистых конечностей брюшка, гомологичные гонококситам IX сегмента (Frommer, 1963). И те, и другие действительно нередко имеют сходную мышечную связь с соответствующим стернитом. Однако предположение о коксальной природе парных придатков маловероятно по следующим соображениям. Как правило, парные придатки развиваются на VIII стерните только в сравнительно высоко специализованных группах семейства, а у его архаических представителей отсутствуют. Поэтому, считая их гомологичными членистым конечностям туловища, приходится допустить возможность на более высокой ступени морфогенеза вторичной рекапи-

туляции ранее редуцированного органа, что противоречит правилу Долло о необратимости эволюции (Slabý, Slipka, 1959). Еще труднее объяснить с точки зрения субкоксальной теории природу непарного придатка VIII стернита.

Как парные, так и непарный придатки — несомненно независимые новообразования (Hemmingsen, 1962), которые не могут быть гомологизированы с брюшными конечностями. Более вероятным кажется их развитие путем гипертрофированного разрастания щетинконосных бугорков VIII стернита самцов, получивших вторично некоторую автономию от последнего в связи с мембранизацией их основания. Такой путь развития парных придатков сравнительно легко прослеживается, например, на ряде видов подрода *Lunatipula* (Савченко, 1964а).

Дифференциация выступов и придатков на VIII стерните, по-видимому, обусловлена у долгоножек усложнением его функций. У ряда видов *Savtshenkia* и *Lunatipula* парные придатки VIII стернита выполняют роль зажима, удерживающего во время копуляции яйцеклад самки. Возможно, что аналогичные функции выполняют парные придатки VIII стернита и у некоторых других долгоножек. Как правило, они достигают особого развития у видов со сравнительно быстрым и энергичным полетом, при котором копуляция могла бы очень легко нарушаться в случае недостаточно прочного скрепления гипопигия самца с яйцекладом самки.

Принятая выше для основных частей гипопигия долгоножек рациональная терминология предложена в основном Рубцовым (1953), обосновавшим ее гомонимностью сегментов и конечностей туловища, с одной стороны, с входящими в состав мужских гениталий двукрылых склеритами — с другой. В систематической и сравнительно-морфологической литературе употребляются, однако, и другие термины, сопоставленные в табл. 1.

Таблица 1

Наиболее распространенные наименования частей гипопигия самцов долгоножек

Рациональные	Westhoff, 1882	Alexander, 1942b	Mannheims, 1951
IX тергит	Lamella terminalis supera (lts)	IX tergite	IX. Tergit
IX стернит	Lamella terminalis infera (lti)	IX sternite	IX. Sternit
Гонкоксит	Плеврит IX сегмента	Basistyle	—
Гоностиль	Appendicus externi superior (as)	Outer dististylus (od)	Äussere Anhang
Гоноплеврит	Appendicus externi intermedius (ai)	Inner dististylus (id)	Innere Anhang
Вершинные придатки IX стернита	Appendices externi inferioris (aei)	—	Polsterförmige Anhänge
VIII стернит	Lamella basalis infera (lbi)	VIII sternite	VIII. Sternit
Придатки VIII стернита:			
парные	Appendices basalis duplicatis (abd)	—	Paarige Anhänge
непарный	Appendicus basalis simplex (abs)	—	Unpaariges Anhang

Кроме того, гонококситы называют иногда также просто кокситами, боковыми пластинками (side piece) и коксоподитами, гоностили — клапанами (claspers) и вершинными придатками (apical appendage), а гонококситы и гоностили, взятые вместе, — форцепсами (Snodgrass, 1904; Edwards, 1938; Rees, Ferris, 1939, и др.).

Высланная перепонкой внутренняя полость гипопигия (рис. 34) называется генитальной камерой, так как в ней находятся истинные репродуктивные органы самца, или эдеагус. Спереди генитальная камера достигает по меньшей

мере вершинной части VIII или даже VII сегмента брюшка, но в отдельных случаях (например, у неарктического *Tipula macrophallus* Dietz) может быть настолько удлинена вперед, что заходит даже в полость груди (Frommer, 1963).

Морфологически она представляет собою впячивание дистальной части IX сегмента и связанных с ней рудиментов постгенитальных (X—XII) сегментов брюшка (Snodgrass, 1903, 1904). В частности, полуперепончатая выстилка генитальной камеры является, по-видимому, разросшейся интерсегментальной перепонкой, соединявшей первичные IX и X сегменты брюшка (Neumann, 1958). От первичных постгенитальных сегментов у долгоножек, как и у всех типилоидных, сохранился лишь так называемый проктигер (анальный конус), расположенный в генитальной камере непосредственно под дистальной частью IX тергита.

У подавляющего большинства долгоножек проктигер (рис. 34, 35, *пр*) представляет собою усеченно-коническое полуперепончатое образование, несущее на суженной тупой вершине заднепроходное (анальное) отверстие (рис. 34, *ао*) и рассматриваемое со сравнительно-морфологической точки зрения как первичный XII сегмент (тельсон) брюшка. Позади середины его длины на проктигере часто заметна нарезка поперечная перетяжка, которую Пеус (Peus, 1952) применительно к цилиндротомидам квалифицирует как следы сочленения первичных X и XI сегментов брюшка. Иногда (например, у *Tipula luteipennis* Mg. и *T. paludosa* Mg.) в проксимальной части проктигера дорсолатерально бывают расположены два удлинённых темнопигментированных склерита, которые Нейман именует анальными пластинками (рис. 34, *ап*). Они обычно более или менее явственно обособлены от IX сегмента и, возможно, являются рудиментами X тергита. В других случаях (подроды *Vestiplex* и *Lunatipula* рода *Tipula*) проктигер латерально и проксимально ограничен довольно крупным склеритом в виде рогатки или подковы, обращенной открытой стороной назад (рис. 35, *V*).¹¹ Очевидно тоже гомологичный рудиментам X тергита, этот склерит имеет у отдельных видов специфичную форму, а функционально, подобно анальным пластинкам, служит местом прикрепления мышц, при сокращении которых проктигер втягивается в глубь генитальной камеры.

Нижняя поверхность проктигера медиально явственно вогнута, а проксимально продолжена вперед в довольно длинный слепой трубчатый отросток с грубо гофрированной поверхностью. Последний хорошо развит, например у *Tipula paludosa* Mg. (рис. 34, *сопр*), но, по-видимому, очень сильно редуцирован или даже вовсе отсутствует в ряде более специализированных групп рода *Tipula*.

Обычно проктигер виден снаружи лишь у еще незатвердевших, только что выпедших из куколок особей долгоножек, а также у видов с более или менее редуцированным IX тергитом (многие *Vestiplex*). У вполне сформировавшихся особей с затвердевшими покровами он как бы ссыхается и втягивается под IX тергит. Хорошо развитым, сильно склеротизованным проктигером характеризуются многие виды *Formotipula* из группы «*melanomera*». Никаких следов рудиментов церок на проктигере долгоножек, по-видимому, нет. Расположенный непосредственно под проктигером эдеагус связан у долгоножек перепонкой дорсально с нижней поверхностью проктигера, латерально — с гонокситами (когда они обособлены), а каудально — с IX стернитом. Строение его более или менее детально исследовано лишь в родах *Prionocera* (Tjeder, 1948) и *Nephrotoma* (Brolemann, 1923), а также у отдельных видов рода *Tipula* (Lackschewits, 1936; Neumann, 1958; Frommer, 1963).

Следуя Эдвардсу (Edwards, 1938) и Пеусу (Peus, 1952), в эдеагусе можно различать два основных отдела: внутренний (передний) и наружный (задний).

Внутренним отделом эдеагуса является так называемая центральная везика (семенной пузырь), расположенная дорсально в глубине генитальной камеры,

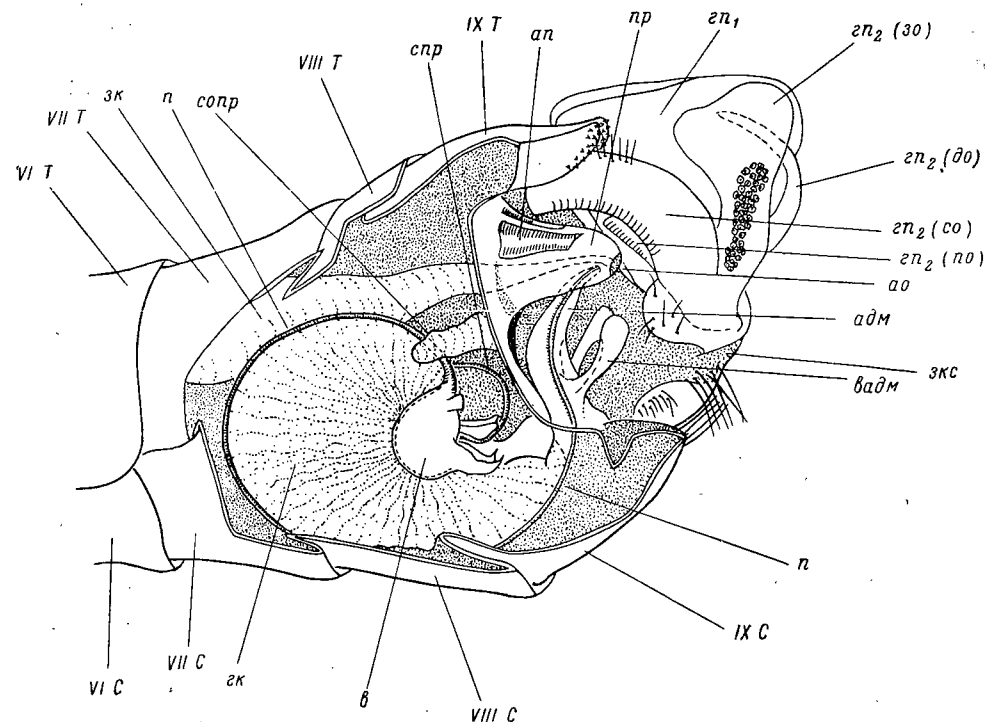


Рис. 34. Продольный разрез вершины брюшка и генитальной камеры самца долгоножки *Tipula* (s. str.) *paludosa* Mg. (мышцы удалены). По Нейману, с изменениями.

ао — анальное отверстие, *ап* — анальная пластинка, *в* — везика или семенной пузырь, *вадм* — ветви админикюлула, *гк* — генитальная камера, *зк* — задняя кишка, *зкс* — задний край стернита, *п* — penis, *пр* — проктигер, *сопр* — слепой отросток проктигера, *спр* — семяпровод (непарный канал). Остальные обозначения как на рис. 24 и 30.

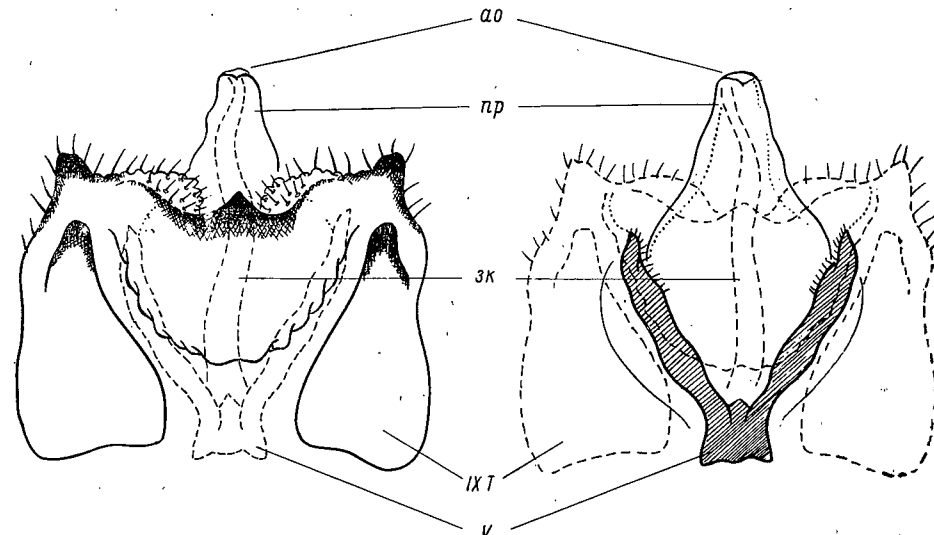


Рис. 35. Рудименты постгенитальных сегментов самца долгоножки *Tipula* (*Vestiplex*) *excisa* Schumm.

V — V-образный склерит. Остальные обозначения как на рис. 24 и 34.

¹¹ По-видимому, этот же склерит упоминается Снодграссом (Snodgrass, 1904) под названием V-образного.

параллельно продольной оси тела или реже под почти прямым углом к ней (рис. 34, *в*). Обычно это довольно массивное, сильно склеротизованное образование неправильно грушевидной или приближенно шаровидной формы с уплощенной спинной (задней) поверхностью.

В типичных случаях везика долгоножек снабжена несколькими крупными склеротизованными аподемальными выростами: непарным спинным (рис. 36, *св*), который носит название срединной, или медиальной, аподемы и двумя парами концевых, из которых проксимальные, расположенные латерально на переднем конце везики (рис. 36, *бб*) называются боковыми, или латеральными (Edwards, 1938; Tjeder, 1948; Mannheim, 1951), а дистальные, расположенные латерально на заднем конце везики (рис. 36, *бб*), могут быть соответственно названы вершинными или дистальными аподемами.¹²

Медиальная аподема чаще всего имеет вид вертикальной или слегка наклонной веерообразной пластинки, расположенной в поперечной плоскости (*Prionocera*, *Dolichopeza*, многие *Lunaticipula*). Иногда она довольно глубоко раздвоена (большинство *Nephrotoma*) или

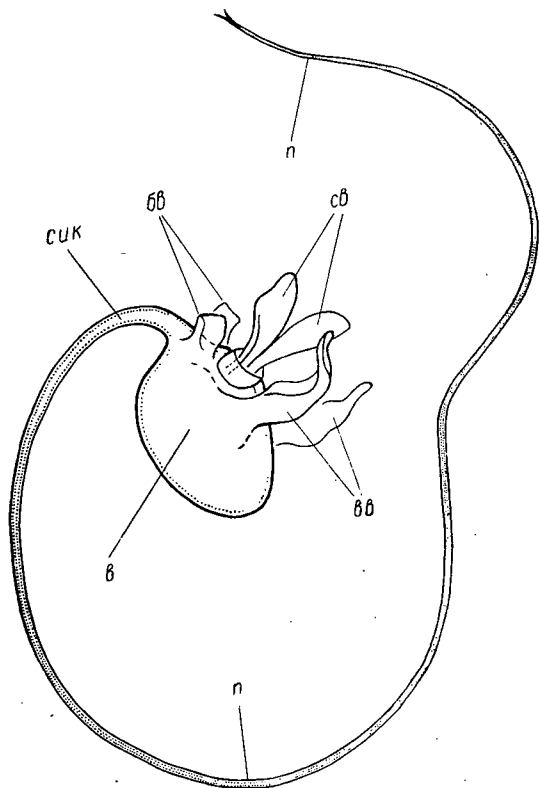


Рис. 36. Передний отдел эдеагуса самца долгоножки *Tipula* (s. str.) *paludosa* Mg. По Савченко.

бб — боковые выросты везики, *св* — спинной вырост везики, *сик* — семязвергательный канал. Остальные обозначения как на рис. 34.

разделена на две целиком обособленные доли, придающие ей вид парного образования (некоторые *Nephrotoma*, большинство *Tipula*). Обычно основание медиальной аподемы чаще или бокаловидно расширено.

Латеральные аподемы имеют вид торчащих вверх или вперед выступов с загнутыми и суженными, а иногда и заостренными вершинами (*Tipula* s. str., некоторые *Nephrotoma*) или распластанных и вытянутых в бок и назад крыловидных пластинок (большинство *Nephrotoma*, многие *Vestiplex* и *Lunaticipula*); иногда они очень сильно редуцированы (некоторые *Pterelachisus*).

Дистальные аподемы представлены обычно более или менее горизонтальными, направленными назад пластинками, которые нередко достигают значительной длины (многие *Lunaticipula*); вершины их часто зазубрены (некоторые *Nephrotoma*) или расширены (некоторые *Pterelachisus*), а иногда также клешневидно загнуты внутрь (многие *Lunaticipula*); у *Tipula* s. str. они смещены на спинку везики, сильно сближены с медиальной аподемой и подобно последней тоже направлены вверх.

Медиальная аподема соединена посредством эластичной перепоночки с округлым вырезом везики и вклинивается основанием в полость последней наподобие втулки; такой характер связи обеспечивает медиальной аподеме извест-

¹² Пеус (Peus, 1952) называет применительно к комарам-цилиндротомидам латеральные аподемы проксимальными, а дистальные — латеродистальными.

ную автононость, благодаря которой ее положение в отношении везики может изменяться. Латеральные и дистальные аподемы сращены с везикой неподвижно и нередко проксимально соединены друг с другом узкими склеротизованными гребнями.

Между основаниями латеральных аподем от проксимальной части везики ответвляется совокупительный орган, или пенис, внутренняя полость которого служит семязвергательным каналом (рис. 34, 37, *п*). Дорсально в везику при основании медиальной аподемы впадает общий непарный проток семяпровода

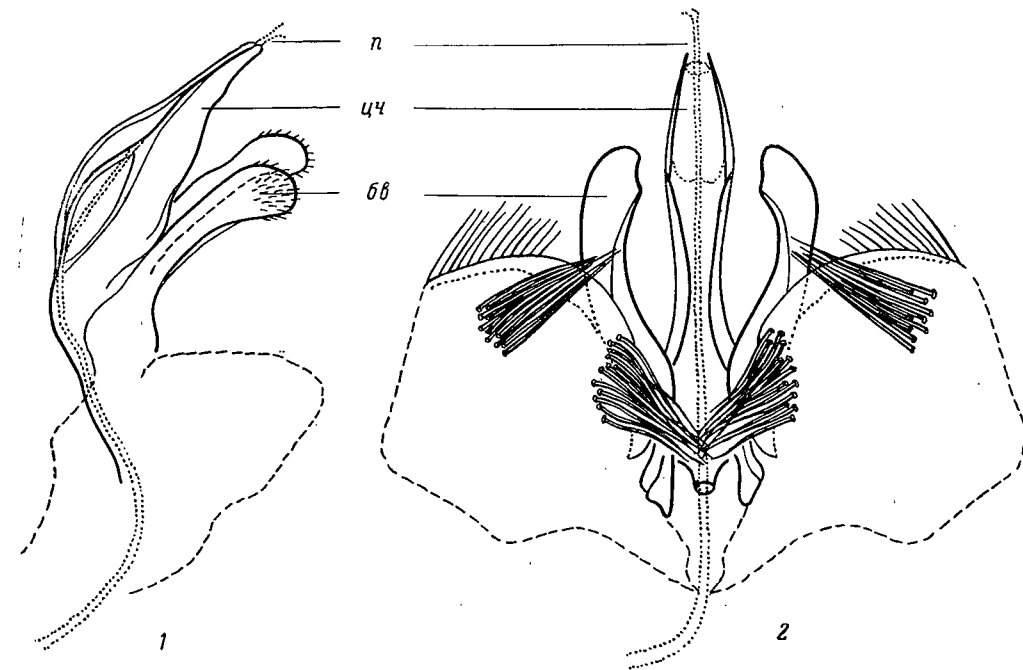


Рис. 37. Задний отдел эдеагуса самца долгоножки *Tipula* (s. str.) *paludosa* Mg. По Савченко. 1 — вид сбоку, 2 — вид сзади. *бб* — боковые ветви админиккулума, *п* — пенис, *чч* — центральная часть админиккулума.

(рис. 34, *спр*), длина которого в разных систематических группах семейства сильно варьирует. Строение семенников и семяпровода долгоножек описано Дюфуром (Dufour, 1851), Холодковским (1905), Кейхениусом (Keuchenius, 1913), Боденгеймером (Bodenheimer, 1923b) и Нейманом (Neumann, 1958).

У ряда видов рода *Nephrotoma* на заднем конце везики между основаниями дистальных аподем имеется еще дополнительный непарный выступ пальце- или копьевидной формы; у *N. analis* Schum. он гипертрофирован до степени длинного трубчатого образования с мягкими полуперепончатými стенками, выполняющего, возможно, секреторные функции.

В целом везика играет роль резервуара для накопления спермы, которая при спаривании выводится из везики наружу через семязвергательный канал. Механизм этого процесса в основном сходен с описанным Пеусом для комаров-цилиндротомид. В обоих случаях он базируется на принципе поршневого насоса, причем цилиндром последнего служит сама везика, а поршнем — ее медиальная аподема. При сокращении антагонистических мышц, соединяющих латеральные и дистальные аподемы с медиальной, основание ее либо погружается в полость везики, либо извлекается из нее. В первом случае происходит выдавливание спермы в семязвергательный канал, во втором — в везику образуется вакуум, ускоряющий поступление в нее семенной жидкости из семенников.

Пенис долгоножек имеет вид длинной склеротизованной трубочки, напоминающей внешне кусок тонкой проволоки (рис. 34, 37, *n*). Он всегда постепенно суживается от основания к вершине, которая может быть крючковидно загнута (некоторые *Tipula*), зазубрена (некоторые *Nephrotoma*) или вооружена парой

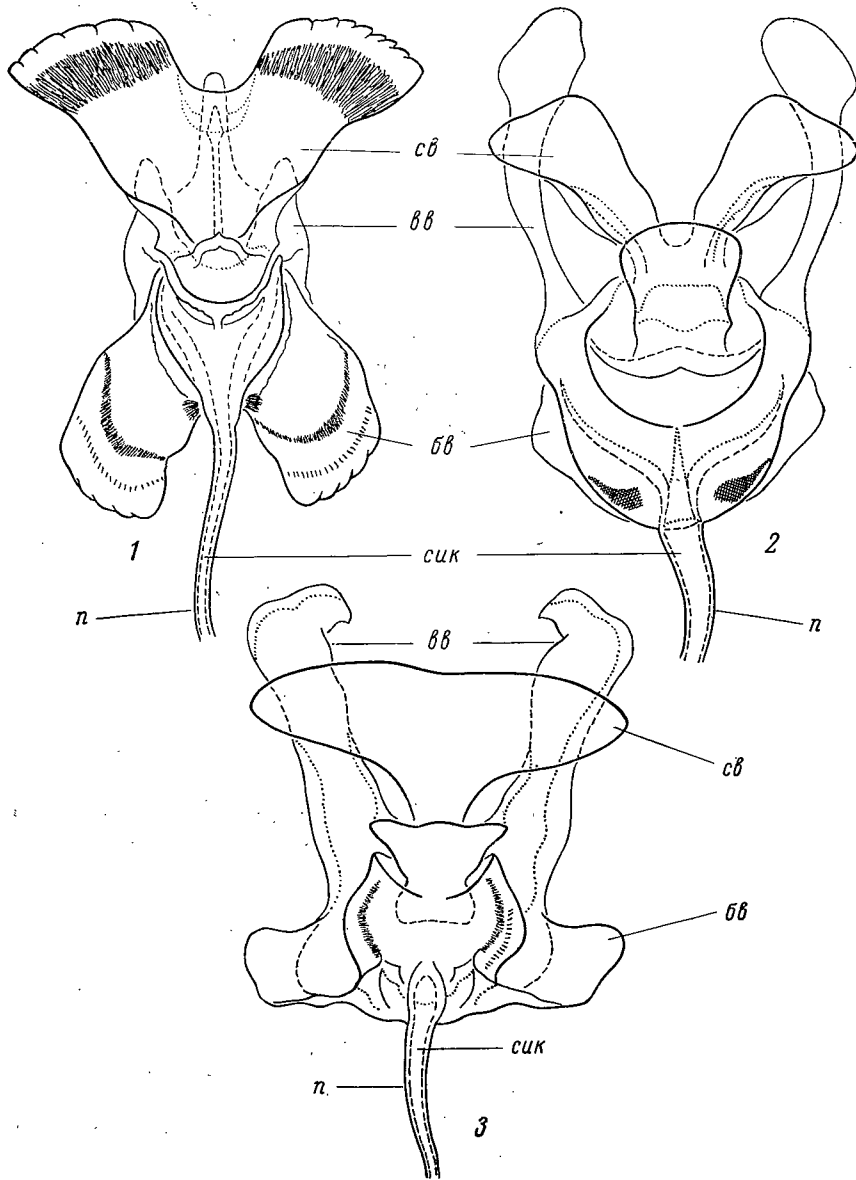


Рис. 38. Различные типы везики самцов долгоножек.

1 — *Nephrotoma tenuipes* Ried., 2 — *Tipula (Pterelachisus) luridirostris* Schumm., 3 — *T. (Lunaticipula) truncata* Lw. Остальные обозначения как на рис. 36.

зубчиков (*Tipula* s. str.), но никогда не образует 2—3 обособленных протоков для семяизвергательного канала, как например у комаров-цилиндротомид и некоторых лимониид.

При основании пенис сначала тянется по куполу генитальной камеры вперед, затем поворачивает по передней стенке ее вниз и, образовав петлю, загибается

на дне генитальной камеры назад, достигая свободным концом вершины наружного отдела эдеагуса, но не выступая из него в состоянии покоя. При этом он как бы образует упругую основу, поддерживающую перепончатые стенки генитальной камеры в растянутом состоянии. В проксимальной части пенис плотно прилегает к стенкам генитальной камеры, а в дистальной — явно обособлен от них (рис. 34, *n*).

Проксимальным положением пениса на везике и его характерным петлевым изгибом долгоножки принципиально отличаются от всех других семейств типулоидных, в которых пенис ответвляется от везики не проксимально, а дистально и имеет вид почти прямого или лишь слабо изогнутого образования. Эта разница между долгоножками и прочими типулоидными обусловлена, по Нейману, тем, что у первых еще в фазе куколки везика переворачивается на 180° вокруг своей оси, в связи с чем задний конец ее занимает проксимальное, а передний — дистальное положение. По той же причине медиальная аподема везики приобретает дорсальное положение, тогда как у комаров-лимониид и цилиндротомид она расположена, как правило, вентрально.

В ряде систематических групп долгоножек (большинство *Nephrotoma*, многие *Lunaticipula* типа «*spinosa*» и др.) пенис достигает необычайной длины, равной $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ длины брюшка, или даже превышает ее. Проксимальный изгиб его в этих случаях расположен в VI или VII брюшных сегментах (Bodenheimer, 1932); иногда он простирается вперед еще дальше, почти достигая (внутри специального выпячивания генитальной камеры) I сегмента брюшка, прежде чем загнуться назад (Snodgrass, 1904).

Такого длинного и тонкого петлевого пениса, как у долгоножек, нет ни в одной другой группе типулоидных. Это отличие не является, однако, абсолютным, так как в семействе имеются и виды со сравнительно толстым и коротким пенисом, который лишь немного длиннее IX сегмента брюшка (многие *Vestiplex*, *Pterelachisus*, *Platytipula* и др.). Короткий прямой или почти прямой пенис, представляющий собою непосредственное продолжение везики, характерен также для некоторых примитивных видов рода *Tipula* из подрода *Nippotipula* и для архаических тропических родов *Megistocera* и *Brachypremna* (Frommer, 1963).

Положение пениса в генитальной камере всецело определяется положением везики. При спаривании он выдвигается из гипопигия наружу, благодаря тому что везика, смещаясь из дорсофронтального в более вентральное положение, оттесняет его назад. При возврате везики в состояние покоя пенис снова втягивается в гипопигий.

В отличие от наружных придатков гипопигия, несущих всегда явственные и часто довольно многочисленные щетинки и волоски, везика и пенис, как правило, голые. Морфологически они не связаны со склеритами генитальных сегментов брюшка и являются вторичными образованиями. Медиальная аподема везики представляет собою выпячивание последней, а латеральные аподемы должны, по-видимому, рассматриваться как производные внутренних стенок генитальной камеры, которые вторично утратили с ней связь и срослись с везикой (Neumann, 1958).

Наружной частью эдеагуса, нередко вклинивающейся в задний разрез IX стернита брюшка, является так называемый админикулум (рис. 24, *адм*; 37). В типичных случаях он представляет собою уплощенную удлиненно-прямоугольную или клиновидную пластинку, образовавшуюся путем срастания по внутреннему краю двух первичных билатерально размещенных склеритов; верхняя (внутренняя) поверхность его снабжена медиально продольным желобком, в котором в состоянии покоя, как в фазе, находится вершинная часть пениса. В связи с разрастанием долей админикулума этот желобок может превращаться во внутренний канал. Поэтому в англоязычной литературе админикулум часто называют ножнами пениса («penishead»). Вершина админикулума может быть дву- или даже трехдольной; при основании он большей частью снабжен двумя симметричными отростками (ветви админикулума), придающими ему

вид трезубца (рис. 37, бв). В некоторых более специализированных группах долгоножек админиккулум очень сильно усложнен: причудливо разветвлен, изогнут и зубчат или же модифицирован в полуперепончатую пластинку с коротко опушенным килем вдоль середины (некоторые *Lunatipula* из группы «*fascipennis*»). Иногда его ветви на вершине расширены в характерные округлые, овальные или яйцевидные пластинки, выступающие из полости гипопигия наружу (ряд *Yamatotipula* из группы «*lateralis*»); реже он выступает наружу в виде торчащей назад склеротизированной лопаточки (например, у *Tipula spathifera* Mnnhs.). В состоянии покоя вершина админиккула обычно вклинивается в медиальное углубление на нижней поверхности проктигера, которое в связи с этим иногда именуется влагалищем админиккула.

У некоторых типулоидных (сем. Limoniidae) в состав админиккула входят еще две удлиненные узкие пластинки, именуемые парамерами. Обычно они лежат дорсальнее самого админиккула и бывают связаны с гонокситами IX сегмента. Если вслед за Эдвардсом (Edwards, 1938) считать парамерами подвижно сочлененные образования, то у подавляющего большинства долгоножек их нет, а то, что некоторые авторы называют парамерами (Tjeder, 1948), в действительности является лишь частями админиккула. Поверхность админиккула обычно голая, лишь ветви его иногда несут на вершине по группе микроскопических щетинок.

Проксимально админиккулум обычно связан с парными дополнительными склеритами IX стернита, а в случае их редукции — непосредственно с самим стернитом. Связь их осуществляется посредством участков слабо склеротизированной полуперепончатой кутикулы. Если считать парные дополнительные склериты IX стернита рудиментами X стернита, то админиккулум долгоножек следует, очевидно, рассматривать как модифицированную часть X сегмента брюшка. Для гомологизации его с гоностернумом других длинноусых, по-видимому, нет оснований, так как он не имеет непосредственной связи с гонокситами, характерной для гоностернума (Рубцов, 1953). В эдеагусе админиккулум выполняет функцию опорного образования, фиксирующего положение пениса в состоянии покоя внутри гипопигия, а при спаривании — в генитальной камере самки.

По большей части внутренний отдел эдеагуса лежит в генитальной камере свободно, независимо от наружного. В этом, по Эдвардсу (Edwards, 1938), заключается наиболее существенное отличие долгоножек от лимонийд, у которых латеральные аподемы везики прочно связаны с парамерами посредством сильно склеротизированных пластинок или связок, придающих внутреннему и наружному отделам эдеагуса взаимно строго фиксированное положение. Аналогичная связь обнаружена, однако, Тьедером (Tjeder, 1948) и среди долгоножек. В частности, склеротизированные пластинки, связывающие оба отдела эдеагуса, имеются, например, у видов рода *Prionocera*, но в этом случае они соединены дистально не с парамерами, которых нет, а с ветвями админиккула, проксимально же — непосредственно с боковыми стенками везики, а не с ее латеральными аподемами, как у лимонийд. Принципиально иначе фиксация везики осуществляется у некоторых видов рода *Tipula* (например, у *T. hortulana* Mg.), где от верхнего края IX стернита внутрь генитальной камеры отходит пара дуговидно изогнутых склеритов, соединяющихся с везикой посредством мягкой перепоночки (Tjeder, 1948). Рудименты таких склеритов, связанных перепоночкой не только с везикой, но и с IX стернитом, имеются также у *T. luteipennis* Mg., а возможно, и у ряда других видов долгоножек. Таким образом, для семейства в целом характерно, по-видимому, не абсолютное свободное положение везики в генитальной камере, а то, что фиксация последней, обнаруживающая тенденцию к редукции, никогда не осуществляется посредством латеральных или других аподемов.

Отсутствие жесткой связи между везикой и админиккулумом делает пенис более автономным и обеспечивает ему возможность далеко выдвигаться наружу из полости гипопигия, что при копуляции особенно важно для подвижных, хорошо летающих форм, каковы, например, многие специализированные *Lunatipula*.

Тегмена у долгоножек чаще всего вообще нет, если же он и имеется, то сильно редуцирован и никогда не достигает таких размеров, как у Limoniidae, где этот склерит нередко образует две крупные боковые ветви, охватывающие эдеагус латерально в виде более или менее сплошного кольца. У некоторых *Lunatipula* тегмен имеется в виде небольшого стерженька с раздвоенной вершиной, расположенного между везикой и вентральной поверхностью проктигера.

Различная терминология, используемая в диптерологической литературе для обозначения эдеагуса и его частей, сопоставлена Эмденом и Геннигом (Emden, Hennig, 1956). Применительно к долгоножкам и другим типулоидным эдеагус нередко называют еще фаллусом, везику — фаллобазой, или базальным пузырем пениса, админиккулум — дистифаллусом, гонапофизом, эдеагусом или гипомером, а тегмен — эпимером (Snodgrass, 1936; Rees, Ferris, 1939; Alexander, 1942b, и др.). Для аподемальных выростов везики иногда употребляют следующие названия: спата, или лопаточка — для медиальной аподемы; ауркули — для латеральных аподемов и уж совсем неудачно стили — для дистальных аподемов (Westhoff, 1882; Neumann, 1958).

Будучи в целом похож на таковой скорпионовых мух, гипопигий долгоножек характеризуется соответственно весьма примитивным строением. По сравнению с другими типулоидными и особенно комарами-лимонийдами он достиг, однако, довольно высокой степени специализации. Признаками ее, в частности, являются срастание гонокситов с IX стернитом и утрата ими в связи с этим подвижности, тенденция к их редукции, преимущественно свободное положение в генитальной камере админиккула по отношению к везике и связанное с этим необычайное удлинение пениса.

Как и у всех двукрылых, гипопигий долгоножек имеет первостепенное таксономическое значение, обусловленное высокой степенью дифференциации, которой части его достигли в процессе эволюции (Emden, 1951). Во многих группах семейства близкие виды различаются только по строению гипопигия. Не будет преувеличением сказать, что научная разработка систематики долгоножек стала возможной лишь после опубликования работы Вестгоффа (Westhoff, 1882), впервые детально описавшего строение гипопигия и предложившего удобную терминологию для отдельных его частей. Пока гипопигий не использовался в таксономических целях, многие виды долгоножек (например, *Tipula lateralis* Mg., *T. oleracea* L., *T. lunata* L. и др.) оставались сборными, что вносило досадную путаницу не только в систематику семейства, но и особенно в результаты биологического изучения отдельных видов вредных видов.

Общий план строения гипопигия характерен для таксонов подродового и более высоких рангов, а строение IX тергита — для видовых групп. Как диагностический признак видового ранга особенно большое значение имеет строение гоноплевритов, а в отдельных наиболее высоко специализированных группах — также VIII стернита (*Savtshenkia*, *Lunatipula*) и гоностилей (некоторые *Bellaridina* и *Stenophaginae*). Наиболее полно видовая специфика проявляется, однако, в строении эдеагуса и особенно админиккула, нередко позволяющем четко разграничить очень близкие, слабо дифференцированные виды, по совокупности других признаков почти или даже вовсе не поддающиеся диагностированию (некоторые *Dolichochepea*, *Prionocera*).

Яйцеклад у долгоножек (рис. 39) обычно хорошо развит, хотя и не так четко обособлен от остальной части брюшка, как гипопигий самцов. В типичных случаях он представляет собою массивное, сильно склеротизированное удлиненное образование, постепенно суживающееся к вершине. Длина его по большей части не превышает трети и лишь редко (род *Tanyptera*) достигает почти половины общей длины брюшка.

В состав яйцеклада входят дистальные сегменты брюшка, начиная с VIII (Snodgrass, 1903b). Дорсальный отдел его образуют VIII—X тергиты и парные церки (верхние створки, или тергальные вальвы), представляющие собою части XI тергита, а вентральный отдел — VIII стернит и парные вальвы (нижние створки, или стеральные вальвы), являющиеся морфологически гоноподитами

VIII стернита, а функционально — наружными придатками полового аппарата самок.

В примитивном яйцекладе исходного типа VIII и IX тергиты сохраняют обычно сегментальный характер и отличаются от предшествующих им тергитов

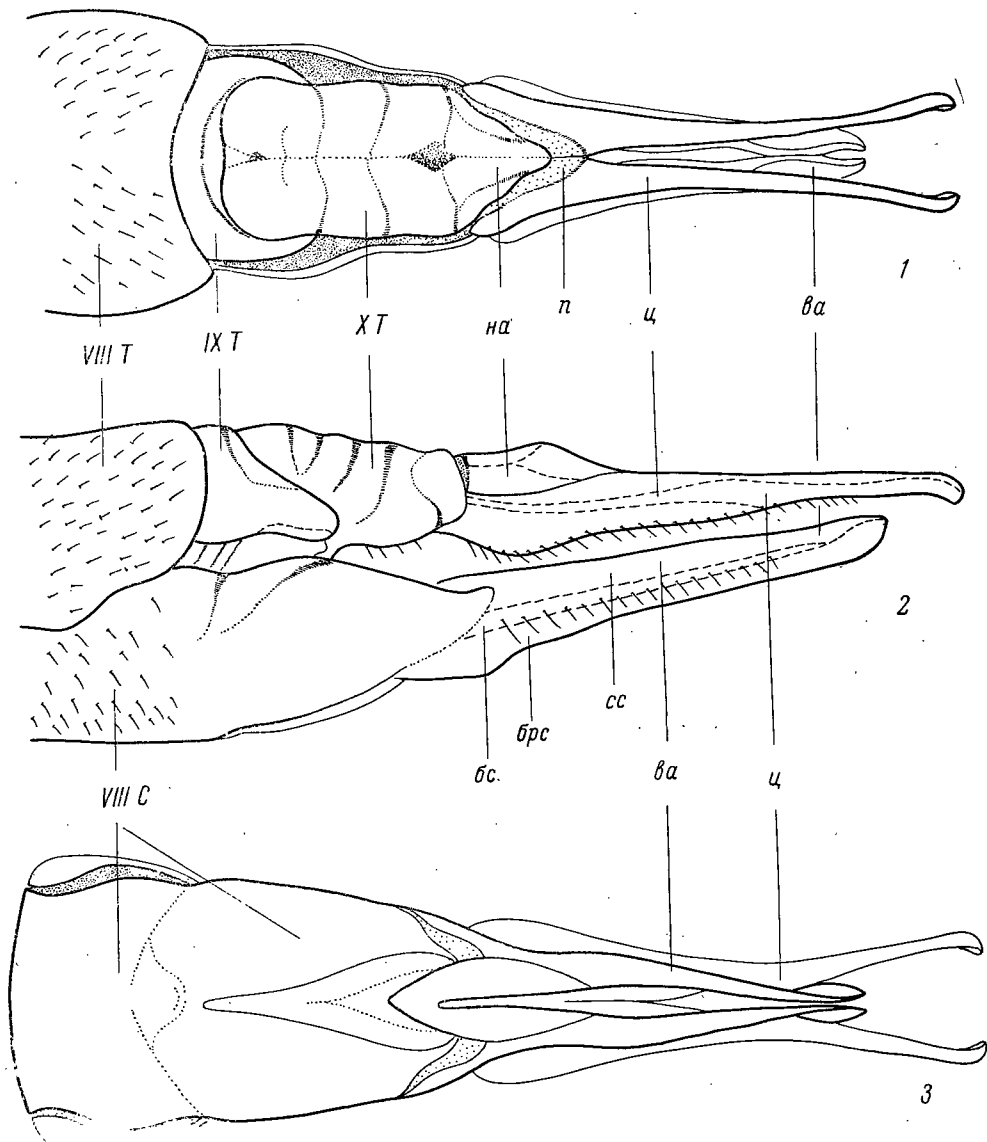


Рис. 39. Яйцеклад самки долгоножки (схема). По Савченко.

1 — вид сверху, 2 — вид сбоку, 3 — вид снизу. *va* — вальвы, *na* — наданальная пластинка, *bs* — боковой, *брс* — брюшной, *сс* — спинной склериты вальв, *n* — перитремка, *ц* — церки. Остальные обозначения как на рис. 24.

брюшка лишь меньшей длиной, а IX тергит иногда также большей склеротизацией; иногда задний край его бывает вооружен латерально двумя небольшими шиповидными зубчиками (*Tipula bidens* Bergl.).

Специализации яйцеклада, связанной с усложнением способа откладки яиц, всегда способствует большая или меньшая степень редукции VIII и IX тергитов. На вершине их при этом образуется более или менее глубокая выемка, что в крайних случаях приводит к расчленению VIII тергита на две латеральные

чешуйковидные лопасти, общее полуперепончатое основание которых скрыто под VII тергитом. В отличие от цилиндротомид, у которых IX тергит в процессе редукции тоже может дифференцироваться на две обособленные доли (Peus, 1952), у долгоножек редукция IX стернита самок обычно сводится к сильному укорочению, в результате чего он либо сохраняется между боковыми долями VIII тергита в виде очень узкой поперечной перемычки, либо совсем втягивается под VII тергит. Последовательность редукции VIII и IX тергитов самок очень четко прослеживается на примере ряда видов подрода *Vestiplex*, стоящих на различных уровнях специализации; она хорошо выражена также у всех видов подрода *Odonatisca*.

На IX тергите самок долгоножек, по-видимому, никогда не бывает обособленных гонокситов, имеющих в виде довольно крупных дополнительных латеральных склеритов у видов рода *Limonia* Mg. и некоторых других комаров-лимониид (Rees, Ferris, 1939).

X тергит самок долгоножек, носящий название верхней основной пластинки яйцеклада (рис. 39, X T), в типичных случаях развит и склеротизован значительно сильнее VIII и IX тергитов. Форма его чаще всего полуцилиндрическая или усеченно-коническая, длина — явственно (иногда значительно) больше максимальной ширины, а диск — с неявственным продольным медиальным швом, нередко замененным продольной медиальной бороздкой.

Вершина X тергита никогда не достигает у самок долгоножек такой степени усложнения (выражающейся в образовании ряда выступов и даже в обособлении отдельных склеритов), как это бывает у цилиндротомид. Обычно она вытянута назад лишь в один удлиненно-треугольный килевидно приподнятый медиальный выступ, который вклинивается между основаниями церок и именуется Тьедером (Tjeder, 1958) супранальной (наданальной) пластинкой, так как прикрывает дорсально анальное отверстие (рис. 39, *на*). Крамптон (Crampton, 1942) рассматривает этот склерит как рудиментарный XI тергит. За немногими исключениями X тергит гладкий, лаково-блестящий и окрашен значительно темнее остальной поверхности брюшка.

Располагаясь параллельно продольной оси тела под острым углом друг к другу и соприкасаясь верхними краями, церки долгоножек (рис. 39, *ц*) обычно образуют подобие желоба, направленного открытой стороной вниз. В типичных случаях они имеют вид удлиненных сабле- или клиновидных склеротизованных пластинок с закругленными или заостренными вершинами, иногда слегка загнутыми вверх. Длина церок по большей части не меньше или даже больше длины X тергита, наружная поверхность гладкая, реже зернистая, почти всегда с тупым продольным килем, служащим аподемой, к которой с внутренней стороны склерита прикреплены мышцы, приводящие его в движение.

У большинства видов подрода *Vestiplex* церки необычайно массивные, черпаковидные, расположены более плоско, чем обычно, и в большинстве случаев явственно зазубрены по нижнему краю, который ориентирован не столько вниз, сколько вбок (рис. 40, 4). Церки этого типа называют шильчатыми; вершины их часто довольно круто загнуты вверх, а иногда грубо выщерблены (ряд видов из групп «*excisa*» и «*leucoprocta*»). Многим видам *Lunatipula* из группы «*livida*» свойственны так называемые лировидные церки. Они в проксимальной части выгнуты наружу, так что между ними образуется просвет, в который сверху видны вальвы, а в дистальной сближены, заострены и слегка вывернуты наружу и вверх (рис. 40, 3). Окраска церок обычно не отличается от таковой X тергита или немного светлее ее.

VIII стернит самок (рис. 39, VIII C), именуемый нижней основной пластинкой яйцеклада, всегда хорошо развит и, в отличие от тергальных склеритов яйцеклада, характеризуется довольно однообразным строением. Обычно это сильно склеротизованное черпаковидное образование, достигающее каудально по меньшей мере уровня средней части, а иногда и вершины X тергита. Поверхность VIII стернита перед вершиной нередко с косыми латеральными вдавлен-

ниями, отделяющими от остальной поверхности склерита его дистальную часть (морфологически соответствующую гонокситам). Иногда VIII стернит латерально бывает очень высоко загнут вверх в крыловидные выступы, прикрывающие сбоку тергальный отдел яйцевода (некоторые *Formotipula*, группа «*dilatata*» из подрода *Lunatipula*); реже вершина стернита латерально с глубокими клиновидными вырезами (*Phoroctenia*). В группе «*bullata*» из подрода *Lunatipula* VIII стернит в проксимальной части очень сильно пузыревидно вздут, а в дистальной — иногда резко, почти шеевидно сужен. Щетинки обычно имеются

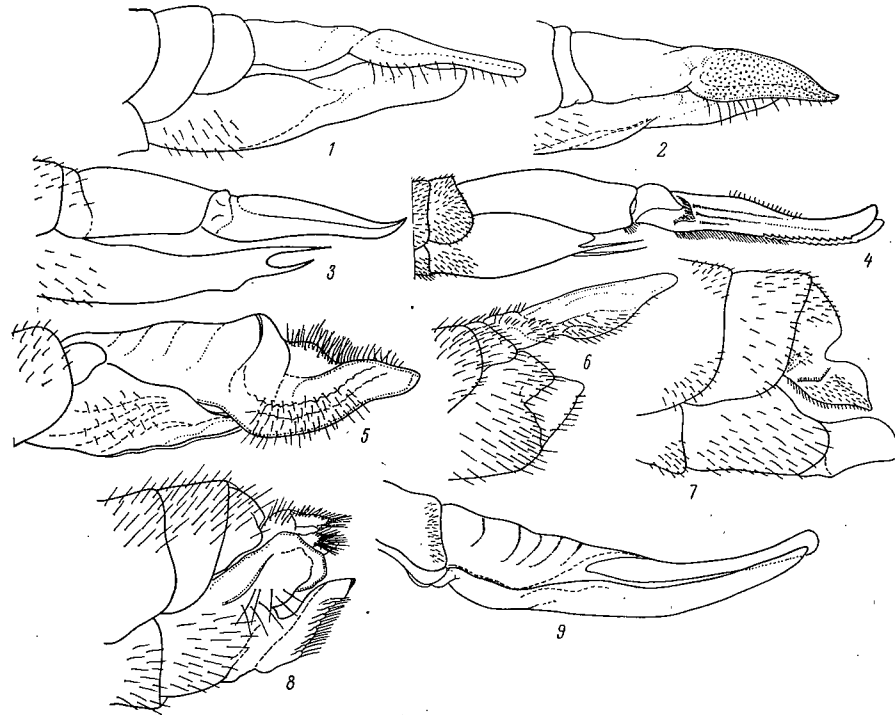


Рис. 40. Основные типы яйцевода самок долгоножек, вид сбоку. По Савченко.

1 — *Tipula (Lunatipula) lunata* L., 2 — *T. (L.) brunneinervis* Pierre, 3 — *T. (L.) livida* v. d. Wulp, 4 — *T. (Vestiplex) pallidicosta* Pierre, 5 — *T. (Odonatisca) juncea* Mg., 6 — *T. (Angarotipula) rubzovi* Sav., 7 — *T. (Lunatipula) truncata* Mnshs., 8 — *T. (L.) affinis* Schumm., 9 — *Tanyptera atrata* L.

лишь в дистальной части VIII стернита, большая же часть его поверхности голая.

Дистально VIII стернит несет вальвы (рис. 39, *va*), которые обычно неподвижно сращены с ним; при основании вальв на стерните нередко имеется удлиненно-клиновидный медиальный участок более светлой, слабо склеротизованной кутикулы. В большинстве систематических групп семейства вальвы представляют собою массивные уплощенные образования с сильно склеротизованной, интенсивно пигментированной поверхностью. Как и церки, они расположены параллельно продольной оси тела; форма их обычно широколанцетовидная или мечевидная, края гладкие, нижние часто с бахромкой довольно длинных, но редких щетинок, вершины тупые, реже острые (*Tanyptera*). Вершинами вальвы в большинстве случаев достигают трети длины и лишь редко вершины церок (*Tanyptera*); как исключение, длина вальв может превосходить длину церок (некоторые aberrantные *Lunatipula* из группы «*truncata*», рис. 40, 7). Необычайных размеров вальвы достигают у некоторых эфиопских *Megistocera*: здесь они имеют вид очень длинных и широких туповершинных пластинок, загнутых позади середины под тупым углом вниз (Mannheims, 1958).

Поверхность вальв или гладкая, или с продольным вдавлением, выраженным более явственно в проксимальной части склерита и постепенно суживающимся к его вершине.

Нижними краями вальвы соприкасаются, а верхними более или менее дивергируют, образуя, подобно церкам, нечто вроде желоба, имеющего в поперечном сечении тоже приближенно треугольную форму, но направленного открытой стороной не вниз, а вверх.

Нормально развитые вальвы кажутся на первый взгляд совершенно однородными. Однако при более внимательном осмотре нетрудно обнаружить, что каждая из них состоит из трех узких удлиненных склеротизованных участков,

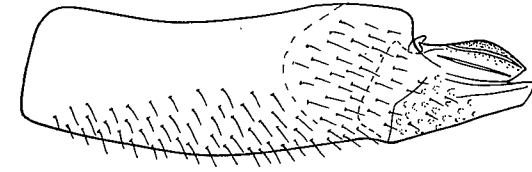


Рис. 41. Брюшная часть (VIII стернит и вальвы) яйцевода самки долгоножки *Zelando-tipula novarae* Schin. По Вейн-Райту.

Обозначения как на рис. 24 и 30.

соединенных на всем своем протяжении друг с другом участками более мягкой и светлой полуперепончатой кутикулы (рис. 41). Особенно четко эта картина выступает на предварительно мацерированных в едкой щелочи вальвах.

Своей конфигурацией и взаиморасположением склеротизованные участки вальв долгоножек очень напоминают аналогичные образования на вальвах *Cylindrotomidae*, а также хорошо обособленные индивидуальные склериты (тоже в количестве трех), из которых вальвы состоят у видов рода *Limonia* Mg. и некоторых других *Limoniidae* (Tjeder, 1958). Это сходство еще усугубляется тем, что, например, у *Tipula paludosa* Mg. и ряда других долгоножек нижние края отдельных склеротизованных участков несут как на наружной, так и на внутренней поверхности вальв продольные ряды длинных щетинок, аналогичные (а по-видимому, и гомологичные) бахромкам щетинок на краях отдельных склеритов вальв лимонид (рис. 39, 2). В связи с этим само собой возникает предположение, что у долгоножек, как и у других типулоидных, вальвы яйцевода представляют собою не индивидуальные гоноподиты VIII стернита, а более сложные образования, в формировании которых приняли участие три пары склеритов, соответствующих, по-видимому, трем парам гоноподитов примитивного яйцевода птеригот. С этой точки зрения в вальвах типулоидных два верхних склеротизованных участка (спинной и боковой) должны рассматриваться как гоноподиты IX стернита, вторично утратившие с ним связи и сросшиеся или по меньшей мере морфологически объединившиеся (у лимонид) с гоноподитами VIII стернита в один склерит.

В ряде специализированных групп долгоножек имеет место модификация вальв, выражающаяся по большей части в их редукции. Этот процесс может идти в двух направлениях. В более простом случае вальвы укорачиваются, превращаясь в небольшие удлиненно-клиновидные пластинки, едва выступающие за основания церок (многие примитивные *Vestiplex*, все *Angarotipula*; рис. 40, 4, 6), или в широкие и короткие зубцы, лишь очень неясно обособленные от VIII стернита (некоторые *Vestiplex* из группы «*virgatula*», многие *Odonatisca*; рис. 94, 3); как крайний вариант может иметь место даже полное исчезновение вальв (*Tipula longitudinalis* Niels.).

В более сложном случае редукция вальв проходит несколько этапов. На первом этапе они становятся короче, а на их притупленных или почти прямо усеченных вершинах дифференцируются 2—3 небольших зубчика (некоторые

Lunatipula из группы «*livida*»); на втором этапе, характеризующемся дальнейшим укорочением вальв, эти зубчики видоизменяются в 2—3 короткие толстые щетинки (*T. bimaculata* Ried.); наконец, третий этап приводит к превращению каждой вальвы в 2—3 длинные толстые щетинки (*T. livida* v. d. Wulp и некоторые родственные ему виды; рис. 93, 6). Модификация вальв в одну пару сравнительно коротких эластичных щетинок характерна для многих специализированных *Vestiplex* (рис. 94, 5, 6).

Как правило, редукция вальв долгоножек всегда связана с морфологической и функциональной модификацией церок. Так, укороченные вальвы с зубчиками или щетинками на вершине типичны для видов с лировидными, а щетин-

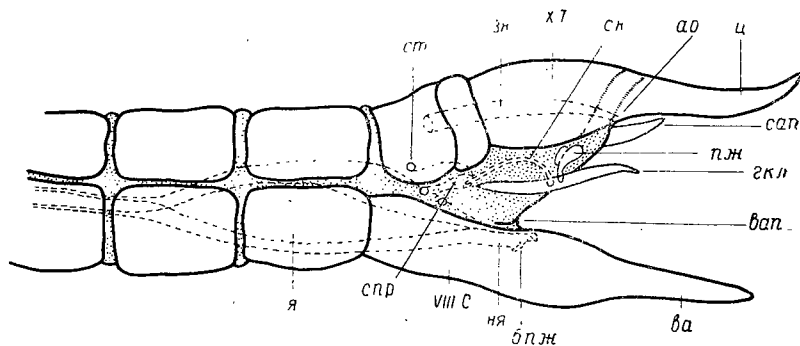


Рис. 42. Вершина брюшка и яйцеклад (створки раздвинуты, чтобы показать генитальную камеру) самки долгоножки *Tipula* sp. По Фроммеру, схематизировано.

бп.ж — боковые придаточные железы, вап — вагинальная аподема, гкл — генитальный клапан, ня — непарный яйцепровод, п.ж — придаточная железа, сап — субанальная пластинка, сн — совокупительная камера, спр — семяприемник, ст — сперматека, я — яичник. Остальные обозначения как на рис. 24, 34 и 39.

ковидные — главным образом для видов с пильчатыми церками. Причина модификации вальв та же, что и церок: изменение обычного способа откладки самками яиц в сторону его большей специализации.

Вследствие укорочения отдельных склеритов, которые входят в его состав, яйцеклад в некоторых систематических группах семейства модифицирован целиком и внешне нередко больше похож на гипопигий самцов (рис. 40, 7, 8). Далеко идущей модификацией яйцеклада характеризуются, например, все виды группы «*fascipennis*» из подрода *Lunatipula*: X тергит у них необычайно короткий, поперечный, нередко уже IX, церки тоже короткие, листо- или клиновидные, иногда мясистые, слабо склеротизованные, вальвы имеют вид широких светлых пластинок с косо срезанными, мелко зазубренными вершинами. Очень короткий яйцеклад с мясистыми, слабо склеротизованными церками характерен также для ряда *Tipula* L. из группы «*saginata*», для большинства *Formotipula* и многих *Arctotipula*. У первых, кроме укорочения и утолщения церок, имеет место еще тенденция к их срастанию в проксимальной части как друг с другом, так и с X тергитом, так что шов между ним и церками часто едва намечен или даже полностью сглажен. У вторых в связи с резким сужением X тергита, приобретающего вид шеевидного стебелька, на границе между IX и X тергитами образуется весьма характерный явственно выраженный плечевидный уступ.

Ограниченная сверху IX и X тергитами, а снизу VIII стернитом, внутренняя полость яйцеклада по аналогии с таковой гипопигия также называется генитальной камерой (рис. 42). Ее поверхность выстлана мягкой перепонкой, которая тянется от вершины X тергита косо вниз и вперед к вершинной трети или середине длины VIII стернита. Морфологически эта перепонка представляет собою впяченную внутрь вершину брюшка, соответствующую рудиментам его первичных дистальных сегментов.

Внутри генитальной камеры непосредственно под вершиной X тергита расположено анальное отверстие (рис. 42, ао), прикрытое снизу широкой поперечной пластинкой, которая в состоянии покоя обычно довольно плотно прилегает к внутренней поверхности тергита, а вершиной достигает оснований церок или даже несколько выступает за них; поверхность пластинки всегда более или менее явственно опущена, а вершина обычно раздвоена. Тьедер (Tjeder, 1958) называет эту пластинку по месту ее положения субанальной (рис. 42, 43, сап). Вентральное и фронтальное субанальной пластинки на перепонке расположена поперечная склеротизованная дужка, медиально вытянутая назад в тоже склеротизованный непарный удлиненный выступ клино-, лопасте- или черпаковидной формы (рис. 43, гкл). По своему положению этот выступ играет роль клапана, прикрывающего сверху в состоянии покоя половое отверстие и влагалище, которые расположены в глубине генитальной камеры на ее передней стенке.

Непосредственно под половым отверстием в перепонку, которая выстилает генитальную камеру, заключен непарный склерит, служащий местом прикрепления вагинальных мышц и выполняющий, следовательно, функцию вагинальной аподемы (рис. 42, 43, вап). Пробождая перепонку, проксимальная часть склерита вклинивается в полость брюшка, где расположены истинные по-

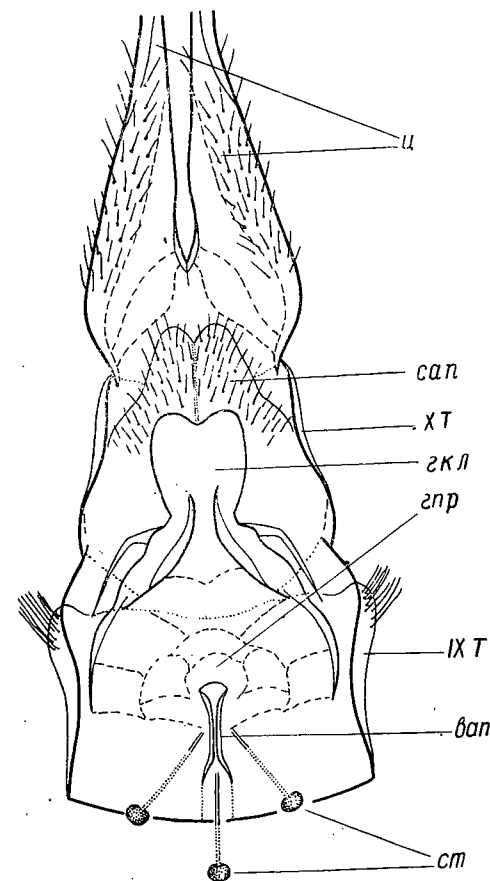


Рис. 43. Спинная часть полости яйцеклада самки долгоножки *Tipula* sp. По Савченко. гпр — гонопор. Остальные обозначения как на рис. 24, 34 и 42.

ловые органы самки. Строение последних отличается большим однообразием. Общее описание их дано Дюфуром (Dufour, 1851) и Павловским (1957), а гистологическая характеристика — Гроссом (Gross, 1903). Как и у других типулоидных, во внутреннем половом аппарате самок долгоножек имеется от 2 до 3 сперматек с необычайно длинными извилистыми протоками. Форма сперматек короткоовальная или почти шаровидная; в каждой из них через тонкую полупрозрачную оболочку просвечивает черная или коричневая лаково-блестящая камера (рис. 43, ст).

In vivo на поверхности перепонки, окружающей половое отверстие самки, обычно видны отдельные выпуклости и вогнутости, которые в совокупности являются как бы отпечатком, получающимся при нажиме на перепонку наружными и внутренними придатками полового аппарата самца. У сухих объектов эти структуры вследствие деформации перепончатых стенок генитальной камеры нарушаются. У некоторых долгоножек они, однако, частично склеротизованы и поэтому сохраняют свои специфические особенности и на сухом материале. Так, у видов *Tipula* s. str. непосредственно позади полового отверстия имеется склеротизованное углубление — генитальная впадина (alveolus genitalis), ограниченное латерально наподобие баллюстрады хитиновыми киями, а на последних

сзади дифференцирована пара небольших образований, названных в соответствии с функцией, которую они выполняют при спаривании, «админикулумом админикулума» (Sellke, 1936); кроме того, каудальное и латеральное генитальное впадины расположены еще два выпуклых образования, именуемых вспомогательными тельцами (*corroga auxiliare*).

Гомологизация склеритов внутренней полости яйцекалада типолоидных еще не завершена. Большинство исследователей (Hendel, 1936—1937; Rees, Ferris, 1939, и др.) считают субанальную пластинку долгоножек рудиментарным X стернитом. В то же время гомологичное образование у лимонид Рис и Феррис рассматривают как рудимент XI стернита, или парапрокт. По-видимому, субанальная пластинка является парапроктом и у долгоножек, так как в примитивном брюшке насекомых анальное отверстие, расположенное на тельсоне, вентрально ограничивается не X, а XI стернитом. Еще более вероятной представляется сложная природа субанальной пластинки, которая, подобно проктигеру самцов, возможно, является не индивидуальным склеритом, а рудиментами X и XI стернитов брюшка, слившимися вторично вследствие редукции сочленения между ними.

В отношении генитального клапана все исследователи сходятся на том, что это рудиментарный IX стернит (Snodgrass, 1903b; Hendel, 1928; Rees, Ferris, 1939, и др.), и лишь Зельке (Sellke, 1936) считает его X стернитом, для чего, однако, нет никаких морфологических оснований.¹³ Что генитальный клапан является составной частью IX сегмента брюшка, хорошо видно на примере ряда более примитивных долгоножек (*Tipula paludosa* Mg. и др.), у которых проксимальная часть генитального клапана представляет собою не узкую поперечную дужку, изолированно лежащую на выступающей полости яйцекалада перепонке, а довольно широкое полукольцо, прилегающее вентрально к боковым краям IX тергита и хорошо заметное даже снаружи в виде отделенного швом склерита, расположенного в проксимальном углу между IX тергитом и VIII стернитом.

Несколько неясен вопрос, что представляет собою с морфологической точки зрения непарный каудальный выступ генитального клапана, имеющийся у многих долгоножек. Скорее всего это обычное разрастание последнего. Интерпретация его как второй пары гоноподитов (Snodgrass, 1903b) мало убедительна, поскольку последняя, как уже говорилось выше, по-видимому, входит у долгоножек в состав вальв яйцекалада.

Вагинальная аподема, очевидно, несегментального происхождения, так как на ней никогда не бывает щетинок, характерных для всех склеритов брюшка, включая и такие рудименты их, как субанальная пластинка и генитальный клапан.

Крамpton (Crampton, 1942) вообще считает, что отдельные части яйцекалада самок долгоножек не могут быть строго гомологизированы с таковыми генерализованного яйцекалада ортоптероидных насекомых, и поэтому предлагает рассматривать его как овискап или овикауду.

По сравнению с гипопигием самцов яйцекалад самок долгоножек отличается значительно более однообразным внешним строением. Если в большинстве систематических групп семейства трудно найти два близкородственных вида, которые не отличались бы четко друг от друга строением гипопигия, то строение яйцекалада обычно сохраняет стабильность не только у близких видов, но нередко и в более крупных таксономических группах, что значительно ограничивает возможности его использования в диагностических целях. Из внутренних частей яйцекалада наибольшего внимания как диагностический признак, по-видимому, заслуживает строение вагинальных аподем, которое, например, в семействе лимонид специфично даже для близкородственных, трудно различимых

¹³ В работе Зельке генитальный клапан обозначен цифрой XI, так как этот автор, вслед за Берлезе, насчитывает в брюшке долгоножек на один сегмент больше (допуская, что первый сегмент брюшка редуцирован).

видов (Tjeder, 1958). К сожалению, у долгоножек вагинальные аподемы еще совершенно не исследованы с таксономических позиций.

По степени специализации яйцекалад долгоножек занимает среднее положение между таковым лимонид, с одной стороны, и цилиндротомид — с другой; он значительно специализированнее, чем у первых, но примитивнее, чем у вторых. В частности, даже в таких высоко специализированных группах долгоножек, как подроды *Vestiplex* и *Lunatipula* из рода *Tipula*, X тергит и церки яйцекалада никогда не бывают так сильно модифицированы, как у ряда цилиндротомид из подсемейства *Cylindrotominae*, откладывающих яйца внутрь растительных тканей.

Описание внутренних органов долгоножек, строение которых в настоящее время не используется в таксономических целях, не входит в план настоящей работы. Краткие сведения о нем можно найти в другой работе автора (Савченко, 1966а), а по половым железам самцов — дополнительно у Гендерсона и Парсона (Henderson, Parson, 1963). Цитологии половых продуктов долгоножек посвящен ряд работ (Bauer, 1931; Wolf, 1941; Bayreuther, 1956; Dietz, 1956; Bauer et al., 1961; John, 1967).

ПРЕИМАГИНАЛЬНЫЕ ФАЗЫ

Яйцо

Яйца — наименее изученная фаза развития долгоножек; они исследованы только у немногих западнопалеарктических и неарктических видов семейства, да и то лишь в самых общих чертах.

Форма яиц отличается большим разнообразием. В большинстве систематических групп семейства они удлиненно-овоидные, боковая поверхность их сверху, как правило, уплощенная или даже слегка вогнутая, а снизу — явственно выпуклая, передний полюс обычно более острый, чем задний (рис. 44, 3, 4).

Несколько иной формы яйца в некоторых специализированных группах рода *Tipula*, в частности у ряда видов подрода *Lunatipula*. Например, в группе «*fascipennis*» они напоминают удлиненную линзу, более плоская верхняя сторона которой снабжена медиально поперечным, а более выпуклая нижняя — нерезко выраженным продольным килем (рис. 44, 5). Еще дальше модификация яиц идет в группе «*truncata*» того же подрода. У ряда видов ее они значительно короче и шире, чем обычно, более или менее округлые, иногда почти шаровидные (рис. 44, 6, 7); нижняя сторона их с довольно широким, но плоским продольным вдавлением, ограниченным латерально и каудально сглаженным валиком, который спереди у микропиле прерван (Hemmingsen, 1960).

Окраска зрелых яиц долгоножек всегда черная, лаково-блестящая, у отдельных видов нередко с цветным оттенком. Так, например, у палеарктического *Tipula glacialis* Pok. яйца в проходящем свете отсвечивают синевато-стальным, а у неарктического *Phoroctenia vittata angustipennis* Lw. — пурпурным; яйцам видов рода *Dolichozepe* свойствен характерный зеленоватый оттенок.

Размеры яиц в общем довольно крупные. В зависимости от видовой принадлежности длина их варьирует в пределах 0.68—1.68 мм, а максимальная ширина — от 0.30 до 0.58 мм (табл. 2).

Предположительно более мелкими яйца должны быть у некоторых восточнопалеарктических и ориентальных видов *Orozepe*, *Macgregoromyia* и *Platytipula*, а более крупными — у большинства *Stenacroscelis*, *Nippotipula* и некоторых *Vestiplex*. В целом можно считать, что они больше у крупных и меньше — у мелких видов семейства (Byers, 1961).

Отношение длины яиц к их ширине колеблется обычно от 2.1 до 2.6—2.7; в отдельных группах оно может, однако, достигать 3.3—3.7 (*Odonatisca*, некоторые *Vestiplex*, *Phoroctenia*), в других же (некоторые *Lunatipula* Edw.) не превышает 1.7—1.8.

Хорион яиц обычно гладкий, без всяких признаков каких бы то ни было микроструктур, столь характерных для семейств комаров-лимониид и цилиндротомид (Peus, 1952; Lindner, 1958a). Немногие известные в настоящее время исключения — это яйца *Tipula saginata* Berggr. и *T. bidens* Berggr. (рис. 44, 1, 2), на хорионе которых многочисленные микроскопические вдавления образуют

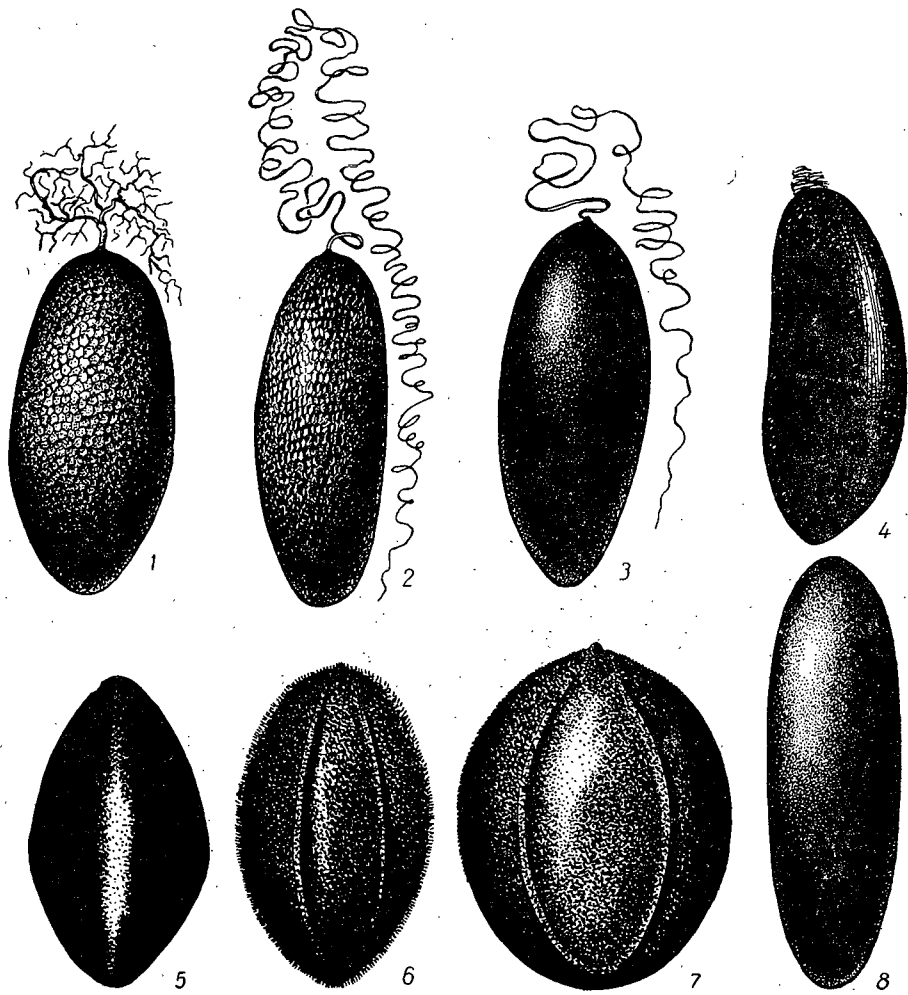


Рис. 44. Основные типы яиц долгоножек. По Геммингсену (5—8).

1 — *Tipula (Mediotipula) bidens* Berggr., 2 — *T. (Emodotipula) saginata* Berggr., 3 — *T. (Acutipula) luna* Westh., 4 — *T. (s. str.) paludosa* Mg., 5 — *T. (Lunatipula) vernalis* Mg., 6 — *T. (L.) helvola* Lw., 7 — *T. (L.) truncata* Lw., 8 — *Tanyptera atrata* L.

своеобразную ячеистую структуру (Hemmingen, 1960; Савченко, 1966a). Границы ячеек имеют у *T. saginata* Berggr. вид гребней, ограниченных с обеих сторон рядами пор, а у *T. bidens* Berggr. — частокола стерженьков (Hemmingen, 1965). Поперечник одной ячейки не превышает у *T. saginata* Berggr. 15 мкм.

Очень своеобразная скульптура обнаружена на яйцах *Tipula suleika* Mnnhs. из Талыша. У этого вида хорион весь покрыт многочисленными трубчатymi сосочками, благодаря чему он напоминает в миниатюре поверхность кольчатого катка.

Плотность различных участков хориона яиц, по-видимому, неодинаковая. Радиально по большей оси последних более утолщенные участки предположительно чередуются с более тонкими. Очевидно, именно в связи с этим при де-

Таблица 2

Размеры яиц некоторых палеарктических и неарктических видов долгоножек

Вид	Размер (в мм)			Источник
	длина	ширина	длина/ширина	
<i>Dolichopeza americana</i> Needh.	0.60	0.25	2.4	Byers, 1961
<i>Oropeza</i> sp.	0.72—0.92	0.31—0.40	2.3	Там же
<i>Tipula luteipennis</i> Mg.	1.00—1.04	—	—	Савченко, 1966a
<i>T. varicornis</i> Schum.	0.95—1.03	—	—	Там же
<i>T. lateralis</i> Mg.	0.72—0.78	—	—	White, 1951
<i>T. couckeii</i> Tonn.	0.68—0.75	—	—	Савченко, 1966a
<i>T. pruinosa</i> Wied.	0.73—0.78	—	—	Там же
<i>T. marginata</i> Mg.	0.72—0.75	—	—	»
<i>T. fulvipennis</i> Deg.	0.98—1.05	—	—	»
<i>T. luna</i> Westh.	0.93—1.00	—	—	»
<i>T. decipiens</i> Cz.	0.95—1.03	—	—	»
<i>T. oleracea</i> L.	0.80	0.30	2.7	Laughlin, 1958a
<i>T. czizeki</i> de Jong	0.98	0.36	2.7	Selke, 1936
<i>T. paludosa</i> Mg.	1.05	0.40	2.6	Там же
<i>T. gimmerthali</i> Lack.	0.98—1.00	—	—	Савченко, 1966a
<i>T. odontostyla</i> Sav.	0.88—0.95	—	—	Там же
<i>T. variipennis</i> Mg.	1.04—1.13	0.39—0.45	2.5—2.7	Ориг. данные
<i>T. truncorum</i> Mg.	1.13—1.25	0.42—0.45	2.7	То же
<i>T. glacialis</i> Pok.	1.20	0.30	3.0	Pokorny, 1887
<i>T. scripta</i> Mg.	1.00—1.10	0.30—0.40	2.8—3.3	Hemmingen, 1952
<i>T. lesnei</i> Pierre	0.83—0.87	0.39—0.42	2.1	Hemmingen, 1958
<i>T. lunata</i> L.	0.92	0.55	1.7	de Jong, 1925a
<i>T. vernalis</i> Mg.	0.98	0.56	1.8	Там же
<i>T. juncea</i> Mg.	1.40	0.40	3.5	Hemmingen, 1952
<i>Nephrotoma maculata</i> Mg.	0.83	0.31	2.7	de Jong, 1925a
<i>N. lindneri</i> Mnnhs.	0.90—0.98	—	—	Савченко, 1966a
<i>N. analis</i> Schum.	0.80—0.90	—	—	Там же
<i>N. scurra</i> Mg.	0.80—0.90	—	—	»
<i>Phorocentia vittata angustipennis</i> Lw.	1.30—1.40	0.38	3.4—3.7	Lovett, 1915
<i>Tanyptera atrata</i> L.	1.55—1.68	0.55—0.58	2.8—2.9	Савченко, 1966a

формации яиц вследствие потери ими воды на поверхности их возникает продольная ребристость (рис. 45, 2), которая некоторыми старыми исследователями (Reaumur, 1740) считалась характерной для долгоножек. В нормальном неплазмолизованном состоянии такой ребристости у яиц никогда не бывает (Robinson, 1956).

В ряде систематических групп семейства яйца на тупом заднем полюсе снабжены своеобразным образованием в виде довольно длинной концевой нити, или жгутика (рис. 44, 1—3). Впервые замеченное Боденгеймером (Bodenheimer, 1924a), это образование имеется, например, у многих *Dolichopeza* и *Oropeza* (Byers, 1961), а также у *Prionocera* и некоторых *Tipula* из более архаических под родов *Platytipula*, *Yamatotipula*, *Acutipula*, и *Savtshenkia* (Hemmingen, 1956a).

Длина жгутика может в 10—15 раз превосходить длину самого яйца (Byers, 1961). В абсолютном выражении она колеблется, по Робинзону, от 10 до 20 мм; толщина его у различных видов долгоножек тоже различная (в мм):

<i>Tipula maxima</i> Poda	0.004
<i>T. oleracea</i> L.	0.005
<i>T. staegeri</i> Niels.	0.005
<i>T. rufina</i> Mg.	0.006

При основании жгутик дисковидно расширен (рис. 46); поперечник его тут примерно в 1.3—2 раза больше, чем на остальном протяжении. Основание жгутика расположено на дне плоского вдавления в оболочке яйца, вокруг которого

хорион слегка утолщен в виде небольшого валика. Поверхность жгутика характеризуется гигрофильностью и поэтому хорошо смачивается водой. На большей части своего протяжения жгутик эластичен и легко сгибается, образуя многочисленные витки и петли; только самая проксимальная часть его, очевидно, не способна деформироваться и торчит почти перпендикулярно к поверхности яйца.

В расправленном виде жгутик хорошо виден обычно лишь у яиц, находящихся в воде или какой-либо другой гипотонической жидкости. Вне ее он бывает довольно плотно свернут, причем образует на заднем полюсе яйца небольшой конический колпачок или реже уплощенный диск (рис. 44, 4). Такой диск, сидящий на яйце без видимого стебелька, был, например, описан Зельке (Sellke, 1936) как характерная особенность яиц *Tipula czizeki* de Jong. Колпачок хорошо выражен на яйцах *T. lateralis* Mg. В жидкой

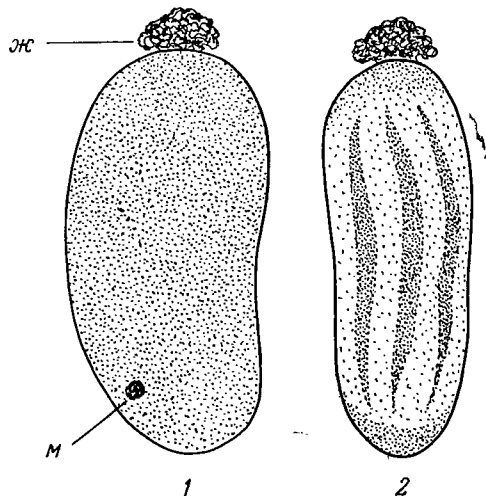


Рис. 45. Яйцо долгоножки *Tipula (Savtshenkia) staegeri* Niels. По Робинзону.

ж — жгутик, м — микропиле. 1 — нормальное, 2 — плазмолизированное.

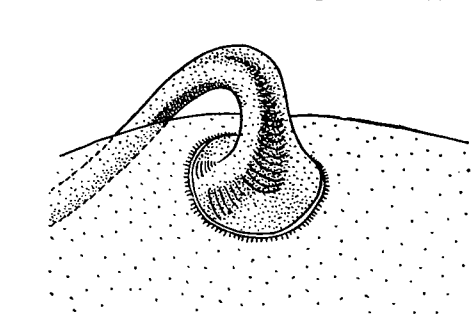


Рис. 46. Основание жгутика яйца долгоножки *Tipula (s. str.) czizeki* de Jong. По Теовальду.

среде жгутик медленно разворачивается, отодвигая свою свернутую дистальную часть на расстояние 10—20 мм от полюса яйца.

Чаще всего жгутик простой (рис. 44, 2 и 3), реже с короткими отростками в виде боковых ветвей, описанных Геммингсеном (Hemmingsen, 1956a) у яиц некоторых *Tipula s. str.* Сильное дихотомическое ветвление жгутика в настоящее время известно лишь у видов подрода *Mediotipula* из рода *Tipula* (рис. 44, 1). Не исключено, однако, что в дальнейшем оно, равно как и другие модификации жгутика, будет обнаружено и в других систематических группах долгоножек, яйца которых еще не описаны.

У *Tipula luteipennis* Mg. жгутик, например, двойной — из белой и коричневой нитей, образующих в свернутом виде соответственно наружную и внутреннюю часть конусовидного колпачка на конце яйца (Hemmingsen, 1952).

С функциональной точки зрения жгутик рассматривается большинством исследователей (Sellke, 1936; White, 1951, и др.) как своего рода якорь, при помощи которого яйца долгоножек прикрепляются к частицам почвы или друг к другу (если они откладываются группами).

Микропиле находится на выпуклой нижней стороне яйца вблизи его переднего заостренного полюса. Оно обычно очень маленькое и обнаруживается с большим трудом, в связи с чем, например, Ренни (Rennie, 1917) предполагал, что у яиц долгоножек вообще нет микропиллярного отверстия. Расположено микропиле на вершине небольшого усеченно-конического бугорка, находящегося на дне плоской впадины и достигающего вершиной уровня краев последней (рис. 47, 1). Снаружи микропиле прикрыто косо поставленным клапаном, оставляющим вход в микропиллярный канал открытым в виде узкой щели (рис. 47, мк, мкл). Поперечник микропиллярного канала около 0,0008 мм (Robinson, 1956).

В связи со сравнительно однообразным строением и отсутствием на хорионе специфических структур, яйца долгоножек могут иметь лишь ограниченное таксономическое значение, главным образом для диагностики более крупных

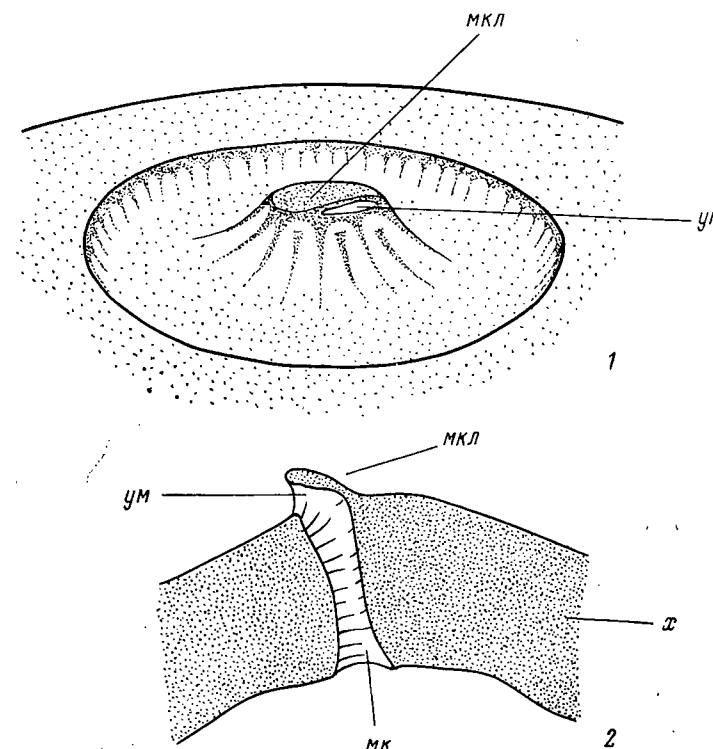


Рис. 47. Микропиле яйца долгоножки *T. (Savtshenkia) staegeri* Niels. По Робинзону.

1 — вид снаружи, 2 — поперечный разрез. мк — микропиллярный канал, мкл — микропиллярный клапан, ум — устье микропиле, х — хорион.

таксономических единиц не ниже подродового или группового ранга; в настоящее время они еще не поддаются определению до вида.

Детальные исследования яиц на более обширном материале из различных систематических групп семейства и различных географических регионов весьма желательны.

Л и ч и н к а

Общ и й г а б и т у с. Личинки долгоножек (рис. 48, 49) червеобразные, метанейстические, с маленькой головой гемцефалического типа, которая снаружи плохо заметна, так как почти на $2/3$ своей длины (а у личинок, находящихся в состоянии танатоза, и целиком) втянута в переднетулье; вместе с тем она никогда не образует с переднетульем единого морфологического комплекса, характерного для высших короткоусых двукрылых.

Туловище личинок мясистое, более или менее цилиндрическое, реже слегка уплощенное дорсовентрально (некоторые *Mediotipula*, *Oreomyza* и *Arctotipula*), в вытянутом виде обычно в 6—6,5 раз длиннее своей наибольшей ширины. Передний его конец немного сужен, а задний косо срезан сверху вниз и назад; сзади уплощен, несет единственную пару крупных дыхалец и звездообразно окружен шестью более или менее крупными, мясистыми выростами. Этим личинки долгоножек отличаются от личинок родственных им лимонид, у которых таких выростов не более пяти, а то и совсем нет.

Настоящих грудных, а в большинстве случаев и ложных брюшных ног у личинок долгоножек нет; покровы их тела обычно с волосками и щетинками, но, как правило, без длинных массивных выростов, свойственных личинкам цилиндротомид. Основная окраска тела варьирует в различных систематических группах от белой и сероватой до коричневатой и даже коричневатобурой (некоторые *Prionocera*); реже она желтовато-зеленоватая (многие *Dolichopezinae*, некоторые *Mediotipula* и *Savtshenkia*). Обуславливает ее не пиг-

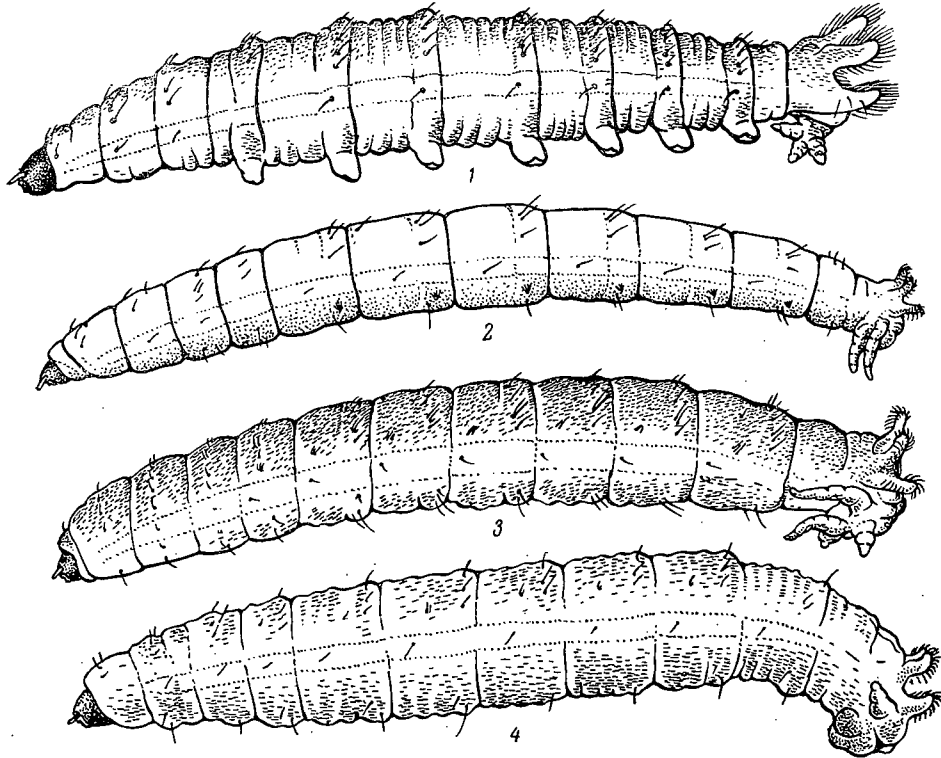


Рис. 48. Различные типы личинок долгоножек, вид сбоку.

1 — *Tipula* (?*Bellardina*) sp., 2 — *T.* (*Y.*) *solstitialis* Westh., 3 — *T.* (*Acutipula*) *fulvipennis* Deg., 4 — *T.* (s. str.) *czizeki* de Jöng.

ментация покровов, а их опушение или просвечивающее сквозь покровы содержимое кишечника.

Длина личинок при максимально вытянутом туловище колеблется от 12—15 до 50—60 мм, достигая у некоторых ориентальных форм (*Ctenacroscelis*, *Niprotipula*), как предела, 70—80 мм. В состоянии танатоза, сопровождающемся сокращением всех продольных мышц тела, личинки обычно укорачиваются почти вдвое. По сравнению со взрослыми особями того же вида туловище личинок всегда явственно длиннее. Так, у *Tipula paludosa* Mg. заканчивающие развитие личинки достигают в длину 45—50 мм; тогда как длина взрослых особей (♀) не превышает 28.5 мм.

Изучены личинки хотя и лучше других преимагинальных фаз развития долгоножек, но еще совершенно недостаточно. Более или менее удовлетворительно в личиночной фазе описано лишь около 90 западнопалеарктических, 39 неарктических, 21 эфиопский, 13 ориентальных и несколько австралийских и неотропических видов семейства. Наименее изучены, следовательно, личинки восточнопалеарктической и ориентальной фауны, которые представляют наибольший интерес как со сравнительно-морфологической, так и особенно с филогенетической точки зрения. В первую очередь следует считать желатель-

ным детальное описание личинок более архаических *Tipulinae* (*Indotipula*, *Brithura*, *Ctenacroscelis*, *Tipulodina*, *Formotipula*, *Bellardina*) и примитивных *Ctenophorinae* (*Pselliophora*, некоторые *Tanyptera*), а также различных *Dolichopezinae* (в частности, *Nesopezinae* и *Macgregoromyia*).

Голова (рис. 50, 2; 51) у личинок долгоножек массивная, обычно бурая или коричневатожелтоватая, слегка сдавленная в дорсовентральном направлении; форма ее скорее не овальная, как это принято считать (Hennig, 1950;

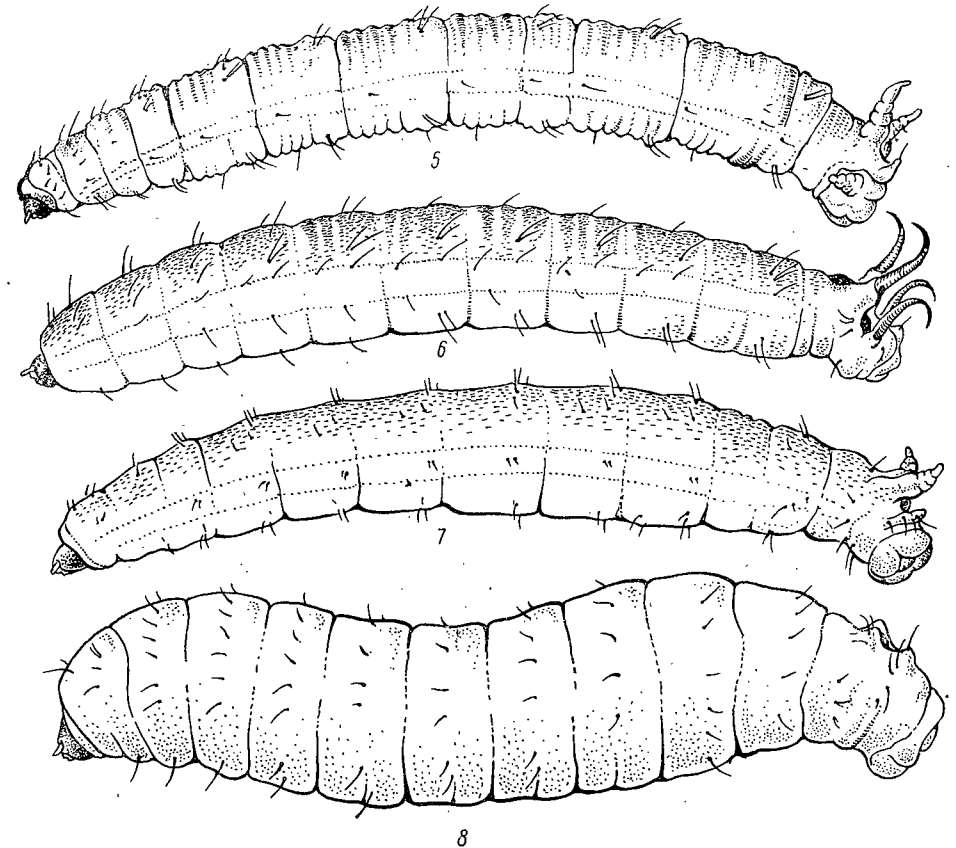


Рис. 49. Различные типы личинок долгоножек (продолжение).

5 — *Nephrotoma scalaris* Mg., 6 — *Tipula* (*Lunatipula*) *livida* v. d. Wulp., 7 — *Dicthenidia bimaculata* L., 8 — *Tanyptera atrata* L.

Chiswell, 1955), а неявственно яйцевидная, так как в проксимальной части она всегда несколько шире, чем в дистальной. Основание головы, обнаруживающее тенденцию к редукции, снабжено дорсально с обеих сторон средней линии двумя узкоклиновидными, иногда почти щелевидными разрезами, а вентрально — очень крупной, более или менее треугольной серединой выемкой. Дорсальные разрезы обычно занимают не более проксимальной трети длины головной капсулы, а спереди продолжены почти до самого основания усиковых бугорков в виде глубоких, сильно склеротизованных бороздок, которым на внутренней поверхности головы соответствуют два продольных хитиновых гребня. Вентральная выемка (рис. 51, 30) простирается вперед значительно дальше дорсальных разрезов и обычно занимает около $\frac{2}{3}$ длины головной капсулы, лишь немного не доходя до ротовых органов. В морфологическом отношении она представляет собою затылочное отверстие, у личинок длинноусых двукрылых смещенное из первичного каудального в вентральное положение в связи с редук-

цией головы и образованием эпистомального моста в результате разрастания и удлинения постгенальных склеритов (Anthon, 1943; Lindner, 1958b, 1959).

Основными составными частями головной капсулы личинок долгоножек (как и у всех вообще типулоидных) являются непарный лобный (фронтальный)

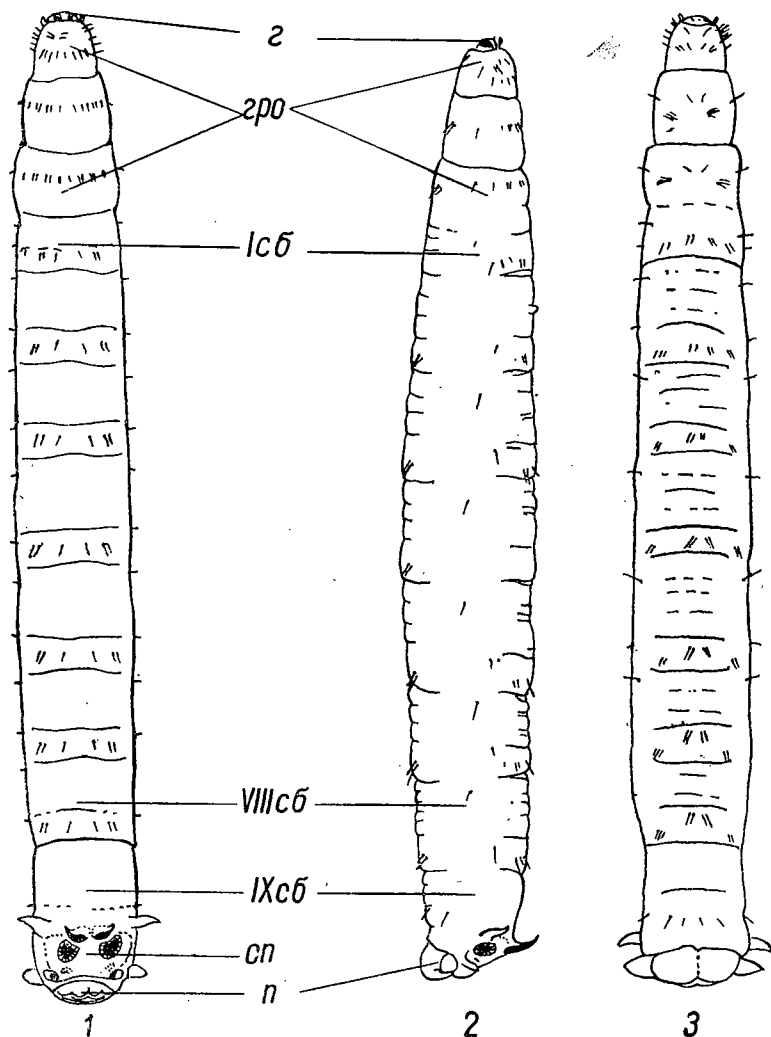


Рис. 50. Строение тела личинки долгоножки *Tipula* sp. По Теовальду.

1 — вид сверху, 2 — вид сбоку, 3 — вид снизу. 2 — голова, 2рo — грудной отдел, п — подталкиватель, сб — сегмент брюшка, сп — стигмальное поле.

склерит и парные боковые (латеральные) склериты; первый образует свод, а вторые — так называемые полушария головы.

Сравнительно небольшой удлиненно-треугольный лобный склерит¹⁴ занимает на голове дорсомедиальное положение; заостренная вершина этого треугольника направлена назад, а широкое основание — вперед (рис. 51, лс); поверхность его обычно интенсивно склеротизована и пигментирована; реже он частично полуперепончатый, светлый. Границей лобного склерита, отделяющей его от боковых склеритов головы, служит светлый полуперепончатый лобный (фронтальный) шов (рис. 51, лш), который в проксимальной части обычно шире и лучше заметен, чем в дистальной.

¹⁴ Иногда его называют также предлобьем (Alexander, 1920a).

Очень крупные боковые склериты (рис. 51, вбс, нбс) занимают большую часть поверхности головы, ограничивая ее полость не только сбоку и снизу, но частично также и сверху. Целые только при основании, на всем своем остальном протяжении они разделены дорсальными разрезами головы и идущими от последних вперед глубокими бороздками. Соответственно в каждом из боковых склеритов можно различить две доли: внутреннюю (интернолатераль) и внешнюю (экстернолатераль).

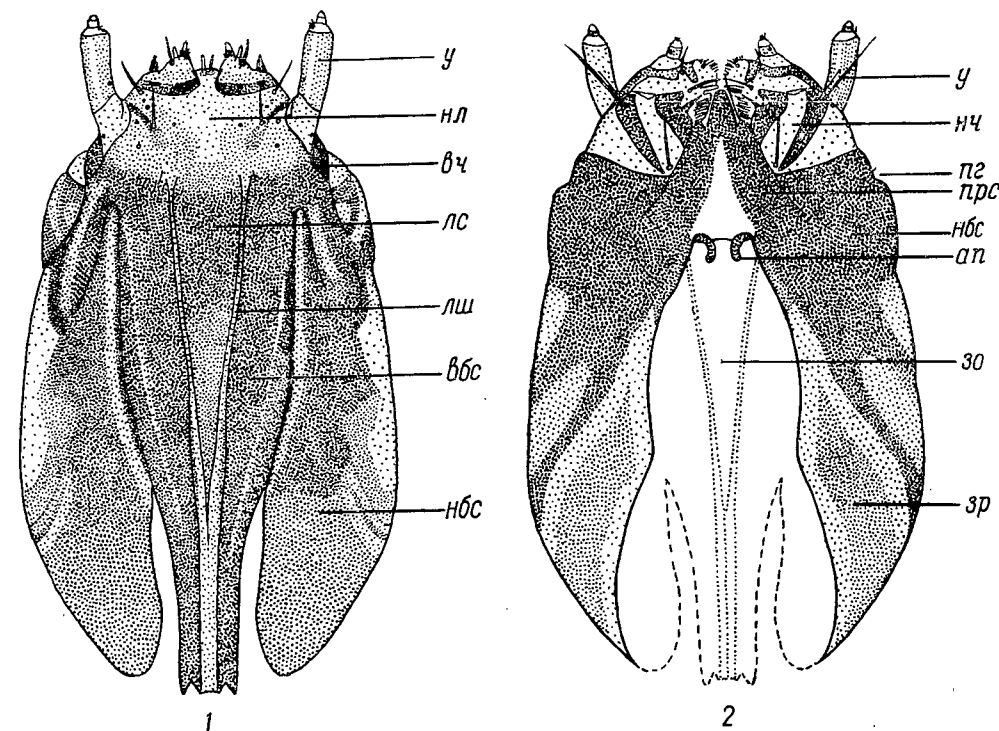


Рис. 51. Голова личинки долгоножки *Tipula (Lunatipula) livida* v. d. Wulp. По Чизуэллу.

1 — вид сверху, 2 — вид снизу. ап — места прикрепления мышц (аподемы), вбс — внутренний боковой склерит, вч — верхняя челюсть, зo — зона редукции, лс — лобный склерит, лш — лобный шов, нбс — наружный боковой склерит, нл — наличник, нч — нижняя челюсть, пг — прощельные глазки, прс — подротовой склерит, у — усик.

Внутренние доли боковых склеритов головы (рис. 51, вбс) имеют вид вытянутых в длину узких пластинок, окаймляющих латерально лобный склерит; они всегда интенсивно склеротизованы и пигментированы; основания их плоские, вся же остальная поверхность клиновидно приподнята вдоль середины. Вершины их иногда зазубрены и, как правило, слегка загнуты вниз; в отдельных случаях они заканчиваются на одном уровне с основанием головы (например, у *Tipula paludosa* Mg. и *Nigrotipula nigra* L.), в других — явственно выступают назад (многие *Nephrotoma*).

В связи со своим дорсальным положением и с более слабым развитием лобных швов по сравнению с дорсальными разрезами и глубокими бороздками головы, внутренние доли топографически тяготеют больше к лобному склериту, чем к внешним долям полушарий головы. Поэтому их нередко условно рассматривают как одно целое с лобным склеритом, именуя этот морфологический комплекс лобной (нотальной) пластинкой головы (de Meijere, 1916, 1917; Lindner, 1958b).

Внешние, или наружные, доли боковых склеритов головы (рис. 51, нбс) значительно крупнее внутренних. Своей удлиненной выпуклой формой они

очень напоминают раковину моллюска мидии. Загнутая вентрально часть их смыкается только спереди при основании ротовых органов, а на всем своем остальном протяжении они широко разделены вентральной выемкой головной капсулы. По бокам внешних долей несколько каудальнее оснований верхних челюстей обычно имеется по очень короткой и неясственной щетинке.

Поверхность экстернолатералей склеротизована и пигментирована сильнее всего в проксимальной части, которая образует позади оснований верхних челюстей специализированные опорные пластинки («Verstärkerungsleisten» немецких авторов), придающие особую прочность головной капсуле. Загибаясь на нижнюю сторону головы в виде поперечных полуколец, эти пластинки упираются вентрально в гипостому. С последней они связаны также посредством узкого хитинового тяжа, который охватывает в виде направленной вершиной назад дуги значительную часть поверхности экстернолатерали, располагаясь почти параллельно ее краю. Этот тяж, также служащий опорным образованием, выражен обычно тем лучше, чем больше степень редукции головной капсулы. Он хорошо заметен, например, у личинок *Dictenidia bimaculata* L. и, наоборот, лишь едва намечен у личинок *Tipula czizeki* de Jong и *T. livida* v. d. Wulp.

Охваченные хитиновым тяжем боковые участки экстернолатералей всегда более светлые, полуперепончатые; такой же каемкой обычно узко оторочен и край экстернолатералей; иногда вершина последних вся светлая, полуперепончатая с более или менее явственной концентрической зональностью (рис. 51, *зр*), обусловленной чередованием участков с более и менее интенсивной пигментацией. У личинок лимонидов светлые полуперепончатые участки на вершинах полушарий головной капсулы¹⁵ получили название «зон прироста» (Lindner, 1958b, 1959), так как в онтогенезе они обычно нарастают в периоды межличиночного развития личинок. По наблюдениям на *Tipula saginata* Berg., то же происходит и у личинок долгоножек (Hemmingsen, 1965). В филогенетическом аспекте эти зоны были бы, однако, лучше называть «зонами редукции», поскольку у длинноусых двукрылых они развиваются в тесной связи с гемикефализацией головной капсулы.

Вследствие перехода функций опорного образования к проксимальной части головных полушарий, тенториум у личинок долгоножек подвергся редукции. По Линднеру (Lindner, 1959), остатками его (имеющимися также у личинок большинства лимонидов), возможно, являются склеротизованные утолщения на внутренней поверхности головной капсулы в области наличника, которые в виде узких изогнутых пластинок, охватывающих каудально стеммы, а мезально основания усиков, тянутся вперед к эпифарингеальной поверхности верхней губы (рис. 54, *рп*).

Гомологизация основных склеритов головной капсулы личинок долгоножек (как и вообще всех типулоидных) с соответствующими элементами головы эуцефалических насекомых связана с большими трудностями и до сих пор еще окончательно не завершена. Так, Кук (Cook, 1944) считает дорсомедиальный треугольный склерит головы не лбом, а наличником. Исходя из того, что к этому склериту прикрепляются фациальные мышцы головы, Снодграсс (Snodgrass, 1947) рассматривает его как лобноналичниковый (фронтотрипеальный). Соответствующее расположение мышц действительно имеет место у личинок ряда видов из подсемейств *Tipulinae* и *Stenophaginae* (например, у палеарктического *Dictenidia bimaculata* L. и неарктического *Holorusia rubiginosa* Lw.). В других случаях часть фациальных мышц, в частности цибарийные и переднеглоточные расширяющие мышцы, расположены не на дорсальном треугольном склерите головы, а латеральнее его, между полуперепончатым швом и глубокими дорсальными бороздками головной капсулы. Такое положение фациальных мышц отмечено, например, у личинок палеарктических *Tipula paludosa* Mg. и *T. irritata* Mscq. Именно это, по-видимому, дало повод Чизуэллу (Chiswell, 1955)

¹⁵ В этом семействе такие участки имеются не только на экстерно-, но и на интернолатеральных.

рассматривать в качестве фронтотрипеальной всю нотальную пластинку головы.

Следует, однако, иметь в виду, что к вершине нотальной пластинки у личинок долгоножек иногда бывает прикреплена также дорсальная группа верхнечелюстных мышц-аддукторов, которые у эуцефалических личинок насекомых обычно связаны с экстернолатеральными склеритами головной капсулы.

Таким образом, размещение фациальных мышц в голове долгоножек не может служить достаточным критерием для гомологизации дорсальных скле-

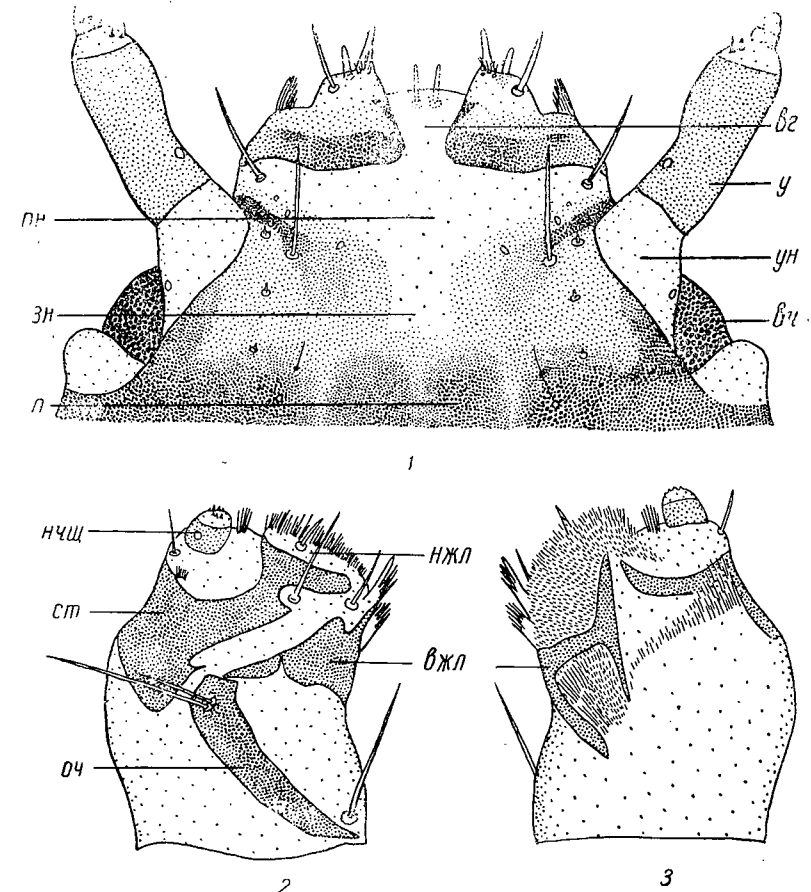


Рис. 52. Передняя часть головы (1) и нижние челюсти (2 — вид снизу, 3 — вид сверху) личинки долгоножки *Tipula (Lunaticula) livida* v. d. Wulp. По Чизуэллу.

лп — верхняя губа, вжп — внутренняя жевательная лопасть, вч — верхняя челюсть, зп — заднелобный, л — лоб, нжп — наружная жевательная лопасть, нчш — нижнечелюстные щетинки, оч — основной членик, пн — предналичник, ст — ствол, у — усик, ун — усиконосец.

ритов головной капсулы, так как между последними, с одной стороны, и фациальными мышцами — с другой, как следствие гемикефализации и редукции тенториума, по-видимому, вторично установились новые связи, отличные от таковых в головной капсуле эуцефалического типа.

Более четко, чем у долгоножек, истинные взаимоотношения дорсальных склеритов головы прослеживаются в родственном семействе лимонидов. В этом отношении большой интерес представляет личинка *Austrolimnophila ochracea* Mg., у которой в связи с незначительной степенью редукции головной капсулы еще сохраняется такая тесная связь интернолатералей с экстернолатеральными, что не возникает никаких сомнений в принадлежности первых именно к головным полушариям, а не к лобному склериту. На это же указывают особенности при-

роста головы в межличиночные периоды, открытые недавно у личинок лимонид Линднером (Lindner, 1958b, 1959). В процессе прироста, который ведет к удлинению головной капсулы, на вершине нотальной пластинки образуется не один отросток, как это должно было бы быть при условии ее морфологической однородности, а три обособленных отростка, соответствующие: средний — лобному склериту, боковые — интернолатералиям, объединенным с лобным склеритом в нотальную пластинку.

Лобный склерит у личинок долгоножек в отличие от лимонид и цилиндротомид спереди всегда непосредственно переходит в наличник, или клипеус (рис. 51, *нл*). Ни явственного шва, ни даже его следов между лбом и наличником нет. Проксимальная часть наличника (задненаличник, или постклипеус; рис. 52, *зн*) обычно более или менее склеротизована и затемнена; нередко на нее заходят свободные концы лобных швов. В дистальной части наличник имеет вид светлой кожистой пластинки поперечно-трапецевидной формы, именуемой предналичником, или преклипеусом (рис. 52, *пн*). Латерально предналичник обычно несет по три длинных щетинки и по четыре щетинконосных поры, из которых задние, расположенные на границе с темнопигментированной зоной, по большей части плохо заметны. Впереди оснований усиков на предналичнике расположено по косому темнопигментированному узкому склериту.

Широко расставленные усики (рис. 51, 52, *у*) размещены в дистальной части головы по бокам предналичника на особых усеченно-конических полуперепончатых основаниях, которые могут быть названы усиконосцами (рис. 52, *ун*). Как у большинства типулоидных, они одночлениковые, сравнительно короткие и толстые, почти цилиндрические, часто с явственной перетяжкой в средней части. Основание их мезально всегда со светлой округлой площадкой, которая, по Александру (Alexander, 1920a) и Олдхэму (Oldham, 1928), служит органом слуха («auditory plate»), а по Уордлю и Тэйлору (Wardle, Taylor, 1926), способна вибрировать и воспроизводить звук сама. Такая же площадка, но расположенная латерально, имеется и на усиконосцах. Полуперепончатые вершины усиков несут по довольно короткому сенсорному сосочку, цилиндрическое основание которого явственно склеротизовано, а коническая дистальная часть просветлена.

Длина усиков ненамного превосходит их наибольший поперечник: у *Nephrotoma*, *Nigrotipula* и большинства *Stenophorinae* — всего в 2, а у большинства *Tipula* — не более чем в 4 раза.

Принимая усиконосцы и сенсорные сосочки за самостоятельные членики, Виммер (Vimmer, 1905) считает усики личинок долгоножек трехчлениковыми, для чего, однако, нет оснований. Морфологически усиконосцы не входят в состав усиков, так как они не отчленены от головной капсулы и представляют собою лишь выпячивание ее покрова. Что касается сенсорных сосочков, то на вершине усиков; кроме более крупного основного, обычно бывает еще несколько (чаще всего 2) аналогичных образования меньшего размера. Поэтому если рассматривать вслед за Виммером усики долгоножек как трехчлениковые, то следует допустить возможность их дистального ветвления, что не свойственно ни типулоидным, ни их анцестральным формам.

Простые глаза (стеммы) имеются у личинок большинства долгоножек. Они расположены парно в виде слегка выпуклых округлых участков латеральнее оснований усиков на небольших выпячиваниях, образованных боковыми покатостями экстернолатералей позади оснований верхних челюстей. Поверхность стемм обычно явственно пигментирована, что иногда затрудняет их обнаружение на темной поверхности головы. В ряде случаев (например, у личинок *Tipula truncorum* Mg., *Dictenidia bimaculata* L. и др.) они, однако, настолько четко выражены, что можно лишь удивляться, почему в литературе о них обычно не упоминается.

Ротовой аппарат личинок (рис. 52—56) типично грызущий, приспособленный для приема и первичной механической переработки твердой пищи, но отдельные части его довольно сильно модифицированы по сравнению с эуцефа-

лическими насекомыми. Размещение ротового аппарата на голове псевдогипогнатное, т. е. в связи с вторичным смещением затылочного отверстия на вентральную сторону головной капсулы верхние челюсти расположены фактически

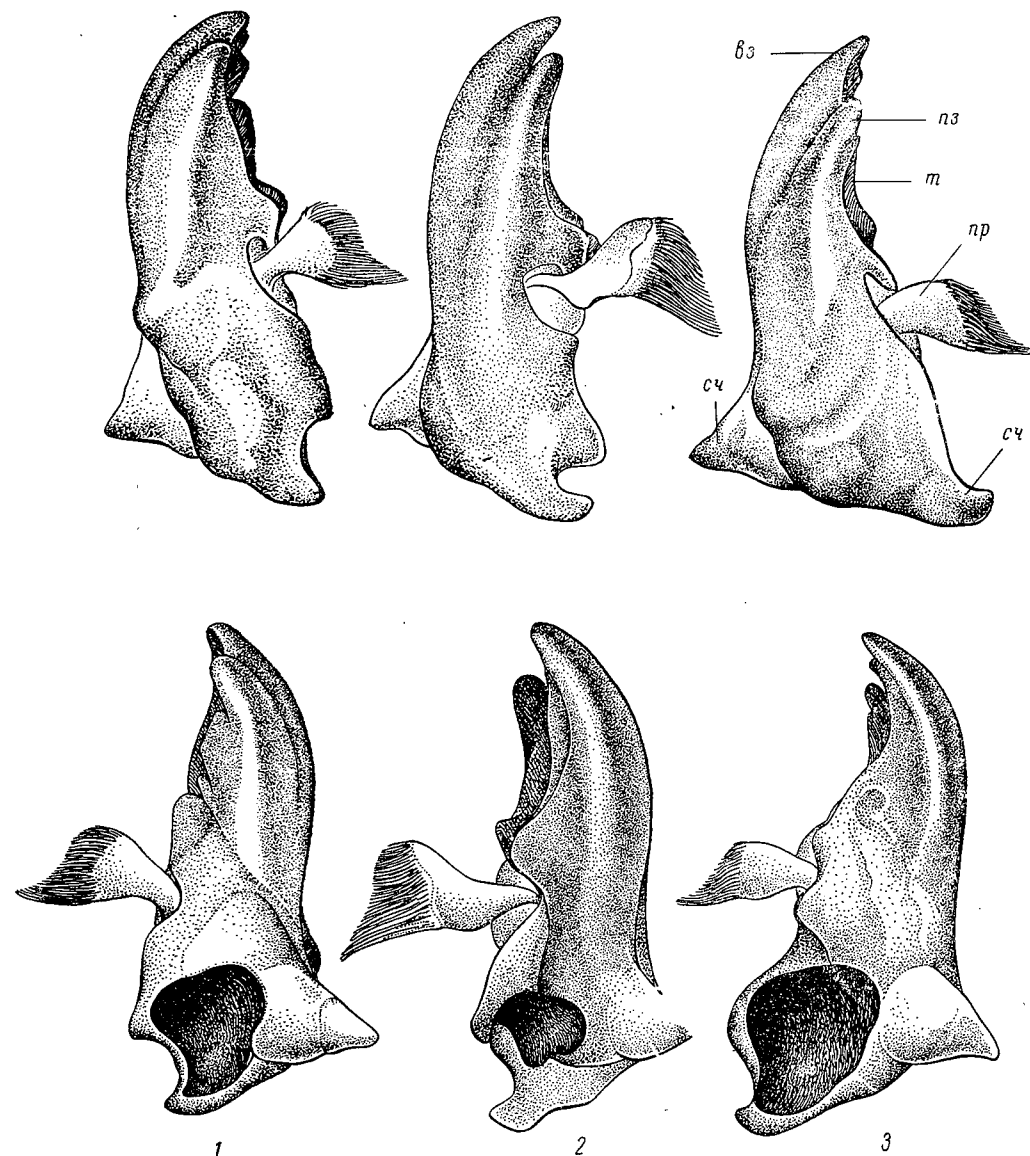


Рис. 53. Верхние челюсти личинок долгоножек, вид сверху (*верхний ряд*) и снизу (*нижний ряд*).

1 — *Tipula* (s. str.) *czizeki* de Jong, 2 — *Nephrotoma scalaris* Mg., 3 — *Dictenidia bimaculata* L. *вз* — верхний зубец, *пз* — предвершинный зубец, *пр* — простека, *сч* — сочленовный бугорок, *т* — терка.

не перпендикулярно, а параллельно как затылочному отверстию, так и продольной оси тела.

Верхняя губа (рис. 52, *вг*) примыкает спереди к предналичнику и отделена от него лишь участком полуперепончатой, почти лишенной пигмента кутикулы; она имеет весьма своеобразное строение. В целом поперечная, она состоит из пары латеральных склеротизованных пластинок, медиально разделенных участком тонкой непигментированной кутикулы. В каждой пластинке можно различить поперечную более интенсивно склеротизованную базальную часть,

охваченную при самом основании темнопигментированным пояском, и удлиненно-коническую более перепончатую и светлую дистальную часть, которая расположена мезально, в связи с чем снаружи склерита образуется почти прямоугольный уступ, несущий пучок довольно длинных щетинок. Дистальная часть верхнегубных пластинок обычно с тремя длинными, часто уплощенным и расширенными сенсорными щетинками, между которыми могут быть еще короткие микроскопические щетинки и пучки тонких волосков. Выемка между боковыми пластинками верхней губы плоскодонная или угловидная, темный поясик при основании пластинок с гладким (*Tipula*) или зазубренным (некоторые *Nephrotoma*) верхним краем.

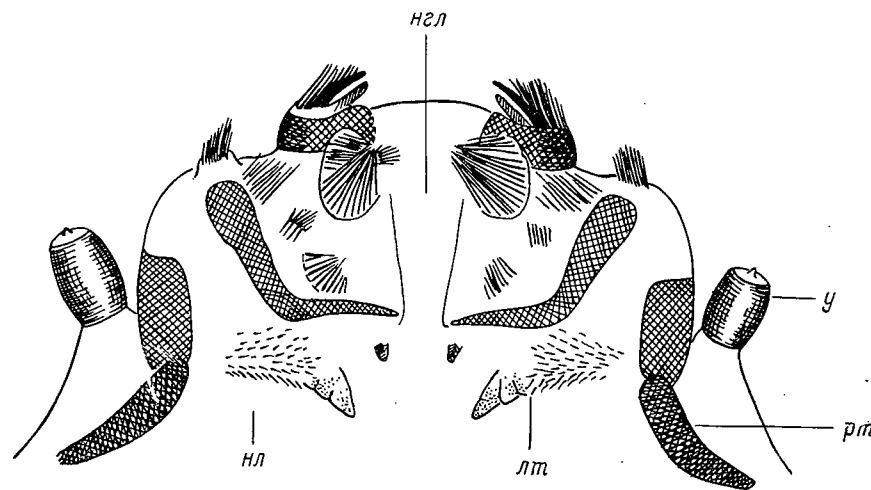


Рис. 54. Эпифарингиальная (нижняя) поверхность верхней губы личинки долгоножки *Tanyptera atrata* L. По Геннигу.

лт — ложные тормы, нгл — надглоточник, нл — наличник, рт — рудименты тенториума, у — усик.

Нижняя, или надглоточная (эпифарингиальная) поверхность верхней губы (рис. 54), ограничивающая сверху цибариальную полость рта, обычно сильно вздута и всегда довольно густо опушена, а латерально и базально ограничена парой узких темнопигментированных склеритов, которые, начинаясь спереди у закругленных внешних углов верхней губы, тянутся далее косо назад, где заходят на предналичник и загибаются на нем мезально под прямым углом к продольной оси тела.

В задней части надглоточника, заходящего также на нижнюю поверхность наличника, расположена обычно пара изогнутых поперечных образований, имеющих вид валиков (рис. 54, лт), которые у личинок *Tanyptera atrata* Mg. заканчиваются мезально небольшими сосочками (Hennig, 1950).

Чизуэлл (Chiswell, 1955) рассматривает аналогичные образования у личинок *Tipula livida* v. d. Wulp как премандибулярные склериты, или тормы. При этом он руководствуется лишь топографическим признаком, не подкрепляя своей точки зрения морфологически. Ни развитых торм, ни даже их рудиментов у личинок долгоножек, как и у других типулоидных, по-видимому, нет (Goetghebuer, 1924; Hennig, 1950). Образования, описанные как тормы Токунага (Tokunaga, 1930, 1933) у личинки лимониды *Dicranomyia monostromia* Tok., едва ли являются таковыми, а представляют собою скорее всего лишь вентрально загнутые склеротизованные отростки предналичника (Peus, 1952), которые могут быть названы ложными, или псевдотормами.

Позади псевдоторм обычно расположен поперечный ряд конических зубцов, направленных вершинами назад; некоторые из них могут нести по паре очень маленьких стержневидных щетинок. Назначение этих зубцов заключается,

очевидно, в том, чтобы удерживать в цибариальной полости частицы твердой пищи, заглотанные личинкой.

Расположенные латеральнее верхней губы и вентральнее оснований усиков верхние челюсти (мандибулы) представляют собою массивные, сильно склеротизованные образования, имеющие приближенно форму трехгранной пирамиды (рис. 53). Нижняя и верхняя поверхности их заканчиваются дистально двумя крупными, слегка загнутыми внутрь тупыми зубцами, из которых нижний, расположенный на самой вершине склерита, называется вершинным (рис. 53, в3), или апикальным, а верхний, смещенный обычно несколько назад, — спинным, или дорсальным.

Внутренний край верхних челюстей у долгоножек в отличие от большинства эуцефалических насекомых не образует зазубренного режущего лезвия, а неглубоко вогнут в виде продольного желобка, который, по-видимому, функционирует как черпак для захвата пищи. Дорсально и вентрально этот желобок ограничен двумя тупо заостренными ребрами, которые в проксимальной части сливаются, образуя крупный тупой бугор, который, вероятно, гомологичен терочному, или молярному, отделу верхних челюстей обычного грызущего типа и предназначен для растирания и размельчения частиц твердой пищи (рис. 53, т). Одно из ребер обычно гладкое, второе — с более или менее явственными зубцами. Чаще бывает зазубрено вентральное (большинство *Tipulinae* и *Stenophorinae*), реже — дорсальное ребро (*Tipula flavolineata* Mg.). Кроме апикального, на вентральном ребре может быть еще один или несколько дополнительных зубцов. Исходным типом является, по-видимому, наличие лишь одного крупного дополнительного зубца, который занимает предвершинное положение и соответственно именуется субапикальным. Более мелкие дополнительные зубцы возникли в филогенезе, очевидно, за счет обособления от апикального и субапикального зубцов (Vimmer, 1906a). Один дополнительный зубец характерен, например, для личинок *Nephrotoma* и *Tanyptera*, несколько — для личинок *Tipula* s. str.

Посредством сочленовных ямок, расположенных дорсально у наружных базальных углов верхних челюстей, последние подвижно сочленяются с небольшими сочленовными бугорками, расположенными при основании интерлатеральных склеритов, в месте их стыка с экстернолатеральными склеритами головной капсулы. Остальной поверхностью своего основания верхние челюсти свободно опираются на выгнутые основания экстернолатералей.

При смыкании верхние челюсти всей своей массой давят на интерлатеральные склериты, которые в связи с этим должны были подвергнуться сильной склеротизации, обеспечивающей им большую прочность. При размыкании же верхних челюстей последние оказывают лишь незначительное давление на экстернолатеральные склериты, в соответствии с чем и прочность последних может быть значительно меньше.

Местом прикрепления приводящих мышц-аддукторов служат внутренние, а отводящих мышц-абдукторов — наружные основные углы верхних челюстей, которые обычно вытянуты в соответствующие апофизы, достигающие иногда значительных размеров (рис. 53, сч).

Около середины их внутреннего края к верхним челюстям дорсально посредством мягкой перепоночки подвижно причленено особое образование неправильно овальной или клиновидной формы (рис. 53, пр), носящее название простеки (Bescker, 1910). Нижняя поверхность и свободные края его густо опушены. Назначение простеки, имеющейся не только у долгоножек, но и у большинства типулоидных, заключается, по-видимому, в проталкивании пищи из ротовой полости через ротовое отверстие в пищевод. Одновременно она, возможно, выполняет и роль щетки, очищающей верхние челюсти и лежащие под ними части ротового аппарата от приставших к ним частичек пищи и заглотанной вместе с нею земли.

Де Мейере (de Meijere, 1917) рассматривает простеку «как примитивный, во многих случаях еще подвижный придаток мандибул». Возможно, что она

является образованием, воспроизводящим тип первичных членистых верхних челюстей примитивных насекомых, и имеет, следовательно, палингенетическое значение. Такие членистые верхние челюсти, которые Шремер (Schrömmmer, 1951) тоже считает первичными, имеются у личинок многих современных длинноусых двукрылых, включая не только типулоидных (лимонииды), но и представителей семейств Rhyphidae, Trichoceridae, Psychodidae и Ptychopteridae. Не исключено, что они будут обнаружены и у некоторых наиболее архаических долгоножек палеотропической фауны.

Функционирующие верхние челюсти двигаются у личинок долгоножек, как правило, только в горизонтальной плоскости, смыкаясь и размыкаясь наподобие щипцов.

Нижние челюсти (максиллы) личинок представляют собою довольно крупные уплощенные образования неправильно прямоугольной формы, которые плотно прилегают спереди к нижней поверхности головы, фланкируя подротовой склерит и прикрывая с боков ротовую полость (рис. 52, 2).

На полуперепончатой основе нижних челюстей достаточно четко видны 4 обособленных склерита. Наиболее проксимальное положение занимает узкий, косо поставленный склерит, напоминающий формой косу (рис. 52, *оч*); заостренным нижним концом он упирается во внутренний проксимальный угол нижних челюстей, а тупым верхним примерно достигает их центральной части; поверхность склерита перед дистальным концом с двумя крупными щетинками, из которых нижняя вдвое короче верхней; еще одна длинная щетинка расположена на перепонке у проксимального конца склерита, причлененного посредством мышечного тяжа к переднему краю экстернолатерального склерита головной капсулы.

Большую часть вершины нижних челюстей занимает очень крупный склерит неправильной формы, охватывающий каждую максиллу сбоку и распростирающийся на ее спинную сторону в виде длинной, но узкой, слегка изогнутой поперечной скобочки (рис. 52, *ст*). Вершина склерита слегка вытянута также внутрь; кроме того, она снабжена обширной округлой выемкой, заполненной крупным усеченно-коническим полуперепончатым выступом, который служит цоклем для нижнечелюстного щупика; сбоку на этом выступе обычно расположена умеренно длинная щетинка, а при основании его — пучок очень коротких волосков.

Проксимальный и дистальный склериты нижних челюстей соединены посредством небольшого мышцелка, расположенного на внутреннем крае второго из них. Перепонка при основании дистального склерита слегка (обычно очень неявственно) склеротизована и пигментирована.

Мезальнее проксимального и дистального склеритов расположены еще два небольших склерита, из которых меньший внутренний (рис. 52, *вжл*), имеющий вид узкой удлинено-треугольной пластинки, соединен мышцелком с проксимальным склеритом нижних челюстей, а больший наружный, имеющий неправильную форму (рис. 52, *нжл*), загнут по внутреннему краю максилл на их верхнюю поверхность, образуя тут длинный узкий выступ, расширяющийся на конце в виде буквы Т.

Перепончатые участки на вершине нижних челюстей несут обычно три умеренно длинные щетинки, а по переднему краю снабжены бахромкой щетинок, которые мезально группируются в отдельные пучки.

Гомологизация склеритов нижних челюстей личинок долгоножек с таковыми эуцефалических насекомых представляет не меньшие трудности, чем гомологизация дорсальных склеритов головной капсулы, и тоже еще не может считаться окончательно выясненной.

По общепринятой схеме, предложенной для личинок *Tipula* L. и *Nephrotoma* Mg. Виммером (Vimmer, 1905) и распространенной с незначительными изменениями на прочих типулоидных другими исследователями (Alexander, 1920a; Hennig, 1950; Lindner, 1959), в нижних челюстях личинок долгоножек имеются все основные элементы обычного грызущего ротового

аппарата насекомых. По этой схеме косо проксимальный склерит максилл рассматривается как основной членик, или кардо, крупный дистальный склерит — как стволик, или стипес, полуперепончатый выступ на вершине последнего — как щупальценосец, или пальпигер (Cook, 1944), а вся часть максилл, лежащая мезальнее стволика — как в значительной мере утратившие свою первичную дифференциацию и почти целиком сросшиеся друг с другом жевательные лопасти. Наружная жевательная лопасть (галея) обычно полуперепончатая со склеротизованным пояском при основании, который часто латерально спаян со стволиком или лишь очень неявственно обособлен от него; внутренняя жевательная лопасть (ладиния), смещенная вентральнее стволика и расположенная почти напротив вершины основного членика, сильно склеротизована, а на вершине вытянута вперед в две тупые полуперепончатые лопасти, несущие каждая по пучку щетинок.

Неясна морфологическая природа небольшого склерита, расположенного между вершиной основного членика и основанием внутренней жевательной лопасти. Не исключено, что он гомологичен субгалеа некоторых жесткокрылых насекомых.

Принципиально иначе, чем общепринято, трактует основные склериты максилл Пастейжик (Pastejřik, 1907) на примере личинок *Ctenophora pectinicornis* L. Косо проксимальный склерит нижних челюстей он считает лишь дополнительной пластинкой («lamella»), а в качестве основного членика рассматривает часто едва выраженный, слабо склеротизованный участок перепонки при основании стволика. Эту же точку зрения развивает и обосновывает применительно к цилиндротомидам Пеус (Peus, 1952). По Пеусу, косо проксимальный склерит нижних челюстей типулоидных нельзя считать основным члеником, так как в этом случае следовало бы допустить, что нижние челюсти соединяются с головой вентрально в области гипостомы, а стволик сочленяется с основным члеником не проксимально, а мезально, что противоречит типичному взаиморасположению отдельных склеритов нижних челюстей на голове грызущих насекомых. На основании этого и некоторых других соображений Пеус считает косо проксимальный склерит максилл дополнительной пластинкой стволика (субстипес), а в качестве основного членика вслед за Пастейжигом рассматривает слабо склеротизованный участок перепонки при основании стволика, связанный с головной капсулой у личинок цилиндротомид мышечным тяжем. В мотивировке Пеуса имеются, однако, внутренние противоречия. С одной стороны, дорсолатеральная связь максилл с головной капсулой даже у эуцефалических насекомых вовсе не является общим правилом; у многих из них (таракановые, личинки пластинчатоусых и др.) она осуществляется так же вентрально, как и у типулоидных. С другой стороны, место этой связи могло бы играть роль индикатора при гомологизации частей максилл типулоидных лишь в том случае, если бы в их головной капсуле сохранились те же соотношения основных склеритов, что и в типичной эуцефалической голове. Между тем у эуцефалических насекомых экстернолатерали головной капсулы лишь частично загнуты на ее нижнюю сторону, будучи широко разобщены тут просветом, заполненным склеритами нижней губы. У типулоидных же в связи с гемицефализацией эти склериты сильно редуцированы и смещены внутрь головы, а место их занимают экстернолатерали, сросшиеся медиально в гипостомальную пластинку. Совершенно очевидно, что процесс вентрального разрастания экстернолатералей должен был сопровождаться не только редукцией нижней губы, но и смещением места прикрепления максилл к головной капсуле из дорсолатерального в вентральное положение, характерное для типулоидных. Поэтому последнее обстоятельство не может быть достаточным поводом для отказа от общепринятой схемы гомологизации частей максилл личинок долгоножек, тем более что их косо проксимальный склерит расположен под явственным углом к стволику и по этому топографическому признаку гомологичен основному членику типичных нижних челюстей грызущих насекомых.

Нижнечелюстные щупики (рис. 52, *нщц*) у личинок долгоножек всегда одноклениковые, примерно такой же цилиндрической формы, как и усики, но зна-

чительно короче их. Обычно длина щупиков не превышает их максимального поперечника или даже меньше его, боковая поверхность склеротизована и снабжена латерально небольшой округлой светлой площадкой, гомологичной, очевидно, «слуховой» площадке усиков, вершина полуперепончатая с многочисленными микроскопическими сенсорными сосочками.

Нижняя губа (лабиум), лежащая в грызущем ротовом аппарате нормально между нижними челюстями, у личинок долгоножек, как и всех типулоидных, снаружи не видна. Она смещена внутрь головной капсулы и при этом очень сильно модифицирована, редуцирована и так тесно объединена с подглоточ-

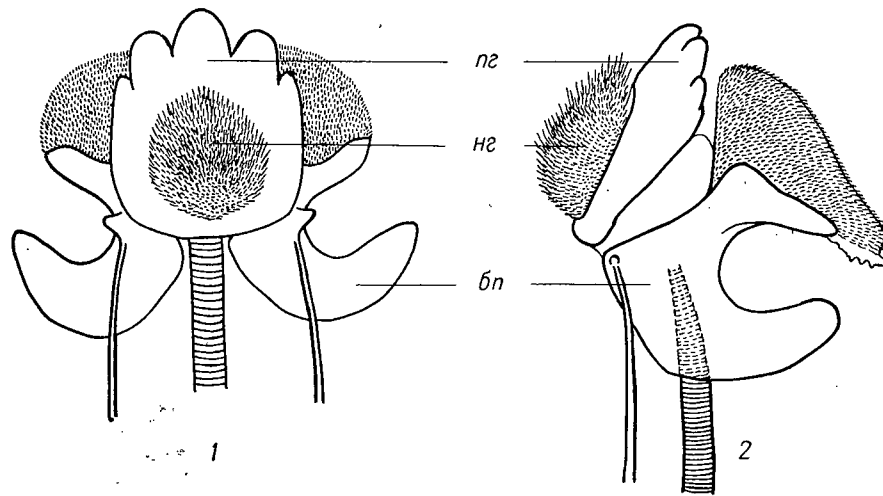


Рис. 55. Нижняя губа (ng), подглоточник (ng) и боковые пластинки подглоточника (bn) личинки долгоножки *Tipula (Lunatipula) livida* v. d. Wulp. По Чизуэллу.

1 — вид снизу, 2 — вид сбоку.

ником, что границы между этими двумя элементами ротового аппарата часто прослеживаются лишь с трудом (рис. 55, ng). Следуя Геннигу (Hennig, 1950), за нижнюю губу следует, очевидно, считать вздутое полуперепончатое образование, расположенное дорсальнее подглоточника несколько впереди его и утрачившее какие-либо признаки расчленения на подбородок и подподбородок, характерного для типичного грызущего ротового аппарата. В своих более старых работах Виммер (Vimmer, 1906a, 1906b) видел в этом образовании подбородок.

Функционально нижняя губа выполняет, по-видимому, роль клапана, замыкающего устье пищевода. Поверхность ее обычно покрыта довольно густыми жесткими щетинками, которые, возможно, служат своего рода механическим фильтром, задерживающим в ротовой полости крупные, недостаточно перетертые частицы пищи (Bodenheimer, 1924a).

Подглоточник, или гипофаринкс, который Чизуэлл (Chiswell, 1955) и Зельке (Sellke, 1936) принимают за нижнюю губу, а Виммер — за подподбородок (Vimmer, 1906a, 1906b), или за эндолабиум (Vimmer, 1911, 1912), представляет собой довольно сильно склеротизованное образование, вместе с нижней губой служащее горизонтальной перегородкой между цибариальным и сливариальным отделами ротовой полости. В состав подглоточника входят непарная более или менее квадратная медиальная пластинка (рис. 55, ng) и две более узкие и длинные латеральные пластинки, расположенные в отношении медиальной примерно так, как у позвоночных ребра располагаются по отношению к позвонку, и подвижно сочлененные с ней основаниями (рис. 55, bn). Медиальная пластинка гипофаринкса вооружена спереди несколькими (чаще всего 5, реже 3) тупыми зубцами, которые обычно коротко опушены. Латеральные

пластинки изогнуты в виде буквы U и направлены свободными вершинами вверх и назад; при их основании расположено по небольшому бугорку или выступу, служащему местом прикрепления одной из двух пар гипофарингиальных мышц. Морфологическая природа латеральных пластинок гипофаринкса недостаточно исследована. Кук (Cook, 1944) считает их суспензориями, т. е. остатками мандибулярного стернита головы, а Уордл и Тэйлор (Wardle, Taylor, 1926) предполагают, что они идентичны образованиям, описанным Бёрнером (Börner, 1904) у различных насекомых под названием «фультур» и рассматриваемых им в качестве рудиментов второй пары максилл, или суперлингов.

В ротовом аппарате личинок долгоножек латеральные пластинки гипофаринкса, очевидно, играют механическую роль подпорок, придающих необходимую прочность дну цибариального отдела ротовой полости.

В основании медиальной пластинки подглоточника впадает непарный проток слюнных желез, устье которого становится заметным лишь при удалении нижней губы. Внешне похожий на трахею, он отличается у личинок *Tipula*, *Nephrotoma* и *Stenophora* значительной длиной, характерной, по-видимому, вообще для всех типулоидных.

Снизу и сзади ротовой аппарат личинок долгоножек замыкает крупный склерит неправильно треугольной, реже более или менее прямоугольной или округлой формы. Передний край его вооружен 7—8, редко 5 (*Trichotipula*) крупными тупыми зубцами, а основание с глубоким медиальным разрезом (рис. 56), который, однако, никогда не рассекает склерит на две целиком обособленные доли, как это характерно, например, для личинок большинства видов лимонид. Брауер (Brauer, 1883b), де Мейере (de Meijere, 1917) и Александер (Alexander, 1920a), а в последнее время также Хехштеттер (Höchstetter, 1963) трактуют этот склерит как подбородок, или ментум, т. е. как часть нижней губы. Морфологически и топографически он является, однако, непосредственным продолжением вентральной части экстеролатеральных склеритов полушарий головной капсулы, вытянутых спереди внутрь в узкие, слегка изогнутые пластинки, которые у личинок долгоножек срослись в месте стыка в одно непарное массивное образование, не имеющее непосредственного отношения к ротовым органам. Поэтому более обоснованной является точка зрения Антон (Anthon, 1943), рассматривающей этот склерит как подротовой, или гипостому, что принимают также Генниг и Чизуэлл.

В разных систематических группах долгоножек подротовой склерит достигает разной степени развития и склеротизации. У большинства *Stenophaginae* он развит и склеротизован в общем сильнее, чем у *Tipulinae*.

Будучи сравнительно со многими лимонидами хорошо развита и представляя собою механически достаточно прочное образование, голова у личинок долгоножек, кроме обычно присущих ей сенсорных и трофических функций, выполняет также и механические функции, играя роль своего рода тарана, которым личинка, передвигаясь, выдавливает себе ход в твердом субстрате.

По сравнению с наиболее примитивными семействами длинноусых двукрылых (*Ptychopteridae*, *Rhyphidae*), имеющими в личиночной фазе цельную головную капсулу с явственным швом между верхней губой и наличником, голова личинок долгоножек отличается более высокой степенью специализации. Последняя, однако, не заходит еще так далеко, как например у личинок *Eripterinae* из семейства лимонид, голова которых разделена глубокими разрезами на шесть почти целиком обособленных долей.

По Уордлю и Тейлору, верхние челюсти личинок долгоножек также должны рассматриваться как достаточно высоко специализованные и соответственно далеко уклоняющиеся от анцестрального типа, свойственного, например, личинкам некоторых примитивных *Limoniidae* из родов *Adelphomyia* Al., *Dicranota* Ztt. и *Pedicia* Latr. С другой стороны, они, однако, не достигают такой высокой степени специализации, как у личинок лимонид из родов *Ulmomorpha* O.=S. и *Pilaria* Sint., верхние челюсти которых, по Геннигу, вторично разделены на два подвижно сочлененных крупных склерита.

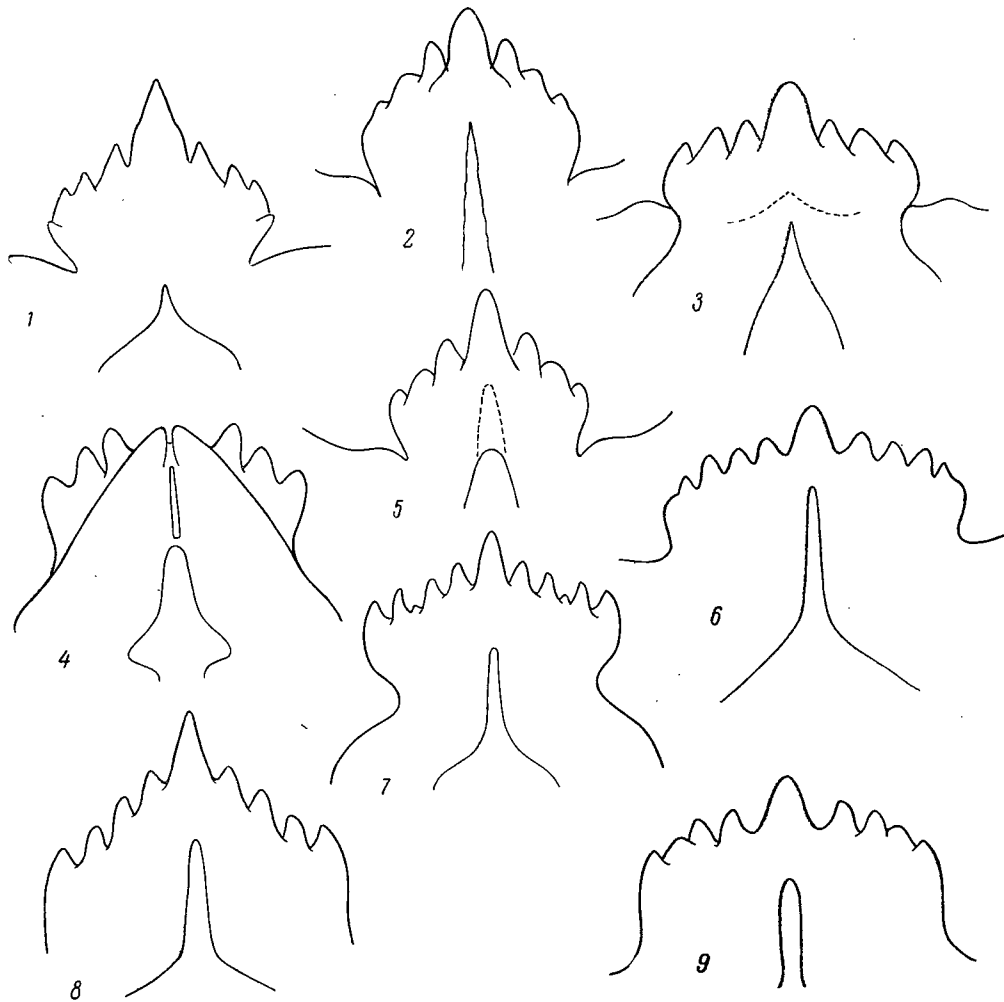


Рис. 56. Различные типы подротового склерита личинок долгоножек. По Байерсу (1), Кривошейной (4, 6—9), Олдхэму (2, 3), Чизуэллу (5).

1 — *Oropeza* sp., 2 — *Tipula* (*Yamatotipula*) *lateralis* Mg., 3 — *T.* (s. str.) *paludosa* Mg., 4 — *T.* (*Vestipleura*) *scripta* Mg., 5 — *T.* (*Lunatipula*) *livida* v. d. Wulp., 6 — *T.* (*Dendrotipula*) *flavolineata* Mg., 7 — *Phoroctes* *vittata* Mg., 8 — *Ctenophora* *tricolor* Lw., 9 — *Tanyptera* *atrata* L.

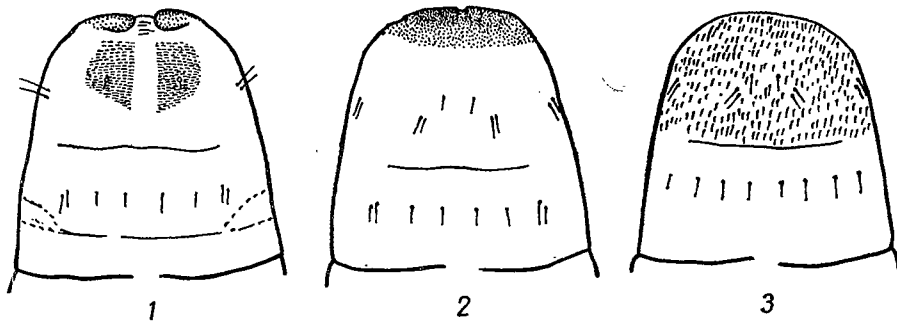


Рис. 57. Переднегуглье личинок долгоножек. По Теовальду.

1 — *Nephrotoma* *cornicina* L., 2 — *Tipula* (*Schummelia*) *varicornis* Schumm., 3 — *T.* (*Lunatipula*) *lunata* L.

Специализация нижних челюстей у личинок долгоножек достигает лишь среднего уровня и не идет так далеко, как, например, в некоторых наиболее уклонившихся группах лимонид (*Limnophila* Msc.), где отдельные максиллярные элементы срослись в один гомогенный массивный склерит, далеко выступающий из-под вершины головной капсулы вперед.

В целом голова и ее придатки отличаются у личинок долгоножек довольно однообразным строением в противоположность личинкам лимонид, тип головы которых очень широко варьирует от самого примитивного, близкого к эуцефалическому, до наиболее высоко специализованного. Поэтому строение головы и ее придатков с таксономической точки зрения представляет у личинок долгоножек лишь ограниченный интерес и в настоящее время, если не считать строения гипофаринкса, почти не используется в диагностических целях. Использование для диагностики отдельных особенностей в строении головы личинок, имеющих в различных систематических группах долгоножек, к тому же затруднено скрытым положением большей части головной капсулы в переднегуглье.

С переднегрудным сегментом туловища голова личинок долгоножек соединена посредством интерсегментальной перепоночки, которая в виде поперечного воротничка сращена с головной капсулой по линии, проходящей вентрально по заднему краю подротового склерита, а дорсально — примерно на уровне оральных концов глубоких бороздок, отделяющих интернолатерали от экстернолатералей. Для прикрепления соединительной перепоночки на дне вентральной выемки головы имеются два апофиза в виде узких дуговидно изогнутых склеритов, направленных вершинами назад (рис. 51, *an*).

Туловище личинок долгоножек состоит из 11 видимых сегментов (рис. 50); сегментация его гомономная. Исключение составляет анальный сегмент, который очень сильно модифицирован и усложнен. Поскольку его строение используется как основной диагностический признак при определении личинок, оно детально рассматривается в конце этой главы.

Три передних сегмента туловища объединяются в грудной (рис. 50, *gro*), все остальные — в брюшной отдел. Основным отличием грудных сегментов является отсутствие на них каких бы то ни было следов вторичной сегментации, имеющейся на брюшных (рис. 50, *sb*). Кроме того, грудные сегменты отличаются от брюшных еще мелкими деталями хетотаксии и тем, что на них никогда не бывает каких-либо дифференциаций локомоторного назначения.

Склеротизованных участков на всей поверхности туловища, кроме переднеспинки и анального сегмента, нет. На переднеспинке у ее переднего края иногда бывает склеротизованный темнопигментированный поперечный валик, который латерально сужен, а медиально явственно прерван довольно широким продольным желобком. Такой валик характерен, например, для личинок всех *Nephrotoma*, но имеется также и у некоторых *Tipula* из подрода *Schummelia* (рис. 57, 1, 2).

Брюшные сегменты обычно разделены более или менее явственной поперечной бороздкой на два вторичных ложных сегмента, которые иногда называют соответственно основным (базальным) и вершинным (апикальным) сегментным кольцом. Первое всегда шире второго, на котором обычно бывают сосредоточены макрохеты.

Покровы туловища личинки перепончатые, практически не пигментированные, но достаточно упругие. В одних случаях они настолько тонкие, что через них просвечивают и хорошо видны трахеальные стволы, кишечник и другие внутренние органы личинки (*Dendrotipula*, большинство *Ctenophorinae*), в других — более плотные и кожистые, мало или вовсе не прозрачные (личинки многих *Lunatipula*, некоторых *Savtshenkia*). За личинками ряда видов долгоножек, имеющих плотную непрозрачную кожу, в англоязычных странах закрепилось народное название «faether-jacket» (кожаный мешок).

Как отмечает Теовальд (Theowald, 1957a), у личинок западнопалеарктических долгоножек на сегментах брюшка никогда не бывает двигательных

приспособлений в виде поперечных кольцевых валиков, свойственных, например, живущим в высших грибах личинкам лимонид из рода *Limonia* Mg. (Lindner, 1958b), или в виде боковых брюшных выпячиваний, имеющих, например, у личинок *Pedicia* и некоторых других родов лимонид из подсемейства *Pediciinae* (Hennig, 1950).

В последнее время среди среднеазиатских долгоножек найдены, однако, формы личинок, тоже имеющие примитивные двигательные приспособления, аналогичные таковым личинок *Limoniidae*. К их числу относится, например, ближе не определенная личинка, описанная Гиляровым (1949) как «ферганская водная *Tipula* sp.». У нее на всех стернитах брюшка в задней их половине имеются специальные двигательные бугорки, расположенные на явно обособленных частях сегментов и несущие каждый по две прочные, изогнутые назад макрохеты. Эти бугорки, при помощи которых личинка передвигается по твердой поверхности, сходны с аналогичными (а возможно, и гомологичными) образованиями у личинок *Limoniidae*, но менее развиты и лишены на вершине венчика жестких коротких щетинок, свойственных личинкам *Dicranota* и близко напоминающих крючки на ложных брюшных ножках у гусениц чешуекрылых.

Значительно резче, чем у «ферганской водной *Tipula* sp.», брюшные двигательные бугорки развиты у личинок другого вида *Tipula*, широко распространенных в различных районах Ср. Азии. В этом случае они расположены на хорошо обособленных кольцевых валиках в задней части брюшных сегментов и в профиль имеют вид типичных ложных ножек, но тоже лишены особых групп двигательных щетинок (рис. 48, 1).

Рудиментарные, иногда с трудом различимые двигательные брюшные бугорки бывают также у личинок *Tipula lateralis* Mg. и других родственных ему видов *Yamatotipula*.

Чаще, чем на стернитах, мясистые выпячивания в виде более или менее крупных бугорков имеются на боках брюшка. Особенно хорошо развиты они у личинок некоторых *Oreomyza*, *Mediotipula* и *Arctotipula*. У *Tipula pabulina* Mg. из подрода *Oreomyza* они достигают таких размеров, что приобретают вид крупных пальцевидных выступов. Плевральные выпячивания обычно увеличиваются в размерах от основания к вершине брюшка и часто несут на конце крупную макрохету. По наблюдениям автора, личинки *T. truncorum* Mg. пользуются боковыми выпячиваниями туловища как двигательными органами при передвижении по твердой поверхности, причем загибают их книзу.

Весьма возможно, что боковые выпячивания брюшка долгоножек являются первым этапом обособления брюшных двигательных бугорков, поскольку последние, как и вообще конечности личинок насекомых, по-видимому, являются с морфологической точки зрения плевральными образованиями, вторично сместившимися на нижнюю сторону брюшка (Bekker, 1924).

У личинок некоторых долгоножек описаны также спинные выпячивания на тергитах брюшка. Известные, например, у *Tipula truncorum* Mg. и *T. pabulina* Mg., они представляют собою небольшие мясистые бугорки, несущие на вершине короткую жесткую щетинку, дистально обычно раздвоенную наподобие пера. На каждом брюшном тергите в его задней части бывает по четыре таких бугорка, расположенных в поперечный ряд (рис. 58).

Столь многочисленных, причудливо дифференцированных, длинных и тонких кожных выростов, как у личинок цилиндротомид, у долгоножек, по-видимому, не бывает.

Х е т о т а к с и я. Кожные покровы личинок снабжены волосками и щетинками двух типов: довольно длинными и толстыми торчащими *макрохетами* (рис. 59, 1, 2a) и очень мелкими, почти прилегающими к телу *микротрихиями* (рис. 59, 2). Первые обычно хорошо заметны даже при небольшом увеличении, для обнаружения вторых нередко требуется микроскопическое исследование. Ориентация макрохет и микротрихий на теле, как правило, каудальная.

Сгруппированные на отдельных сегментах туловища в один или два поперечных ряда, макрохеты всегда расположены на особых округлых полупере-

початых площадках, хорошо заметных даже в случае выпадения макрохет. Нередко соседние макрохеты бывают настолько сближены, что, на первый взгляд, воспринимаются как одна толстая щетинка.

В отдельных группах долгоножек степень развития макрохет довольно широко варьирует. Наибольшего развития они достигают в подсемействе *Stenophorinae*, у *Nigrotipula* и некоторых *Tipula*; у большинства *Tipula* и особенно в подсемействе *Dolichopezinae* макрохеты развиты гораздо слабее, а в отдельных случаях настолько редуцированы, что вообще с трудом различимы (многие *Mediotipula*).

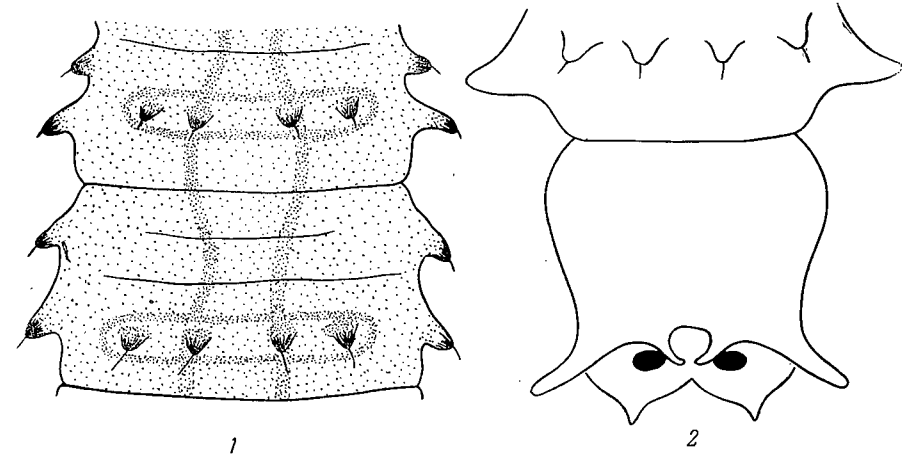


Рис. 58. IV—V (1) и VIII—IX сегменты (2) брюшка личинки долгоножки *Tipula (Oreomyza) pabulina* Mg., вид сверху. По Бриндлу.

Из сегментов туловища наиболее развитой макрохетотаксией обычно отличается переднегрудь. Чизуэлл (Chiswell, 1956) объясняет это тем, что при втягивании личинками головы в переднегрудь 1-й грудной сегмент становится самой передней частью их туловища, выполняющей, помимо механических, возможно, и сенсорные функции.

Средне- и заднегрудной сегменты в отношении макрохетотаксии практически очень похожи друг на друга, но обычно существенно отличаются как от переднегрудного сегмента, так и от I сегмента брюшка, который в свою очередь несколько отличается от II—VII сегментов брюшка, имеющих более или менее однотипную хетотаксию.

По расположению на туловище макрохеты каждого сегмента подразделяются на три группы: дорсальные (спинные), латеральные (боковые) и вентральные (брюшные). В пределах каждой из этих групп, которые Чизуэлл соответственно обозначает латинскими буквами *D*, *L* и *V*, отдельные макрохеты нумеруются, причем номера возрастают в дорсовентральном направлении. Для нумерации употребляются арабские цифры, которые ставятся позади соответствующих латинских букв. Для обозначения, к какому сегменту туловища относятся макрохеты, перед латинскими буквами ставятся арабские (грудной отдел) или римские цифры (брюшной отдел).

Графически макрохетотаксия отдельных сегментов туловища изображается в виде соответствующих макрохетограмм (рис. 60). Последние представляют собою вертикальную проекцию левой половины сегмента, верхней границей которой служит дорсомедиальная, а нижней — вентромедиальная линия туловища; граница плевритов проходит на макрохетограмме по линии прикрепления спиннобрюшной плевральной мускулатуры к туловищу.

В целом для семейства *Tipulidae* макрохетотаксия личинок отличается большим однообразием.

На переднегруди макрохеты сгруппированы всегда в два поперечных ряда, из которых передний расположен несколько впереди, а задний — позади середины сегмента. Тергальных макрохет в типичном случае 7: 3 в переднем и 4 в заднем ряду; макрохеты D_2 и D_3 , расположенные в виде угла, обычно сильно сближены основаниями, реже совсем отсутствуют (*Nephrotoma*). Латеральных макрохет на переднегруди 7 или 8; большая часть их (5 или 6) находится в переднем, меньшая (2) — в заднем ряду. Макрохеты L_1 и L_2 сильно сближены, но, в отличие от дорсальных макрохет D_2 и D_3 , расположены не под углом, а параллельно друг другу; L_8 очень короткая, часто едва заметная, и всегда смещена далеко вперед почти к самому переднему краю сегмента; нередко она редуцирована (*Dolichopeza*, *Nephrotoma*, *Dictenidia*). Переднегрудной стернит с 6 макрохетами, из которых спереди расположена лишь одна V_6 , а остальные образуют поперечный ряд в задней половине сегмента; сильно сближенные основаниями, макрохеты V_1 — V_4 расположены в виде веера.

На средне- и заднегруди макрохеты сгруппированы в один поперечный ряд

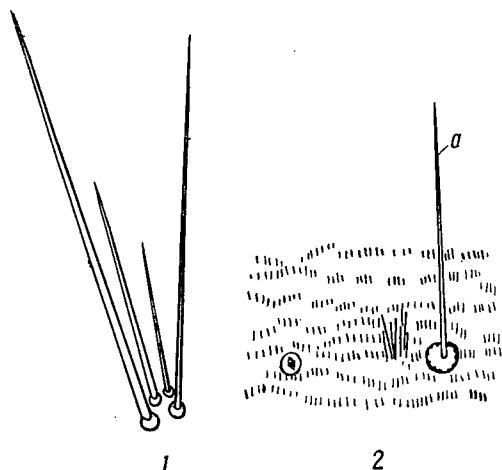


Рис. 59. Кожные щетинки личинки долгоножки *Tipula* sp. (сильно увеличено). По Чизуэллу и Теовальду.

1, 2a — макрохеты, 2 — микротрихии.

позади середины длины соответствующего сегмента. Из шести тергальных макрохет D_2 и D_3 , а иногда также D_4 и D_5 сильно сближены (исключение — *Prionocera*). Латеральных макрохет тоже 6; L_1 по большей части очень короткая (исключение — *Prionocera*), нередко сильно укорочена и L_6 (исключение — *Prionocera*, *Tanyptera* и некоторые *Nephrotoma*). Вентральных макрохет на средне- и заднегрудных стернитах по 5, из которых сближенные основаниями V_1 — V_4 расположены в виде веера.

На каждом из брюшных сегментов макрохеты расположены в два поперечных ряда, причем на более узком I сегменте они размещены чуть позади его середины, т. е. примерно так же, как на средне- и заднегруди, а на II—VII сегментах — в их задней половине, на задних псевдосклеритах. Исключением является лишь макрохета L_4 , обычно смещенная далеко вперед. Дорсальных макрохет 6 — 2 (D_5 и D_6) в переднем и 4 в заднем ряду; D_5 почти всегда (кроме *Prionocera*) очень короткая. Латеральных макрохет 4, причем расположенные сзади L_1 — L_3 сильно сближены. Из 5 вентральных макрохет V_1 — V_3 расположены несколько каудальнее, чем V_4 и V_5 , а последняя иногда отсутствует (*Prionocera*).

Несмотря на различия в количестве и расположении макрохет на сегментах груди и брюшка, макрехетотаксия грудных и первых семи брюшных сегментов туловища в целом, очевидно, гомологична. Так, по Чизуэллу, брюшные макрохеты D_1 — D_3 , по-видимому, гомологичны макрохетам D_1 — D_3 средне- и заднегруди, а брюшные макрохеты D_4 — D_6 — таковым переднегруди. Не исключено, что гомология распространяется также на макрохеты V_1 — V_3 и V_4 , V_5 брюшка, которым топографически соответствуют макрохеты V_1 — V_4 и V_5 грудного отдела.

Не поддается в настоящее время гомологизации с макрехетотаксией остальных сегментов тела макрехетотаксия анального сегмента. Кроме макрехет циркумстигмальных выростов, стигмального поля и подталкивателя, о которых речь будет ниже, на анальном сегменте по бокам имеется еще по две группы

макрехет, из которых одна расположена сразу же позади боковых выростов стигмального поля, а вторая — несколько вентральнее и проксимальнее первой, позади основания подталкивателя. В первой, более компактной группе — 3, во второй — 4 макрохеты, сгруппированные в вертикальный, слегка скошенный поперечный ряд; одна из этих макрохет всегда микроскопическая, плохо заметная, остальные — длинные и довольно толстые.

Как диагностический признак, макрехетотаксия личинок долгоножек имеет ограниченное значение в систематике семейства. Сколько-нибудь существенные

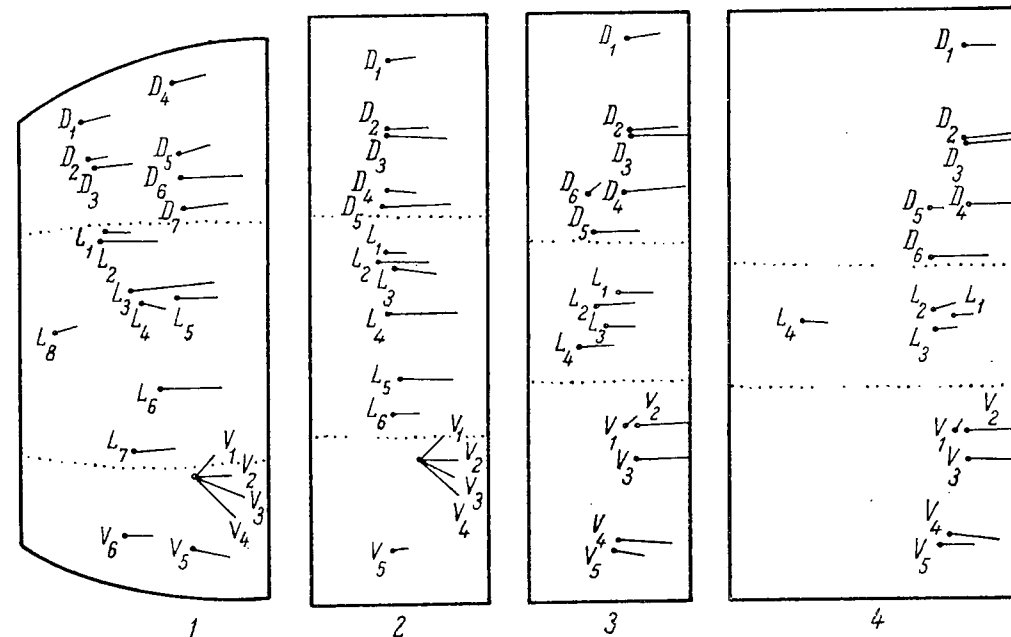


Рис. 60. Схема размещения щетинок (хетотаксия) на теле личинки долгоножки *Tipula* (*Dendrotipula*) *flavolineata* Mg. По Чизуэллу.

1, 2, 3 — передне-, средне- и заднегрудь, 4 — II—VIII сегменты брюшка. D — спинные, L — боковые, V — брюшные щетинки.

различия в макрехетограммах обнаруживаются лишь между более крупными таксонами порядка подсемейств, триб и родов, а в пределах последних — только между филогенетически сравнительно далеко стоящими друг от друга видами. Для примера можно привести личинок *Tipula maxima* Poda и *T. fulvipennis* Deg., имеющих различное взаиморасположение макрохет L_1 — L_3 на сегментах брюшка, но поддающихся определению значительно легче по другим, более доступным и наглядным признакам.

Личинки близкородственных видов обычно имеют тождественную макрехетотаксию, а если иногда и обнаруживаются различия, то при детальном исследовании всегда оказывается, что они не выходят за рамки индивидуальной изменчивости. Индивидуальной изменчивостью объясняются и различия в хетограммах, которые различные исследователи (Bodenheimer, 1924b; Oldham, 1928; Hennig, 1950 и др.) дают для личинок *Tipula paludosa* и других близкородственных видов подрода *Tipula* s. str.

Функциональное назначение макрохет у личинок типулид еще недостаточно выяснено. Гиляров (1949) предполагает, что у почвообитающих форм, например, у *T. paludosa*, макрохеты выполняют своеобразную «тормозную» функцию, препятствуя движению личинок в почве назад и увеличивая поверхность соприкосновения их тела с почвой.

Теовальд (Theowald, 1957a) придает макрохетам большое филогенетическое значение, считая, что у личинок долгоножек в мало измененном виде сохранились почти тот же тип макрохетотаксии, который был свойствен личинкам древних насекомых панорпидного комплекса, рассматриваемых обычно в качестве предков длинноусых двукрылых.

Микротрихотаксия исследована у личинок долгоножек значительно хуже макрохетотаксии. В большинстве случаев микротрихии покрывают гуще верхнюю, реже нижнюю поверхность тела, которому они нередко придают шелковистую, слегка лоснящуюся фактуру. На передних и задних сегментах размеры микротрихий обычно больше, чем на остальной поверхности тела. На анальном тергите они иногда модифицированы в довольно длинные и толстые волоски, которые образуют, например, у *Tipula luteipennis* Mg. густую щетку, а у некоторых *Yamatotipula* — своеобразные крупные гребневидные лопасти.

Нередко микротрихии образуют у оснований отдельных макрохет скопления в виде маленьких щеточек или кисточек (*Tipula* s. str., некоторые *Yamatotipula*). Своеобразная модификация микротрихий имеет место у некоторых *Arctotipula* и *Mediotipula*, тело которых вместо обычных микроскопических волосков покрыто мелкими ктенидиевидными чешуйками треугольной формы.

Чаще всего микротрихии бывают бесцветными, желтоватыми или коричневыми, реже — темнокоричневыми или бурыми, почти черными. Цвет микротрихий определяет основную окраску тела личинок. Если микротрихии бесцветные или желтоватые — оно светлое, если коричневые или бурые — темное. Чередование на теле участков с различно окрашенными микротрихиями создает определенный рисунок в виде темных пятен или полос, характерный, например, для личинок многих *Dolichopeza*, *Yamatotipula*, *Savtshenka* и *Arctotipula*.

В одних случаях микротрихии расположены на туловище беспорядочно, в других — группами в виде прямых или дуговидно изогнутых поперечных рядов, узких поперечно вытянутых овалов и т. д. У личинок древесных долгоножек (большинство *Stenophorinae*, некоторые *Dendrotipula*) наблюдается далеко идущая редукция микротрихий, сохраняющихся часто лишь на передних сегментах тела. Микротрихии вовсе отсутствуют у личинок палеарктических *Mediotipula* и достигают необычайного развития у личинок неотропических *Brachypremna*, тело которых, начиная с заднегрудного сегмента, покрыто поразительно густым волосатым покровом (Rogers, 1949).

В отличие от макрохетотаксии особенности микротрихотаксии представляют известный интерес с таксономической точки зрения. Как показали работы Байерса (Byers, 1956), исследовавшего микротрихотаксию личинок ряда неарктических видов *Dolichopeza* и *Oropeza*, а также личинок палеарктических *Tipula oleracea* L. и *T. paludosa* Mg., взаиморасположение и конфигурация рядов, в которые группируются микротрихии на тергитах и плевритах брюшка, обычно бывают специфическими и постоянными даже для личинок наиболее близких видов долгоножек (рис. 61). Если это подтвердится на более обширном материале, то микротрихотаксия может приобрести значение одного из основных признаков при видовой диагностике личинок типулид. Следует, однако, иметь в виду, что для использования этот признак доступен лишь в лаборатории, но не в поле, так как видовые различия в расположении микротрихий видны только при значительном увеличении и хорошем искусственном освещении. Использование микротрихий для практических целей затрудняется еще и тем, что расположение микротрихий на теле видно лучше у живых и значительно хуже у мертвых и законсервированных личинок, с которыми по большей части приходится иметь дело при определении.

В функциональном отношении микротрихий, по-видимому, играют роль защитного слоя, предохраняющего личинок как от механических повреждений кожи, так и от чрезмерной потери организмом воды за счет ее испарения через кожные покровы. У водных и земноводных форм функция микротрихий, образующих на покровах гидрофобный слой, может, очевидно, заключаться также

в придании телу личинок несмачиваемости водой, без которой было бы невозможным нормальное кожное дыхание их (Семенова, 1960). Удлиненные микротрихии, собранные иногда в пучки при основании отдельных тергальных макрохет, выполняют, по мнению Брайса (Бруссе, 1956), локомоторную функцию, помогая живущим во мху личинкам передвигаться в его толще.

Анальный сегмент личинок долгоножек явственно длиннее, но обычно не толще или лишь немного толще остальных сегментов туловища; он сильно модифицирован и усложнен. В проксимальных $\frac{2}{3}$ или $\frac{1}{2}$ своей длины он, как

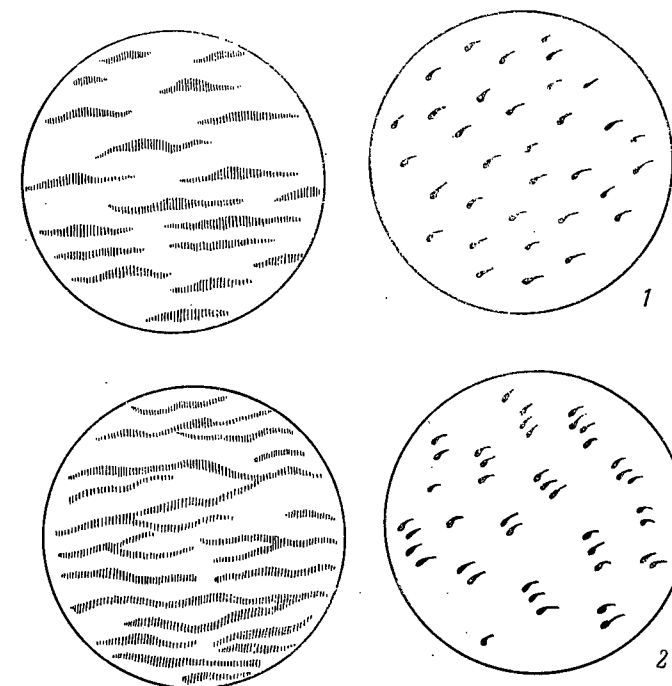


Рис. 61. Микротрихотаксия I—VI сегментов брюшка личинок долгоножек (слева — участок тергита, справа — плеврита). По Байерсу.

1 — *Tipula* (s. str.) *oleracea* L., 2 — *T.* (s. str.) *paludosa* Mg.

обычно, более или менее цилиндрический, в задней же части скошен сверху вниз и назад, образуя уплощенную площадку, которая обычно звездообразно окружена шестью мясистыми выростами и несет единственную пару крупных темнопигментированных дыхалец, резко выделяющихся на основном более светлом фоне (рис. 62, *cn*; 68). Эта площадка именуется стигмальным полем, а окружающие ее выросты — циркумстигмальными (Wardle, 1926).

Самая вершина анального сегмента ниже стигмальной площадки обычно несколько вздута, а иногда, кроме того, сильно выпячена назад (большинство *Stenophorinae*), образуя так называемый подталкиватель (рис. 62, *nt*; 66), который несет анальное отверстие и отделен от остальной поверхности сегмента узкой кольцевидной линией — слегка утолщенной и темнопигментированной кутиккулой.

В целом анальный сегмент напоминает в профиль морду парнокопытного животного, а сзади имеет вид фантастической маски с парой выпученных глаз, парой рогов и ушей, с широко растянутым и искривленным в гримасе ртом. В связи с этим в Германии для него существует даже специальное народное название «Teufelsfratze» — чертова рожа (рис. 63, 64).

Дорсально впереди стигмальной площадки анальный сегмент обычно опущен гуще остальной поверхности тела; иногда микротрихии на нем сильно

удлинены и собраны в густые щетки (*Tipula luteipennis* Mg.) или длинные ко-
сые переязыки (*T. variicornis* Schum.). В отдельных систематических группах
бока анального сегмента впереди стигмального поля снабжены парой мясистых
выростов (*Arctotipula*, некоторые *Oreomyza*, многие *Oropeza*), вершина которых
может нести одну-две макрохеты или реже пучок длинных микротрихий.

В отдельных случаях крупные лопастевидные выросты, густо усаженные
щеткой жестких щетинок, имеются также на анальном тергите впереди просветов
между циркумстигмальными выростами.¹⁶ Они характерны, например, для
личинок некоторых видов *Yamatotipula* (группа «*pruinosa*»); у других видов
этого же подрода (группа «*lateralis*»), а также у личинок *Tipula fulvipennis* Deg.

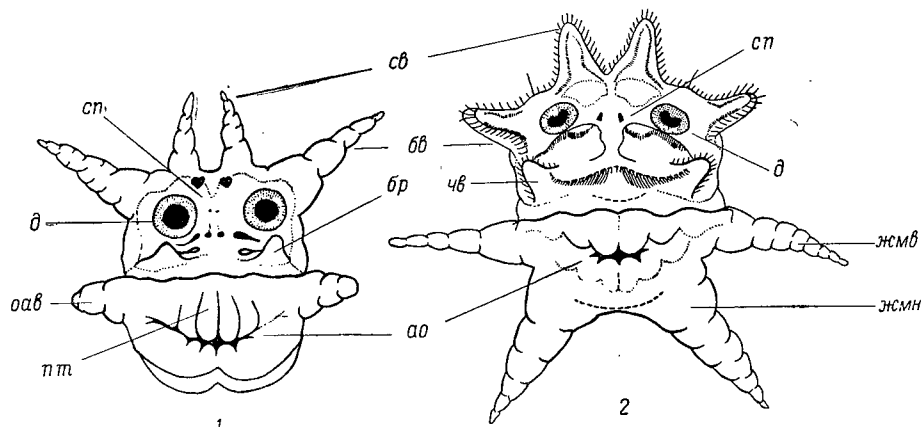


Рис. 62. Анальный сегмент личинок долгоножек, вид сзади.

1 — *Nephrotoma cornicina* L., 2 — *Tipula (Yamatotipula) solstitialis* Westh. ао — анальное отверстие, бв — боковые выросты, бр — брюшные выросты, д — дыхальце, жм — жаберные мешки (в — верхние, н — нижние), оав — околоанальное вырост, пт — подталкиватель, св — спинные выросты, сп — стигмальная площадка.

из подрода *Acutipula* эти тергальные выросты сильно редуцированы и пред-
ставлены лишь в виде небольших, часто плохо заметных мозолевидных бу-
горков.

Стигмальная площадка обычно гидрофобная и не смачивается водой. Она
чаще всего поперечная, неправильно овальная или округло-трапециевидная,
реже неправильно пятиугольная (некоторые *Stenophora*) или почти квадратная
(*Tanyptera*). Поверхность ее, как правило, голая и лишь как очень редкое
исключение в довольно густых микротрихиях (*Arctotipula*); в связи с этим гра-
ницей стигмальной площадки обычно считают демаркационную линию между
опушенной и голой частями анального сегмента.

Соответственно стигмальная площадка или ограничена поверхностью аналь-
ного тергита (*Dolichozepe*, более специализованные *Tipula*, *Stenophorinae*),
или заходит также на циркумстигмальные выросты, распространяясь то на
меньшую (некоторые *Savtshenkia*, *Tipula* s. str.), то на большую часть их зад-
ней поверхности (*Prionocera*, большинство *Platytipula*, многие *Yamatotipula* и
Acutipula). В большинстве случаев она расположена под почти прямым и реже
под острым углом к продольной оси тела (*Tipula melanoceros* Schum., *T. cheethami*
Edw., *Stenophorinae*).

Центральная часть стигмальной площадки в просвете между дыхальцами
обычно немного вогнута и несет несколько (чаще всего 2 или 4) маленьких
темно-коричневых междыхальцевых (интрастигмальных) склерита. Последние

¹⁶ Белинг (Beling, 1886) рассматривал тергальные выросты анального сегмента личинок
долгоножек как дополнительную пару циркумстигмальных выростов. В связи с этим
в литературу (Alexander, 1920a; Chiswell, 1956) вошло ошибочное мнение, что личинки дол-
гоножек могут иметь в отдельных случаях не 6, а 8 циркумстигмальных выростов, чего
в действительности никогда не бывает.

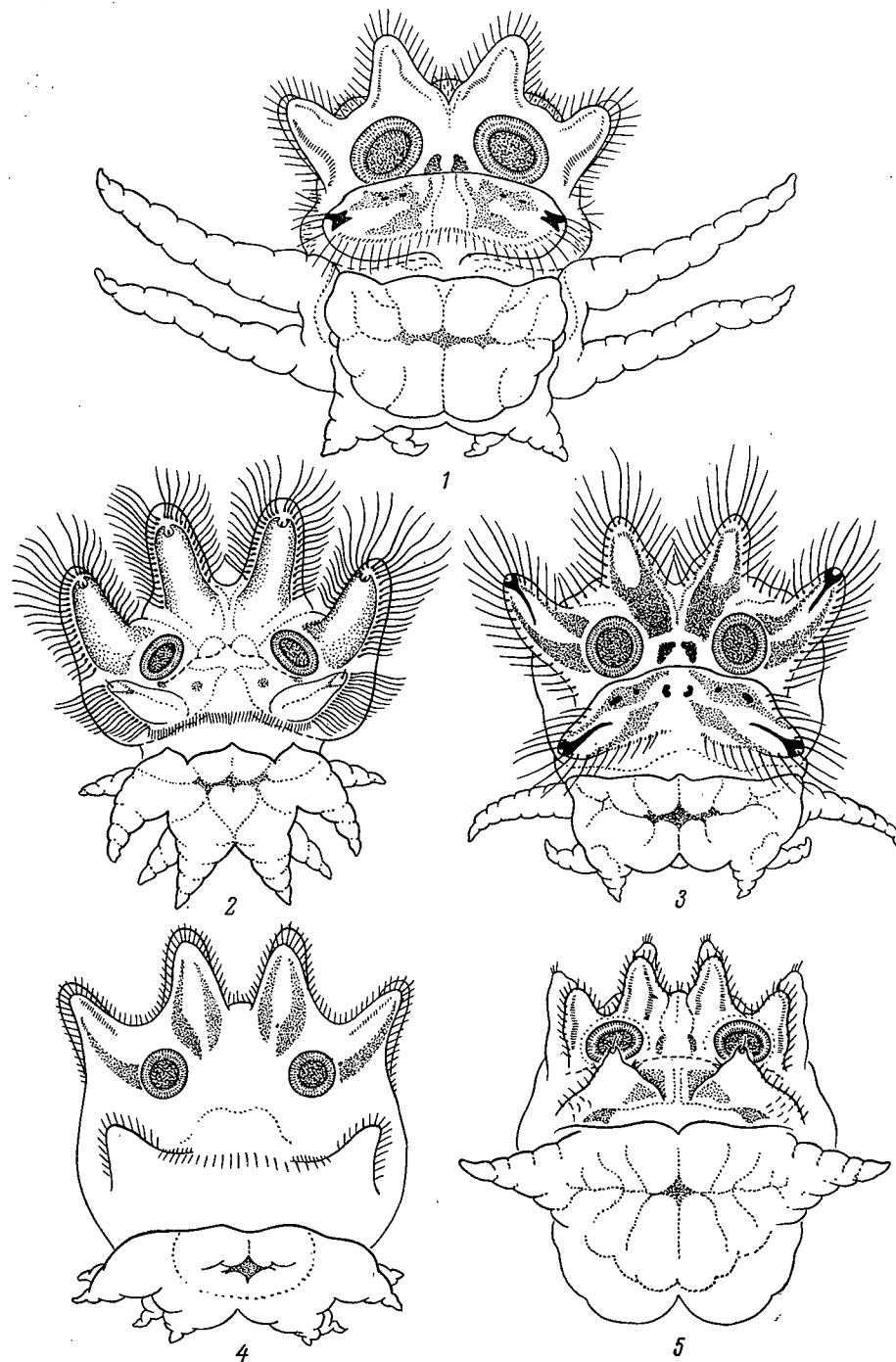


Рис. 63. Различные типы стигмального поля личинок долгоножек.

1 — *Tipula (Acutipula) fulvipennis* Deg., 2 — *T. (Savtshenkia) simulans* Sav., 3 — *T. (Platytipula) autumnalis* Lw., 4 — *T. (Savtshenkia) rufina* Mg., 5 — *T. (s. str.) paludosa* Mg.

расположены или попарно в виде двух вертикальных, слегка изогнутых скобочек (*Platytipula*, *Acutipula*, *Tipula* s. str.), или в поперечный дуговидно изогнутый ряд (*Nigrotipula*), или по углам небольшой трапециевидной площадки (*Nephrotoma*). Ширина просвета между дыхальцами обычно равна большему

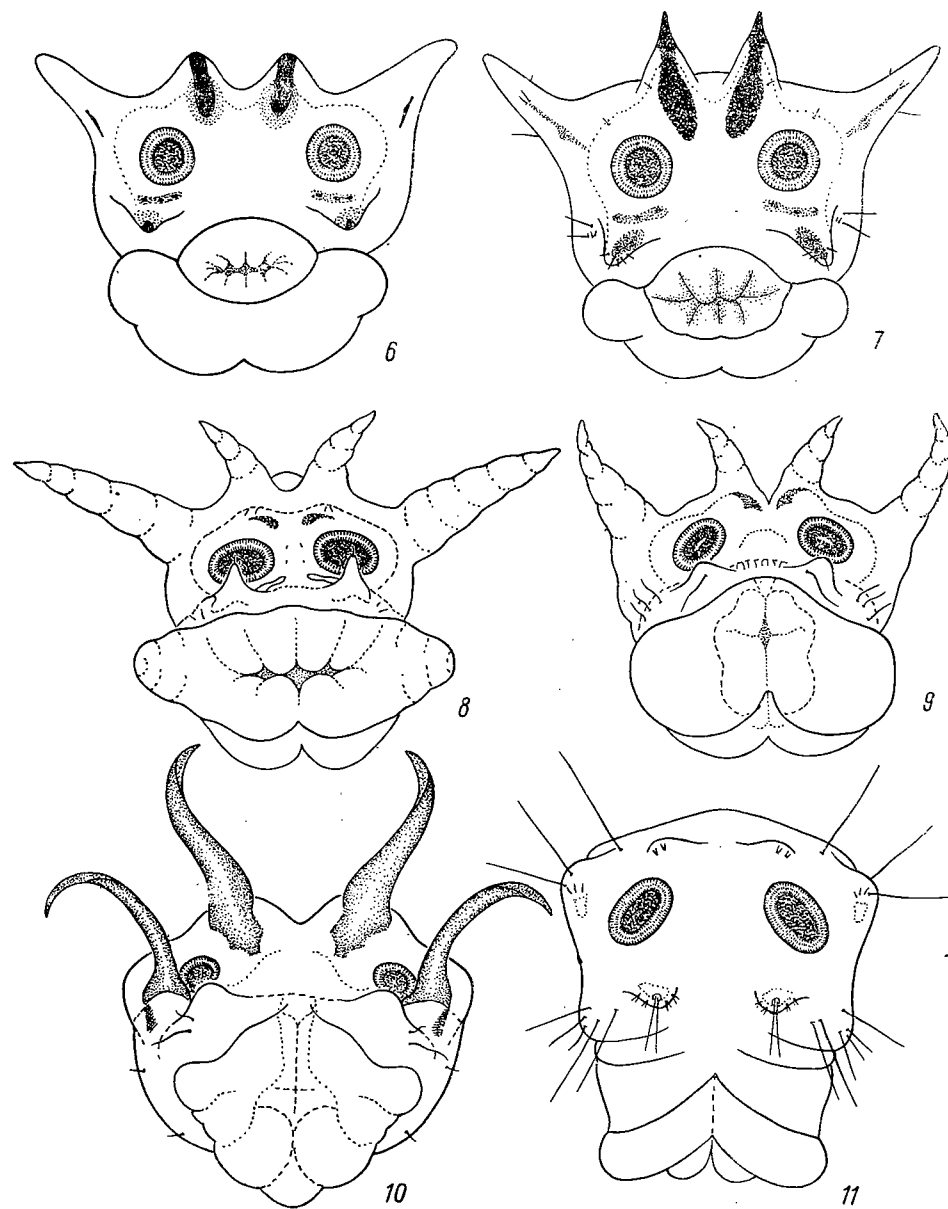


Рис. 64. Различные типы стигмального поля личинок долгоножек. (продолжение).

6 — *Tipula* (*Vestiplex*) *excisa* Schum., 7 — *T.* (*V.*) *scripta* Mg., 8 — *T.* (*Lunaticipula*) *livida* v. f. d. Wulp., 9 — *Nephrotoma* *scalaris* Mg., 10 — *Nigrotipula* *nigra* L., 11 — *Tanyptera* *atrata* L.

поперечнику одного дыхальца или больше его в 1.5—2 раза; необычайно широкий просвет, превосходящий поперечник одного дыхальца в 3—4 раза, свойствен, например, личинкам *Arctotipula* и некоторым *Mediotipula*.

К центральной части стигмальной площадки с ее внутренней поверхности прикреплены мышцы, при сокращении которых стигмальная площадка вместе с дыхальцами почти целиком втягивается в туловище, причем циркумстигмаль-

ные выросты смыкаются над ней наподобие лепестков закрывшегося на ночь цветка.

Нижняя часть стигмальной площадки под каждым дыхальцем в большинстве случаев с узким темнопигментированным поперечным участком, на котором нередко расположены еще более темные мелкие склериты. Часто такие же, но более крупные склериты имеются на стигмальной площадке также над дыхальцами несколько мезальнее (*Nigrotipula*, *Nephrotoma*), а иногда и латеральнее их (*Stenophorinae*). Обе эти группы склеритов, за редкими исключениями, снабжены очень короткими, плохо заметными макрохетами, сидящими на светлых полуперепончатых порах. По две сильно сближенных коротких макрохеты может быть и над дыхальцами у самого верхнего края стигмальной площадки (некоторые *Stenophorinae*, большинство *Nephrotoma*, *Vestiplex*, *Lunaticipula*, *Pterelachisus*).

В более архаических группах края стигмальной площадки снабжены бахромкой ресничек, которая часто распространяется на бока циркумстигмальных выростов, а в просветах между ними обычно прервана (рис. 62, 2; 63, 1—5). Реснички в бахромке слегка уплощены в плоскости стигмальной площадки и расположены на удлинненных микроскопических щетинконосных бугорках. Они гидрофобны и не смачиваются водой. В различных систематических группах длина циркумстигмальных ресничек сильно варьирует. Наибольшей длины они достигают у *Prionocera*, *Platytipula* и у некоторых *Savtshenkia* (рис. 63, 2); у *Dolichozeza*, *Yamatotipula* и *Acutipula* реснички значительно короче (рис. 63, 1), а у *Tipula* s. str., *Beringotipula*, многих *Savtshenkia* и некоторых *Stenophora* они вообще рудиментарные (рис. 63, 5).

Циркумстигмальные выросты¹⁷ у большинства долгоножек хорошо развиты и по топографическому признаку группируются в три пары: спинную, боковую и брюшную. Пара спинных (супрастигмальных) выростов (рис. 62, *св*) расположена в средней части; пара боковых (инфрастигмальных) выростов (рис. 62, *бв*) — по бокам верхнего края стигмальной площадки; брюшные (субстигмальные) выросты замыкают стигмальную площадку снизу (рис. 62, *брв*).

У видов рода *Dolichozeza* спинные выросты так плотно прижаты друг к другу, что на первый взгляд воспринимаются как один непарный спинной вырост (рис. 152, 1). Именно это дало повод Белингу (Beling, 1878), а позже и Александеру (Alexander, 1920a) считать, что у личинок долгоножек, как исключение, может быть не 6, а всего 5 циркумстигмальных выростов, подобно личинкам *Limoniidae*.

Обычно спинные и боковые выросты стигмальной площадки расположены почти перпендикулярно к продольной оси тела и лишь у некоторых *Platytipula* (*T. luteipennis* Mg.; *T. melanoceros* Schum.) — под явственным тупым углом к ней. Наоборот, брюшные выросты чаще более или менее загнуты вверх, образуя явственный угол с продольной осью тела, и реже расположены почти горизонтально, в одной плоскости с ней (некоторые *Nephrotoma*).

У большинства долгоножек длина циркумстигмальных выростов превышает их поперечник при основании не более чем в 2 раза (рис. 62, 2, 63, 2—4), лишь у *Prionocera* и тропических *Megistocera* — в 3—4 раза (рис. 110). Форма их пальцевидная, тупо- или остроконическая, реже щупальцевидная (*Prionocera*, *Megistocera*). Чаще спинные и боковые выросты явственно крупнее брюшных и лишь иногда — наоборот (*Arctotipula*, некоторые *Savtshenkia*, *Tipulodina*).

У более специализованных почвообитающих форм остроконические спинные и боковые выросты обычно не короче или даже длиннее половины немодифицированной проксимальной части анального тергита, а задняя поверхность их выпуклая (рис. 64, 6, 7, 9, 10). У водных и земноводных, а также у некоторых наиболее примитивных почвообитающих форм (*Tipula* s. str.) они тупокони-

¹⁷ В современной зарубежной литературе эти выросты именуются краевыми лопастями стигмального поля (Chiswell, 1956; Theowald, 1957a; Brindle, 1958a, 1958b, 1959; Höch-stetter, 1963).

ческие или пальцевидные и явственно короче половины проксимальной части анального тергита, а сзади более или менее уплощены (рис. 63, 1, 3, 4). В первом случае боковые выросты за редкими исключениями (некоторые *Lunatipula*, *Nephrotoma*) явственно длиннее и толще спинных, во втором — более или менее



Рис. 65. Различные типы анального сегмента личинок долгоножек, вид сбоку. По Бриндлу (1) и Чизуэлду (2—4).

1 — *Tipula (Platytipula) luteipennis* Mg., 2 — *T. (Yamatotipula) lateralis* Mg., 3 — *T. (Pterelachisus) irrorata* Mg., 4 — *T. (Lunatipula) alpina* Lw.

одинакового размера. Исключениями являются лишь aberrantные во многих отношениях личинки *Arctotipula*, а возможно, и *Tipulodina*, у которых спинные выросты в несколько раз меньше боковых.

В ряде групп семейства задняя поверхность спинных и боковых выростов сплошь светлая, полуперепончатая (*Dolichopeza*, некоторые *Nigrotipula*, *Nephrotoma*, *Stenophorinae*). Однако чаще она с более темно пигментированными уплотненными участками в виде темных краевых каемок (*Prionocera*, *Platytipula*, *Yamatotipula*, *Acutipula*, *Tipula* s. str., архаические *Savtshenkia*) или удлинен-

ных медиальных склеритов (специализованные *Savtshenkia*, *Pterelachisus*, *Lunatipula*, *Vestiplex*).

Краевые каемки могут иногда распространяться на большую часть (*Tipula luna* Westh.) или даже на всю заднюю поверхность спинных и боковых (*T. subnodicornis* Ztt.) или только спинных выростов (*T. variicornis* Schum.). Нередко внизу они заходят также на стигмальную площадку, почти достигая краев дыхалец и сливаясь основаниями (*Prionocera*, *Tipula autumnalis* Lw.). В дополнение к краевым каемкам на боковых выростах в их дистальной части нередко имеются еще срединные темные линии (*Prionocera*, *Tipula autumnalis* Lw., *T. luteipennis* Mg.).

Медиальные склериты либо пересекают лишь основание спинных и боковых выростов (*Pterelachisus*), либо тянутся почти до самой их вершины, часто распространяясь на большую часть их поверхности и заходя так же далеко на стигмальную площадку (многие *Lunatipula* и *Vestiplex*). В отдельных случаях склеротизована вся вершина спинных выростов; превращающихся в загнутые вперед острые хитиновые крючки (*Tipula alpium* Lw., *T. scripta* Mg. и др.). Реже спинные, а иногда и боковые выросты целиком превращены в массивные склеротизованные шипы с острыми крючковидными вершинами. Полная склеротизация обеих пар выростов характерна, например, для личинок *Odonatisca*, а также для личинок *Lunatipula* из группы «*livida*»; только спинной пары — для личинок не установленного вида, описанных Гиляровым (1949) из почв ореховых лесов Ферганского хребта.¹⁸

У предполагаемых личинок *Tipulodina* впечатление темной срединной полоски на задней поверхности боковых выростов создает не склерит, а густое скопление темных коротких микротрихий (Alexander, 1931a).

В типичных случаях, когда на боковых краях спинных и боковых выростов имеется бахромка ресничек, первые несут у вершины по одной длинной, а вторые — по две более короткие макрохеты; кроме того, наружный край боковых выростов у основания тоже снабжен двумя макрохетами. Когда же спинные и боковые выросты не имеют бахромок ресничек, то первые из них лишены макрохет, а вторые — с 3—4 макрохетами в проксимальной части; из последних дистальные обычно короче проксимальных (Chiswell, 1956). Иногда по пучку макрохет несут также вершины спинных и боковых выростов (*Tipula* s. str., *Arctotipula*, некоторые *Acutipula*).

Брюшные выросты стигмальной площадки сверху по большей части уплощены и более или менее явственно склеротизованы как латерально, так и дистально; иногда между краевыми каемками на брюшных выростах в их дистальной части имеется еще темная срединная линия, охватывающая светлую полуперепончатую пору, или склеротизация распространяется на большую часть их поверхности. При наличии краевой бахромок ресничек брюшные выросты несут на вершине 5 макрохет, из которых одна, очень длинная, расположена на вершинной светлой поре. Если бахромок ресничек нет, то на вершинах брюшных выростов имеется обычно 5, реже 4 (*Tipula rubripes* Schum.) или 7 макрохет (*Tipula flavolineata* Mg.); одна или две из них всегда длиннее остальных. Явственные, иногда очень крупные макрохеты имеются также на нижней стороне брюшных выростов у основания; они обычно сгруппированы в два косых поперечных ряда (*Oreomyza*, *Nigrotipula*, *Stenophorinae*).

Своеобразная модификация боковых и брюшных выростов отмечена у личинок неарктических *Nippotipula*: и те, и другие очень глубоко раздвоены, в связи с чем создается впечатление наличия вокруг стигмального поля пяти пар, или 10 циркумстигмальных выростов, вершины которых к тому же разделены еще на 2—3 короткие тупые лопасти.

Далеко идущая редукция спинных и боковых выростов стигмального поля характерна для личинок некоторых древесных долгоножек, габитуально больше похожих на личинок жуков-усачей, чем на личинок двукрылых (рис. 49, 6).

¹⁸ Возможно, что это *Tipula (Lunatipula) zimini* Sav.

Например, у *Tanyptera* эти выросты имеют вид едва намеченных конических бугорков (рис. 64, 11), а у *Stenophora ornata* Mg. — хотя и более широких, но плоских округлых выпячиваний. Сильно редуцированы циркумстигмальные выросты также у *Tipula flavolineata* Mg., *Mediotipula* Pierre и у эфиопских видов рода *Longurio*. Стигмальная площадка последних часто вовсе без спинных и боковых выростов, а на месте брюшных выростов с двумя короткими, но массивными хитиновыми крючками (Wood, 1952).

Дыхальца, или стигмы, личинок (рис. 62, д) приближенно овальные или округлые, редко округло-треугольные (*Trichotipula*). У почвообитающих форм они в общем крупнее, чем у водных и земноводных. В каждом дыхальце можно различить две основные явственно дифференцированные части: довольно широкий коричневый или коричневато-желтый периферический ободок, образующий так называемую рамку (перитрему), и бурую центральную пластинку, или пробку дыхальца, обычно склеротизованную сильнее, чем перитрема. Перитрема имеет характерную радиально-ребристую структуру, придающую ей большую прочность.

Непосредственно под каждым дыхальцем лежит дыхательная камера, представляющая собою конечное расширение трахеи, а вокруг нее множество трабекул, подпирающих изнутри перитрему и образующих вместе с дыхательной камерой так называемое трахейное легкое. Наружу дыхательная камера открывается посредством узкой косой щели, пересекающей пробку дыхальца на две доли («стигмальные губы») и образующую предверие, или атриум, дыхательной камеры. По Гербигу (Gerbig, 1913), эта щель является единственным путем, по которому воздух поступает извне через дыхальца в трахеи. Браун (Brown, 1910) и Олдхэм (Oldham, 1928) считают, однако, что путем поступления воздуха кроме щели в центральной пробке могут также служить микроскопические поры на поверхности рамки дыхальца. Строение и функции дыхалец личинок долгоножек детально исследованы Уордлем (Wardle, 1926).

П о д т а л к и в а т е л ь анального сегмента личинок (рис. 66) — обычно хорошо развитое полуперепончатое образование с двулопастным нижним краем; поперечник его не уже или лишь немного уже стигмальной площадки, поверхность голая, без микротрихий или редуцированных макрочет, имеющих иногда на стигмальной площадке.

Тенденция к редукции подталкивателя, выражающаяся в значительном уменьшении его размеров, имеет место, по-видимому, лишь у видов группы «*livida*» из подрода *Lunatipula* и у *Odonatisca*.

Сзади подталкиватель имеет вид поперечной площадки округло-прямоугольной или неправильно овальной формы, реже более или менее сердцевидной (*Dictenidia bimaculata* L.). В средней части ее находится анальное отверстие (порошица) (рис. 62, ао). У большинства долгоножек оно поперечное (рис. 63; 64, 6—9) и лишь у древесных форм (*Stenophorinae*, *Tipula flavolineata* Mg.), а также у почвообитающей *Nigrotipula nigra* L. — продольное (рис. 64, 10, 11). Как у поперечного, так и у продольного анального отверстия обычно имеются рудиментарные боковые лучи, расположенные в его центральной части. В первом случае они вертикальные или косые, во втором — горизонтальные. Поэтому анальное отверстие обоих типов следует, очевидно, рассматривать как производное одного общего исходного типа, который был, вероятно, радиально-лучевым. Поперечное анальное отверстие всегда явственно волнистое, продольное — более или менее прямое.

Над и под поперечным анальным отверстием расположены непарные верхняя и нижняя анальные заслонки, или лопасти, поверхность которых обычно разделена нерезко выраженными радиальными морщинками на выпуклые продолговатые доли. На верхней заслонке таких долей обычно бывает 6—8, на нижней — 4—6. По бокам продольного анального отверстия расположены две парные боковые анальные заслонки, разделенные каждая на 2 обычно довольно неясные доли. Совокупность анальных заслонок образует так называемое анальное поле, которое дорсально упирается в верхнюю границу

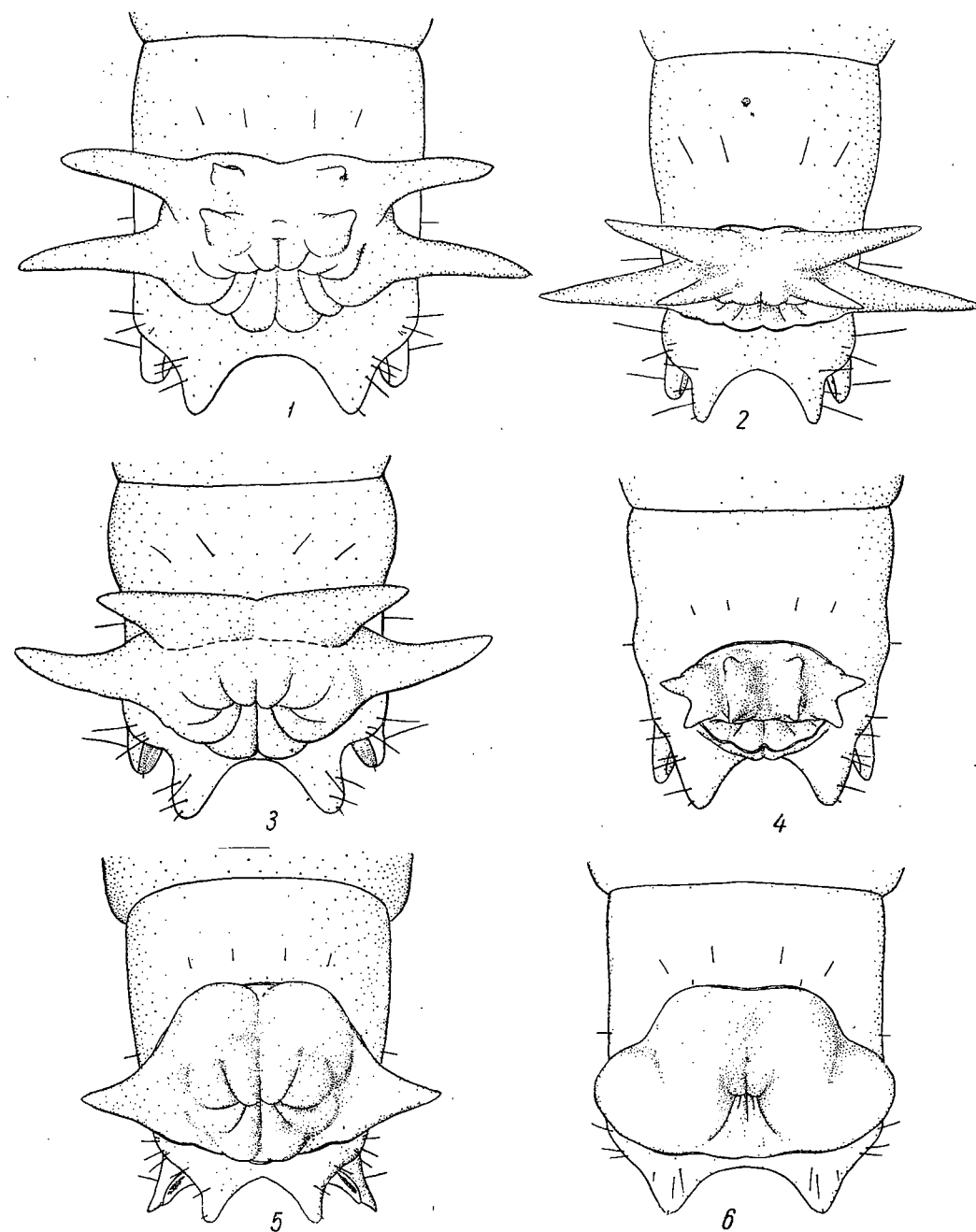


Рис. 66. Различные типы подталкивателя личинок долгоножек, вид снизу. По Чизуэллу.

1 — *Tipula (Acutipula) maxima* Poda, 2 — *T. (Yamatotipula) lateralis* Mg., 3 — *T. (Acutipula) luna* Westh., 4 — *T. (Savtshenkia) rufina* Mg., 5 — *T. (s. str.) paludosa* Mg., 6 — *T. (Pterelachisus) irrorata* Mcq.

подталкивателя, но в большинстве систематических групп долгоножек не имеет четкой латерально-вентральной границы. Реже (*Vestiplex*) последняя явственно выражена в виде тонкой линии слегка утолщенной и темнопигментированной кутикулы, отделяющей подталкиватель в целом от остальной поверхности анального сегмента. Эта линия может быть названа субанальным швом.

У всех без исключения водных и земноводных личинок подталкиватель снабжен 2—4 парами хорошо развитых полуперепончатых выростов, которые могут целиком втягиваться внутрь анального сегмента. Эти выросты имеют удлиненно щупальцевидную или укороченную сосковидную форму (рис. 66, 1—4). Внутри выростов циркулирует гемолимфа и имеется разветвленная сеть трахей. В связи с этим Браун (Brown, 1910) и Гербиг (Gerbig, 1913) приписывают им дыхательные функции, рассматривая их как аналоги трахейных жабр личинок других водных насекомых. Соответственно в отечественной литературе за выростами подталкивателя закрепилось название «жаберных мешков» (Гиляров, 1949; Савченко, 1954б). Современные зарубежные исследователи, считая дыхательную функцию этих образований спорной, называют их анальными сосками (Chiswell, 1956), анальными выступами (Theowald, 1957a) или, совсем уже неудачно, — анальными трубками (Brauns, 1954a), приписывая им — по аналогии со сходными образованиями личинок кровососущих комаров (Culicidae) и хирономид (Chironomidae) — значение органа, регулирующего ионный обмен организма со средой и, в частности, осуществляющего абсорбцию ионов хлора.

Жаберные мешки представляют собою не отростки кишечника, как это предполагал Гербиг, а полые внутри кожные выпячивания подталкивателя. Поэтому их следует рассматривать лишь как аналоги, но не гомологи трахейных жабр насекомых, представляющих собою модифицированные конечности.

Наиболее примитивным и исходным типом, по-видимому, является наличие на подталкивателе двух пар жаберных мешков: задней, или верхней, и передней, или нижней, расположенной под анальным отверстием несколько впереди него (рис. 62, 2). В пользу такой точки зрения, высказанной еще Александром (Alexander, 1920a), говорят как таксономические, так и онтогенетические соображения. Так, у личинок более примитивных видов подрода *Yamatotipula* из группы «*lateralis*» имеются всего две пары жаберных мешков (*Tipula solstitialis* Westh.), а у более специализованных — три (*T. couckeii* Tonn., *T. lateralis* Mg. и др.). То же отмечается и на разных этапах онтогенеза личинки. Например, у *T. lateralis* Mg. личинки I возраста снабжены лишь двумя, а в старших возрастах — тремя парами жаберных мешков (White, 1951). У личинок *T. maxima* Poda, имеющих в старших возрастах четыре пары жаберных мешков, после отрождения из яиц их также только две пары (Chiswell, 1956). По две пары их и у молодых личинок *Prionocera subserricornis* Ztt., *Tipula saginata* Berggr., *T. alpium* Berggr. и *T. staegeri* P. Niels., имеющих в старших личиночных возрастах первые два вида по три, а остальные — по четыре пары.

Таким образом, наличие на подталкивателе трех или четырех пар жаберных мешков следует, очевидно, рассматривать как результат разветвления соответственно одной или обеих основных пар их, сопровождающегося образованием при основании каждой из них по дополнительной вторичной ветви. При этом первой, по-видимому, расщепляется передняя (нижняя) пара, причем возникает усложненный тип подталкивателя с тремя парами жаберных мешков, свойственный, например, некоторым *Platytipula* и *Yamatotipula*. Расщепление же задней (верхней) пары происходит на следующем, более высоком этапе дифференциации анального сегмента, причем возникает наиболее сложный тип подталкивателя с четырьмя парами жаберных мешков, характерный, например, для некоторых *Acutipula*. Александр (Alexander, 1920a) допускает также возможность возникновения трехпарного жаберного аппарата из четырехпарного путем редукции вторичных ветвей задней (верхней) пары жаберных мешков. Против такой точки зрения возражает Чизвелл (Chiswell, 1956). Но ав-

тору она кажется весьма вероятной, если допустить, что земноводные формы личинок долгоножек произошли от водных форм. Основные две пары жаберных мешков по большей части длиннее вторичных и направлены больше вбок, тогда как вторые ориентированы обычно больше вниз.

У таких типичных бриобионтов, как большинство *Savtshenkia*, жаберные мешки редуцированы до степени небольших сосочков, смещенных на нижнюю поверхность подталкивателя и группирующихся попарно в два поперечных параллельных ряда (рис. 66, 4). У *Tipula pagana* Mg. на поверхности нижних анальных лопасти вместо рудиментарных жаберных мешков имеются лишь маленькие тупые бугорки.

В высшей степени своеобразные «перистые» жаберные мешки, снабженные каждый тремя парами коротких боковых отростков, описаны у личинок, принадлежащих предположительно неарктическому *Aeshnosoma rivertonensis* Johns. (Johnson, 1906).

Почвообитающие личинки совершенно лишены жаберных мешков. У более примитивных из них (*Tipula* s. str., некоторые *Pterelachisus*) по бокам подталкивателя, однако, имеются два горизонтальных тупоконических или округлых выроста (рис. 65, 3, 66, 6), размеры которых у разных видов сильно варьируют. Покровы этих выростов, именуемых около-, или паранальными, значительно плотнее, чем у жаберных мешков, но они также способны частично втягиваться внутрь подталкивателя. В связи с этим, а также по топографическому признаку их можно, вероятно, рассматривать как модифицированные жаберные мешки задней пары, которые из-за утраты первоначальных функций подверглись значительной редукции и перестройке. У специализованных почвообитающих форм (многие *Pterelachisus*, *Lunaticipula*, *Vestiplex*, *Nigrotipula*) около-анальные выросты едва выражены (рис. 64, 6—8, 10), а у древесных форм (Stenophorinae, *Tipula flavolineata* Mg.) — практически вовсе отсутствуют.

У всех личинок долгоножек подталкиватель может в большей или меньшей степени втягиваться внутрь анального сегмента, в связи с чем анальное поле с анальным отверстием оказывается на дне образовавшейся складки и становится снаружи незаметным.

Гербиг (Gerbig, 1913) считал подталкиватель видоизмененным выпячиванием заднего отдела кишечника. Иной точки зрения придерживался Боденгеймер (Bodenheimer, 1924a, 1924b). Исходя из того, что у личинок других насекомых с полным превращением (большинство жесткокрылых и чешуекрылых) основные трахейные стволы обычно заканчиваются и открываются наружу дыхальцами сзади не на вершинном, а на предвершинном сегменте туловища, он рассматривает подталкиватель личинок долгоножек как истинный анальный, или IX сегмент брюшка, а VIII сегмент, несущий стигмальную площадку с дыхальцами, — как преданальный. Таким образом, последний видимый сегмент брюшка является у личинок долгоножек продуктом вторичного срастания двух первичных сегментов, в результате которого происходит кажущееся смещение единственной задней пары дыхалец с преданального сегмента на анальный. Характерное не только для типолоидных, но вообще для всех двукрылых (de Meijere, 1917), такое сращение морфологически подтверждается на примере куколок долгоножек, брюшко которых фактически состоит тоже не из восьми, а из девяти сегментов (Alexander, 1920a; Byers, 1956); при этом последний из них, сросшийся с предпоследним, является полным гомологом подталкивателя личинок. Эта гомология легко прослеживается, когда у взрослых личинок перед самым окукливанием сквозь покровы начинает просвечивать уже вполне сформировавшаяся куколка (Theowald, 1957a).

Сравнительно сложной морфологической дифференцировке анального сегмента личинок соответствует и многообразие его функций. Как носитель анального отверстия и дыхалец, он во всех систематических группах семейства принимает участие прежде всего в экскреторной и дыхательной функциях. Общей для всех долгоножек является также защитная функция, которую циркумстигмальными выростами анального сегмента выполняют в сомкнутом состоянии, пре-

дохраня на воздухе голую полуперепончатую стигмальную площадку от высыхания вследствие чрезмерного испарения воды и от механических повреждений твердыми частицами окружающей среды.

В водных и земноводных группах личинок циркумстигмальные выросты принимают на себя также функцию вспомогательного дыхательного приспособления, обеспечивающего фиксацию стигмальной площадки в необходимом положении на разделе вода/воздух, а также удерживающего у ее поверхности пузырек воздуха при погружении личинки в воду. Непосредственное участие в дыхании принимают жаберные мешки анального сегмента.

В группе почвообитающих личинок дыхательные функции циркумстигмальных выростов сменяются локомоторными, а выросты выполняют роль механических опор, способствующих наподобие урогомф личинок жесткокрылых поступательному продвижению личинки в ходе, выдавленном в почве передней частью ее туловища. Опорным образованием, по-видимому, являются также околоанальные выросты подталкивателя, а у древесных форм (по Гербигу) — и весь подталкиватель в целом.

Многие особенности строения анального сегмента и его выростов специфичны не только для систематических групп более высокого ранга, но также для видовых групп в пределах подродов и даже для отдельных достаточно четко обособленных видов долгоножек. Поэтому строение анального сегмента имеет большое диагностическое значение и используется как основной признак при определении личинок. Менее пригоден анальный сегмент для распознавания личинок систематически очень близких, слабо дифференцированных видов долгоножек (например, *Dolichopeza*, *Tipula* s. str., некоторых *Savtshenkia* и др.), точное определение которых в настоящее время или еще невозможно, или удается лишь на основании более тонких микроскопических признаков, например, микротрихотаксии.

В средних (II и III) и старшем (IV) возрастах личинки долгоножек имеют более или менее сходное строение. С возрастом у них лишь незначительно изменяются отдельные склериты стигмальной площадки, которые становятся обычно более крупными и интенсивно пигментированными. Напротив, личинки I возраста внешне и деталями строения тела так резко отличаются от соответствующих старших возрастов, что на первый взгляд их трудно отнести не только к одному виду, но даже к одному роду или семейству двукрылых.

Основной особенностью личинки I возраста, известных пока всего для нескольких видов семейства, является отсутствие у них супрастигмальных и сильная модификация всех остальных выростов стигмального поля, а также необычайное развитие микротрихий на всей поверхности тела. Так, по Гербигу (Gerbig, 1913), который впервые обнаружил возрастной диморфизм у личинок долгоножек, у молодой личинки *Tipula paludosa* Mg. верхний край стигмальной площадки вместо обычной пары спинных выростов снабжен поперечным рядом из 4 пар небольших склеритов, несущих по своеобразной двух- или трехветвистой щетинке (рис. 66, 5). Такие же образования имеются над дыхальцами у молодых личинок ряда других видов рода *Tipula* и у *Prionocera subserricornis* Ztt. Под дыхальцами у них две пары склеритов, которые, по-видимому, гомологичны боковым и брюшным выростам стигмальной площадки и несут по одной или несколько длинных щетинок (Hemmingsen, 1965). Количество последних, возможно, специфично для отдельных видов (или видовых групп) семейства. Так, у *Tipula unca* Wied. на каждом субстигмальном склерите всего по 1 щетинке, у *T. limitata* Schum. — по 2, у *T. vernalis* Mg. — по 3, у *T. paludosa* Mg. и *T. czizeki* de Jong (рис. 66, 5) — по 4, а у *T. alpium* Bergr., *T. staegeri* P. Niels, *T. saginata* Bergr., *T. luteipennis* Mg. и *T. lateralis* Mg. — по пучку, состоящему иногда из 8—9 щетинок (рис. 65, 3—5). В роде *Nephrotoma* (*N. scalaris* Mg., *N. rossica* Ried. и др.) молодые личинки имеют на склеритах, заменяющих боковые выросты стигмальной площадки, по 3 необычайно длинных толстых щетинки, но вовсе лишены их как по верхнему краю стигмальной площадки, так и на склеритах, заменяющих брюшные выросты (рис. 68, 9).

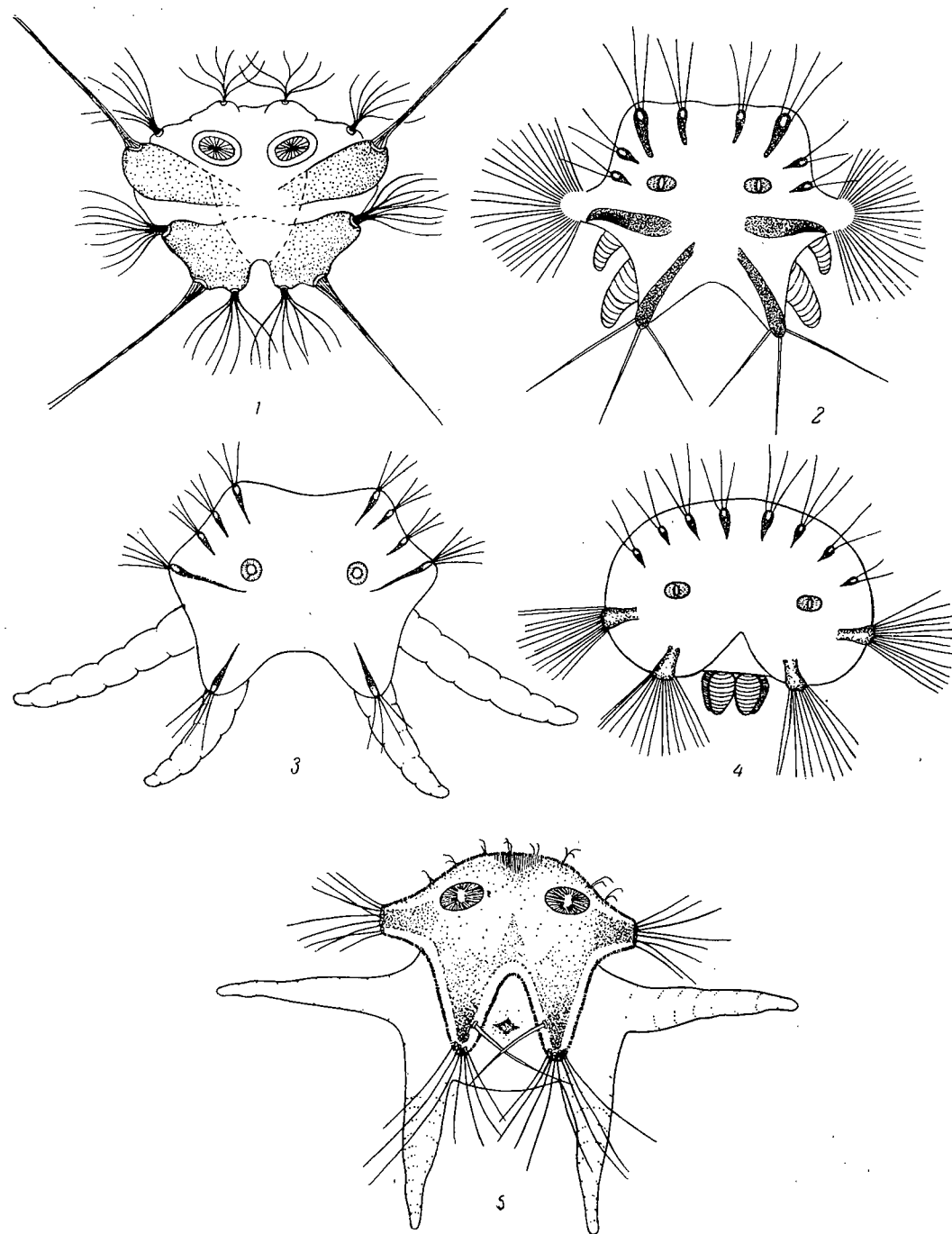


Рис. 67. Анальный сегмент первовозрастных личинок долгоножек, вид сзади. По Байерсу (1), Геннигу (6), Гербигу (8), Леви (3), Теовальду (2, 4, 7) и Уайту (5).

1 — *Oropeza* sp., 2 — *Prionocera turcica*, 3 — *Tipula* (*Platytipula luteipennis* Mg.), 4 — *T.* (*Savtshenkia*) *marmorata* Mg., 5 — *T.* (*Yamatotipula*) *lateralis* Mg.

Как уже отмечалось выше, у личинок земноводных форм долгоножек в I возрасте жаберных мешков обычно меньше, чем в старших (не более 2 пар; рис. 67, 3), а у некоторых архаических *Megistocera* Wied. их вообще нет (Rogers, 1949).

Возрастной диморфизм проявляется у личинок долгоножек также в строении головной капсулы и ротовых органов. У личинки I возраста *Dictenidia bi-*

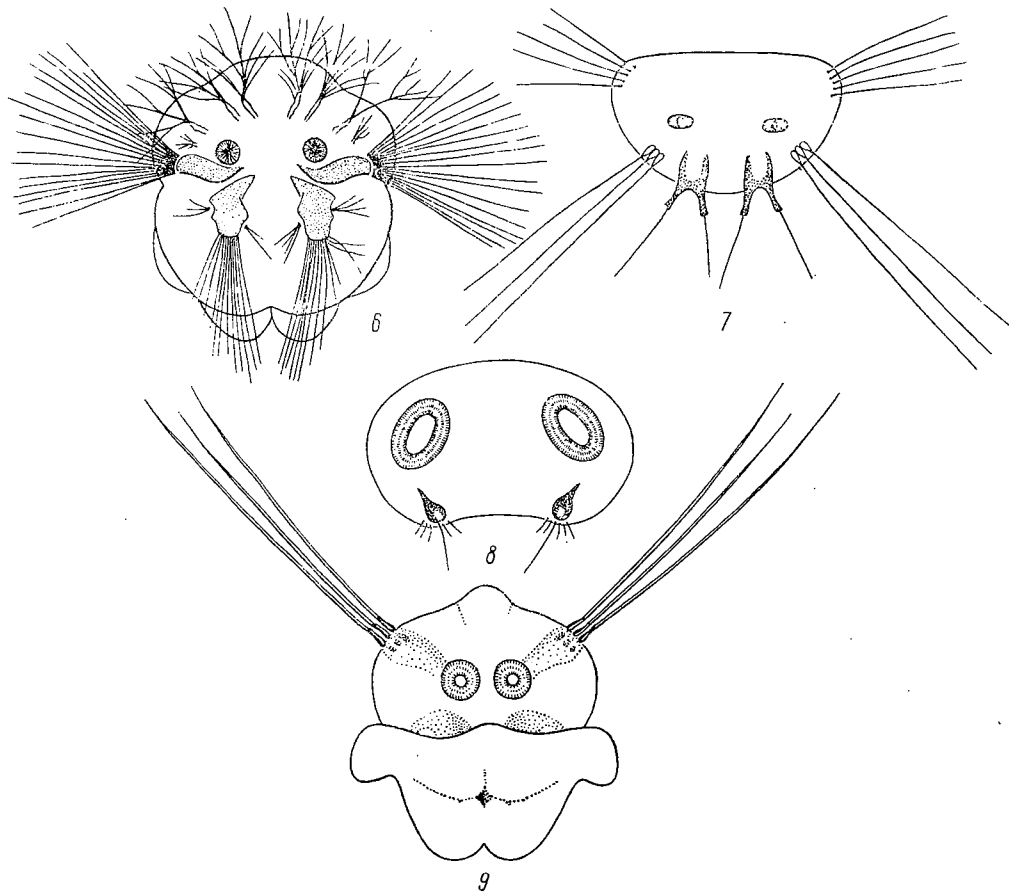


Рис. 68. Анальный сегмент первовозрастных личинок долгоножек, вид сверху (продолжение)

6 — *Tipula* sp., 7 — *Tipula (Odonatiscia) juncea* Mg., 8 — *Ctenophora* sp., 9 — *Nephrotoma* sp.

maculata L. Хехштеттер (Höchstetter, 1963) обнаружил в области наличника особое непарное зубцевидное образование, которое предназначено, очевидно, для прободения оболочки яйца при отрождении личинки и бесследно исчезает у нее после первой же линьки. Такой же «эмбриональный зуб» имеется и у молодой личинки *Tipula saginata* Berg. (Hemmingsen, 1965). У молодых личинок *T. paludosa* Mg. эпикраниальные швы длиннее и глубже, чем у старшевозрастных (Sellke, 1936), а у личинок I возраста *Dictenidia bimaculata* L. гипофаринкс вооружен всего 3 зубцами, тогда как в последующих возрастах он всегда пятизубчатый. Некоторые менее четкие отличия между личинками I и старших возрастов имеются также в строении нижних челюстей и подротовой пластинки.

Не давая обоснованной мотивировки, Роджерс (Rogers, 1949) считает личиночные признаки долгоножек более адаптивными, чем имагинальные, что должно, по его мнению, ограничивать возможности их использования в таксономических целях. Поскольку, однако, эволюционный процесс в своей основе является адаптивным, постольку адаптивными должны быть и признаки всех

фаз развития вида, т. е. последний формируется в процессе приспособления анцестральной формы к новым условиям существования не только как имагинальная фаза, а как совокупность всех фаз развития, составляющих вид как единое целое. Поэтому признаки имагинальной фазы являются такими же адаптивными, как и личиночные. Разница может быть лишь в характере адаптаций, если личинки и имаго обитают в различных условиях, что обычно имеет место у долгоножек.

С другой стороны, по тем же соображениям личиночная фаза должна иметь не меньшее филогенетическое значение, чем имагинальная. В пользу этого говорит, в частности, отставание, с которым обычно у насекомых с полным превращением идет дифференциация видовых признаков в личиночной фазе по сравнению с имагинальной. На примере ряда видов подрода *Lunatipula* Эрхан и Теовальд (Erhan, Theowald, 1959) убедительно показали, что личинкам долгоножек свойственны более генерализованные признаки, чем взрослым насекомым, характеризующимся далеко зашедшей морфологической дифференциацией, которая часто маскирует их истинные систематические отношения. В связи с этим личиночные признаки, как более древние, могут считаться с филогенетической точки зрения даже более важными, чем имагинальные.

Вопреки мнению, высказанному в отношении двукрылых еще де Мейере (de Meijere, 1917), никакой инконгруэнции, т. е. таксономической несравнимости, между личинками и имаго долгоножек нет, да и не может быть. Как показали исследования последних 20 лет (Савченко, 1954б; Chiswell, 1956), группировка видов рода *Tipula* на основании личиночных признаков в общем хорошо совпадает с группировкой их, принятой в имагинальной систематике. Более того, личиночные признаки часто даже нагляднее отражают филогенетические отношения между отдельными подродовыми группами, чем имагинальные. Изучение личинок долгоножек из обширного, но гетерогенного подрода *Oreomyza* s. l. позволило Теовальду (Theowald, 1957а) установить в нем ряд естественных таксономических групп подродового ранга, реальность которых одновременно подтвердилась как биологическими исследованиями Геммингсена (Hemmingsen, 1952, 1956а), так и пересмотром систематики имагинальных фаз с привлечением для этой цели более обширного комплекса признаков, чем это делалось раньше.¹⁹

Нет никаких сомнений в том, что дальнейшее изучение личинок долгоножек даст такие же плодотворные результаты для разработки филогении и систематики этого семейства, какие дали, например, аналогичные исследования в ряде семейств жесткокрылых насекомых. Особенно важно с этой точки зрения углубленное изучение личинок I возраста, на которых филогенетические отношения проявятся, возможно, еще четче, чем на личинках старших возрастов.

Куколка

Куколки долгоножек пропнейстические, свободные, но на первый взгляд кажутся покрытыми, так как покровы их сравнительно сильно склеротизованы, а чехлики (теки) конечностей и придатков довольно плотно прижаты как к телу, так и друг к другу (рис. 69).

Туловище куколок явственно дифференцировано на голову, грудь и брюшко. Оно удлиненное, более или менее цилиндрическое, длина примерно в 5.9—6.2 раза превосходит наибольшую ширину. Передний конец туловища с парой дыхательных трубочек, торчащих в виде рожков вверх и вперед или слегка назад. Сегменты брюшка в задней части с поперечным рядом шипов; анальный сегмент у самцов и самок разного строения, с частично дифференцированными чехликами наружных половых придатков.

¹⁹ См. систематическую часть этой работы (Савченко, 1961а, 1964а).

Основная окраска, по Браунсу (Brauns, 1954b), коричневых, желтовато-коричневых, желтых или серовато-желтых тонов, реже желтовато-зеленая (*Dolichopezza*, некоторые *Mediotipula*). Иногда при желтовато-коричневой основной окраске туловище с желтыми боковыми полосами, а задние края сегментов с узкими черно-бурыми каемками (некоторые *Vestiptera*); реже боковые полосы темные (*Tanyptera*).

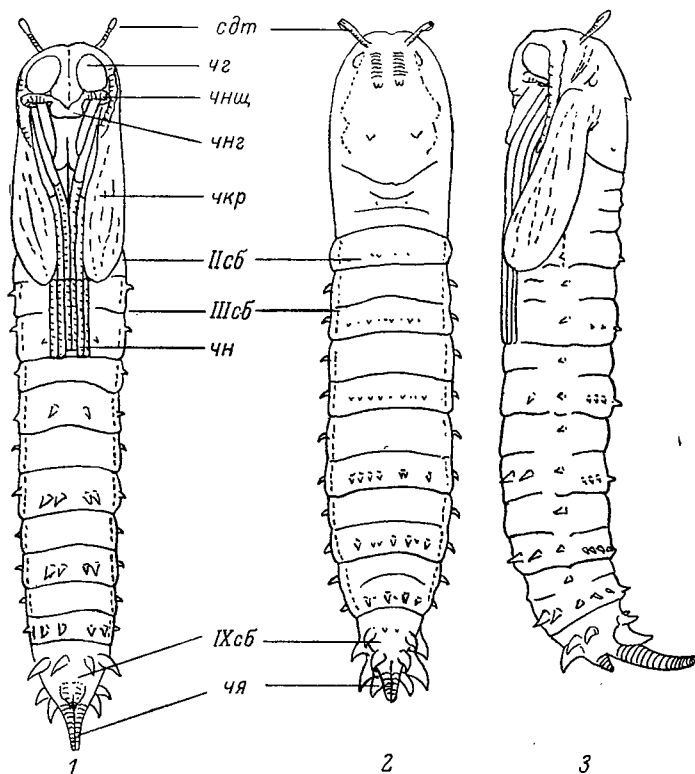


Рис. 69. Строение тела куколки долгоножки *Tipula* sp. По Теовальду.

1 — вид сверху, 2 — вид снизу, 3 — вид сбоку. сб — сегмент брюшка, сдт — среднегрудная дыхательная трубочка, чг — чехлик глаза, чкр — чехлик крыла, чн — чехлик ноги, чнг — чехлик нижней губы, чнц — чехлик нижнечелюстного щупика, чя — чехлик яйцевода.

У известных куколок долгоножек длина тела колеблется от 10 до 40 мм, но может быть и меньше (некоторые *Oropeza* и *Platytipula*), и больше (многие *Stenacroscelis* и *Nippotipula*).

По облику куколки долгоножек похожи не только на таковых других *Tipuloidea*, но также и на куколок бабочек-стекляниц (сем. *Sesiidae*), гусеницы которых живут и окукливаются в древесине. Куколки стекляниц, однако, не имеют грудных дыхательных трубочек, а голова у них с лобным выступом — приспособлением для выхода из субстрата, которого у долгоножек никогда не бывает; кроме того, для куколок стекляниц характерны значительно более длинные чехлики усиков.

Голова у куколок долгоножек маленькая, поперечная (рис. 70), в горизонтальной проекции почти полукруглая, не заметная при рассмотрении куколки со спинной стороны; без хитиновых выступов, крупных шипов или макрочет, свойственных куколкам многих других типулоидных, но с хорошо дифференцированными чехликами усиков, рыльца и выступающих наружу частей ротового аппарата.

Крупные, но не резко ограниченные чехлики глаз (офтальмотеки; рис. 69, чг) занимают большую часть головы и обычно пигментированы несколько ин-

тенсивнее; они круглые или овальные, их поверхность голая. Между глазами расположен лоб, который сзади сужен, а спереди переходит без явственной границы в удлиненное рыльце, занимающее медиальный участок головы впереди глаз (рис. 70, чр). Считая, что эта часть головы куколки соответствует фронтотемпальной области и верхней губе взрослых долгоножек, Александер (Alexander, 1920a) называет ее верхнегубной (лабральным чехликом). Позади глаз медиально расположено темя, переходящее сзади в очень узкий затылок, а латерально — в виски. Передняя часть темени с сильно редуцированным и раздвоенным теменным гребнем в виде двух сближенных бугорков, по-ви-

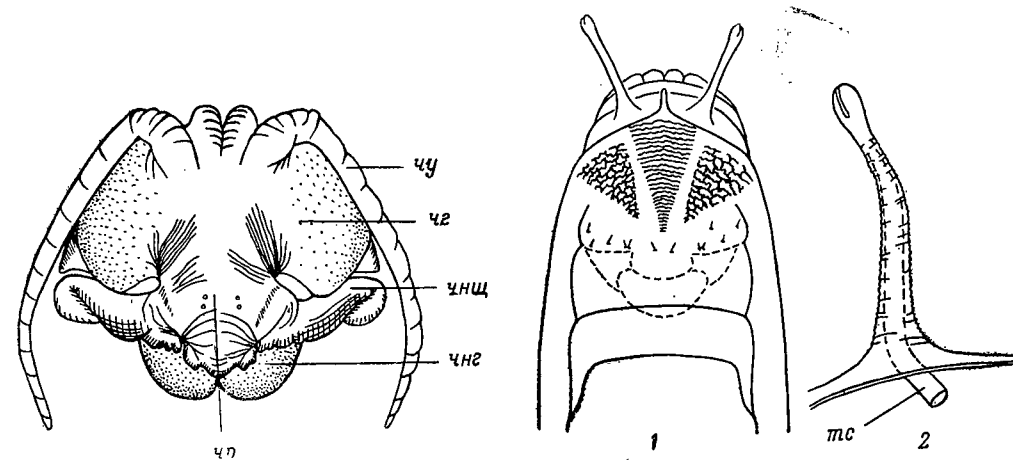


Рис. 70. Голова куколки долгоножки *Tipula* (*Lunaticipula*) *fascipennis* Mg., вид снизу. По Генцигу.

чр — чехлик рыльца, чу — чехлик усика. Остальные обозначения как на рис. 69.

Рис. 71. Переднегрудье (1) и среднегрудная дыхательная трубочка (2) долгоножки *Oropeza* sp. По Байерсу.

тс — трахейный ствол.

димому, соответствует теменному бугорку взрослых долгоножек; поверхность теменного гребня иногда в микроскопическом пушке.

Непосредственно под глазами или чаще между их основаниями размещены чехлики усиков (цератотеки; рис. 70, чу). Охватывая глаза спереди и снаружи, они тянутся назад, немного расходясь за серединой своей длины и чуть сходясь к вершине. Вершины усиковых чехликов никогда не достигают вершин крыловых чехликов (как это характерно для куколок *Sesiidae*), обычно немного не достигают середины их длины, а нередко лишь заходят на их основания. При основании усиковые чехлики несколько утолщены, но не вздуты, поверхность их более или менее явственно расчленена, количество члеников такое же, как и у взрослых насекомых данного вида, но дистальный членик обычно несколько длиннее; 1-й основной членик всегда более или менее явственно гофрирован, около него на голове иногда имеется косой ряд микроскопических шпиков (*Tipula marmorata* Mg.).

К вершине рыльца примыкает небольшой треугольный или округлый склерит, по-видимому, соответствующий верхней губе взрослого насекомого. Впереди рыльца несколько ниже его плоскости расположены две поперечные округло-прямоугольные пластинки, внутренние края которых плотно соприкасаются. Под этими пластинками формируются нижнегубные щупики (по Александеру — параглоссы) взрослых насекомых.

Латеральное рыльца, плотно прилегая к переднему краю головы, почти перпендикулярно к продольной оси тела расположены чехлики нижнечелюстных щупиков (пальпотеки). Основания их утолщены, а вершины сужены и (как и у *Cylindrotomidae*) обычно загнуты внутрь или по меньшей мере назад (рис. 70,

чищ). Этим куколки долгоножек отличаются от куколок лимонид, у которых вершины нижнечелюстных щупиков, как правило, прямые.²⁰

Грудной отдел куколок виден лишь сверху и сбоку, а снизу целиком прикрыт чехликами крыльев и ног. Он хорошо развит, слегка сдавлен с боков и не уже головы, которая сочленена с ним подвижно, но без всяких следов перетяжки. Переднегрудь, расположенная на передней покатости туловища, плохо заметна сверху, имеет вид узкой поперечной пластинки, лишенной, вопреки общераспространенному мнению, каких бы то ни было выростов и придатков.²¹ Передний край переднегрудного сегмента разделен небольшой срединной выемкой на две широко закругленные лопасти, диск переднеспинки с продольной медиальной бороздкой, делящей его на две выпуклые доли; загнутые латерально боковые части, соответствующие, по-видимому, проплеврам, тоже выпуклые.

Среднегрудь очень крупная, с выпуклой спинкой (рис. 71, 1). Почти у самого переднего края последней латерально размещена пара среднегрудных дыхательных трубочек (рис. 71, 2), а позади оснований последних вниз тянется по довольно длинному косому вдавлению, несколько расширенная дистальная часть которого, возможно, соответствует ложношовным ямкам взрослого насекомого.

Среднегрудные дыхательные трубочки (рис. 72) представляют собою более или менее цилиндрические, слегка сдавленные и изогнутые образования с тонко гофрированной поверхностью и булавовидно расширенной уплощенной вершиной. Реже они имеют вид более или менее овальных уплощенных пластинок с грубо гофрированными краями (*Tanyptera atrata* L.). Основания дыхательных трубочек нередко утолщены (*Prionocera*, *Tipula flavolineata* Mg.), а верхняя поверхность всегда с неглубокой продольной бороздкой, непосредственно под которой внутри трубочки расположен более темно пигментированный трахеальный ствол; его продолжение в виде коричневого тяжа часто хорошо видно сквозь покровы плевральной части среднегруды.

Исследовав дыхательные трубочки *Tipula irrorata* Meq. и *Dictenidia bimaculata* L., де Мейере (de Meijere, 1902) не нашел каких-либо отверстий или полупроницаемых перепончатых участков, которые можно было бы рассматривать как модифицированное преддверие (атриум) обычного дыхальца насекомых. Видимого отверстия, соединяющего внутри дыхательной трубочки трахею со внешней средой, нет также у других исследованных видов долгоножек. В связи с этим Теовальд (Theowald, 1957a) полагает, что у куколок долгоножек дыхательные трубочки представляют собою рудиментарный орган, утративший свойственную ему первоначальную функцию, которую он еще выполняет у некоторых других примитивных двукрылых. Последнее, впрочем, мало вероятно, так как других наружных дыхательных приспособлений, кроме дыхательных трубочек, у куколок долгоножек нет, а их покровы настолько склеротизованы, что едва ли способны целиком обеспечить даже такой сравнительно слабый газообмен, какой свойствен куколкам как покоящейся фазе развития насекомых. Более вероятно, что дыхательные трубочки выполняют свою основную функцию, причем воздух поступает в них через такие же микроскопические поры, какие имеются в перитреме дыхалец личинок долгоножек. Детальное изучение дыхательных трубочек с этой точки зрения весьма желательно.

Обычно обе дыхательные трубочки одинакового, реже разного размера (*Megistocera*, некоторые неарктические *Prionocera*). Длина их характерна для раз-

²⁰ В семействе долгоножек прямые нижнечелюстные щупики известны лишь как очень редкое исключение, например, у куколок архаических тропических *Brachypremna* и *Megistocera*, которые по совокупности признаков, по-видимому, близки общим анцестральным формам тибулид и лимонид.

²¹ Так называемые «переднегрудные» дыхательные трубочки расположены у куколок долгоножек не на переднегрудном сегменте, как это считалось до сих пор, а на среднегруды и онтогенетически связаны соответственно со среднегрудной парой дыхалец взрослого насекомого, развивающегося внутри куколки (Byers, 1956).

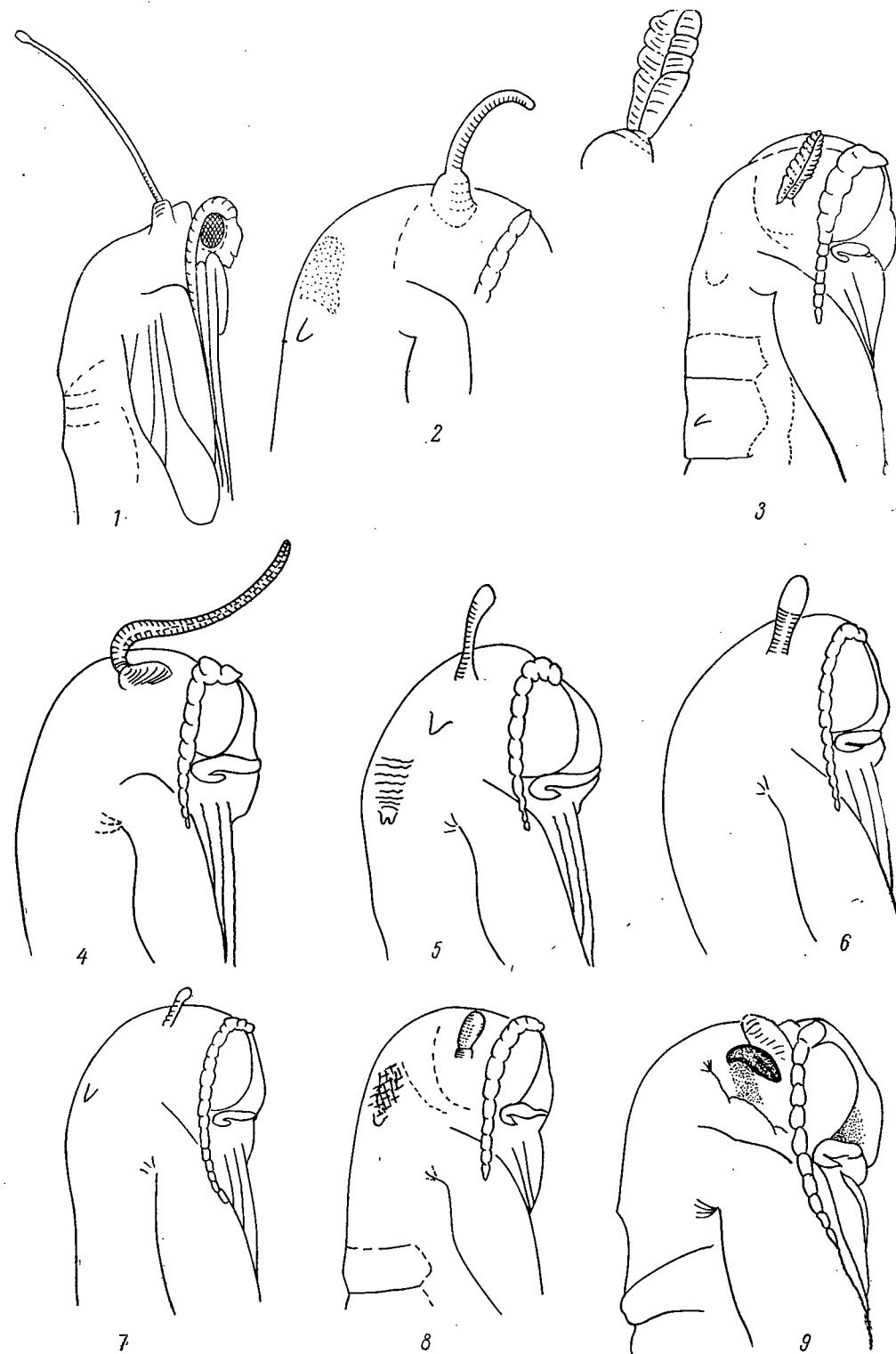


Рис. 72. Различные типы среднегрудных дыхательных трубочек куколок долгоножек. По Бриндлу и Теовальду.

1 — *Prionocera pubescens* Lw., 2 — *Dictenidia bimaculata* L., 3 — *Tanyptera atrata* L., 4 — *Tipula (Dendrotipula) flavolineata* Mg., 5 — *T. (Pterelachisus) hortulana* Mg., 6 — *T. (Platytipula) luteipennis* Mg., 7 — *T. (Odontitsca) juncea* Mg., 8 — *T. (Mediotipula) stigmaeilla* Schum., 9 — *T. (Savtshenkia) subnodicornis* Ztt.

личных систематических групп долгоножек подродового и более высокого ранга и используется как диагностический признак для определения куколок; чаще всего она не превышает половины поперечника грудного отдела (большинство *Tipula*), реже почти равна ему (большинство *Stenophorinae*, *Tipula flavolineata* Mg.; рис. 72, 4) или даже значительно превышает его, почти достигая половины общей длины тела куколки (*Prionocera*; рис. 72, 1). Необычайно короткие дыхательные трубочки, длина которых всего в 2—4 раза превышает их поперечник, характерны для некоторых *Tipula* из подродов *Platytipula* (*T. luteipennis* Mg.), *Savtshenkia* Mnphs. (*T. subnodicornis* Ztt.), *Beringotipula* Sav. (*T. unca* Wied.) и *Mediotipula* (рис. 72, 6, 8, 9).

Окраской дыхательные трубочки обычно отличаются от остальной поверхности грудного отдела. Они светлее или, наоборот, темнее ее, а иногда при основании с темным пояском (Brauns, 1954b). Морфологически они обычно рассматриваются как разрастание дыхалец (de Meijere, 1902).

Позади дыхательных трубочек поверхность среднеспинки почти всегда с характерной поперечно-бороздчатой или сетчатой скульптурой, а вдоль середины диска с более или менее явственным килем, который тянется до вершины скелита или в его задней половине сглажен.

Очень характерно для куколок долгоножек наличие на среднеспинке трех пар чешуйковидных бугорков. Передняя пара их смещена на бока прескутальной части среднеспинки, расположена почти сразу позади оснований дыхательных трубочек и обычно развита гораздо сильнее всех остальных; нередко она модифицирована в два крупных шипа (многие *Nephrotoma*). Средняя пара бугорков расположена на скутальной части среднеспинки непосредственно по бокам средней линии и по большей части имеет вид небольших чешуйкоподобных образований; иногда они раздвоены, реже модифицированы в довольно крупные шипы (*Stenophora*). Задняя пара лежит каудальнее и несколько латеральнее средней. Нередко все три пары этих бугорков, особенно задняя, сильно редуцированы, а соответствующие им участки кутикулы обнаруживаются лишь потому, что на них основная скульптура среднеспинки обычно несколько нарушена.

У куколок большинства долгоножек среднеспинка с более или менее явственным V-образным поперечным швом, концы которого расположены немного позади оснований передних чешуйкоподобных бугорков, а скутеллум очень неявственно обособлен как от скутума, так и от постскутума, имеющего вид довольно крупной полукруглой пластинки с умеренно выпуклым диском. Почти треугольная боковая часть среднегруди, расположенная ниже уровня оснований дыхательных трубочек и ограниченная спереди чехликами усиков, а сзади крыловыми чехликами, по-видимому, соответствует мезэпистернам взрослых насекомых и нерезко отделена сверху от среднеспинки косым вдавлением.

Как и у взрослых долгоножек, заднегрудной сегмент у куколок редуцирован и снаружи не заметен.

Крыловые чехлики (птеротеки) хорошо развиты (рис. 69, *чкр*), размещены на боках скутальной части среднегруди и почти целиком загнуты на брюшную поверхность туловища куколки. Их широко закругленные вершины во всех систематических группах долгоножек достигают заднего края II сегмента брюшка.²² На их поверхности довольно хорошо выделяются основные элементы жилкования будущего крыла, но на участках, соответствующих отдельным жилкам, нет трихий.

Под внутренними краями крыловых чехликов, соответствующими заднему краю крыла, расположены хорошо развитые чехлики жужжалец, которые сна-

ружи не видны. Они в миниатюре повторяют форму крыловых чехликов, но отличаются от них тем, что почти вся их поверхность, кроме желтоватых внутреннего (заднего) края и вершины, белесоватая, полуперепончатая; в средней части сквозь покровы чехликов просвечивают слегка желтоватые контуры жужжалец.

На нижней стороне тела куколки медиально между крыловыми чехликами расположены чехлики ног (педотеки). Снаружи они видны лишь частично (рис. 69, *чн*). Основания передних ног всегда прикрыты чехликами нижнегубных, а сочленения передних бедер и голени — чехликами нижнечелюстных щупиков; бедра средних ног прикрыты передними бедрами, а большая часть задних ног, включая основания лапок, — крыловыми чехликами. Видимые снаружи части чехликов ног лежат все в одной плоскости, плотно соприкасаясь друг с другом, а вершинами обычно почти достигают основания IV сегмента брюшка, у отдельных же видов даже немного заходят на его поверхность.

Шпоры и хетотаксия будущих ног на чехликах не видны. Чехлики лапок явственно расчленены, а на вершине закруглены; незадолго до выхода имаго у куколок сквозь вершины чехликов начинают просвечивать более темно пигментированные коготки.

Брюшко куколки состоит из девяти сегментов (Alexander, 1920a), но некоторыми исследователями (Theowald, 1957a) рассматривается как восьми-члениковое, так как два верхних сегмента его очень неявственно обособлены друг от друга; при основании оно почти такой же ширины, как и грудной отдел, а на вершине слегка сужено.

Все сегменты брюшка, кроме двух последних, явственно разделены на более склеротизованные спинной (тергальный) и брюшной (стернальный) отделы, между которыми с обеих сторон расположен более перепончатый боковой (плевральный) отдел, обычно слегка выпяченный наружу в виде продольного светлого валика. Со II и по VII включительно сегменты брюшка, кроме того, вторично разделены темнопигментированной перетяжкой на два ложных сегмента (рис. 69). В отличие от личинок, у куколок ложные сегменты более или менее одинаковой ширины. Покровы брюшка голые, без щетинок и волосков.

Плевры каждого брюшного сегмента, кроме двух последних, с каждой стороны с двумя более или менее развитыми шипами, расположенными по одному на переднем и заднем ложном сегменте. Иногда задние ложные сегменты с тремя шипами или с одним-двумя щетинковидными шипиками в дополнение к одному основному шипу.

Тергиты и стерниты семи проксимальных сегментов брюшка с поперечным рядом шипов у заднего края. У куколок почвообитающих форм тергальные и стернальные шипы обычно крупнее, а количество их в рядах более стабильное, чем у земноводных и водных форм. В общем, чем они крупнее, тем меньше их в каждом ряду, и наоборот. По направлению от основания к вершине брюшка размеры шипов обычно увеличиваются, слабее всего они развиты на проксимальных тергитах. В некоторых систематических группах долгоножек (*Tipula* s. str., *Yamatotipula*, *Acutipula*) на дистальных стернитах брюшка куколок впереди поперечного ряда шипов с обеих сторон средней линии тела имеется еще пара дополнительных маленьких шипиков.

У заднего края VIII тергита брюшка (рис. 73) также имеется поперечный ряд очень массивных шипов. В большинстве систематических групп семейства тергальные шипы VIII сегмента группируются в три пары: среднюю спинную (дорсомедиальную; рис. 73, *сс*), боковую спинную (дорсолатеральную; рис. 73, *бс*) и заднюю спинную (дорсокаудальную; рис. 73, *зс*). Обычно средняя пара шипов слабо развита, а иногда и редуцирована, задняя же — крупнее как средней, так и боковой. Исключение составляют многие *Nephrotoma*, у которых лучше всего развита боковая пара шипов, а задняя почти полностью редуцирована. Плевры VIII сегмента с каждой стороны несут по одному плевральному шипу, расположенному обычно несколько фронтальнее тергальных шипов (рис. 73, *пл*).

²² Судя по куколкам самок *Tipula autumnalis* Lw. и *T. carinifrons* Holm., исключение не составляют и виды, у которых в имагиальной фазе крылья сильно редуцированы. У них незадолго до вылета имаго из куколки хорошо видно, что зачатки крыльев внутри нормально развитых крыловых чехликов очень сужены и почти вдвое короче, чем сами чехлики.

Стернит VIII сегмента с двумя парами шипов, из которых боковая брюшная (вентролатеральная; рис. 73, бб) обычно хорошо развита, а средняя брюшная (вентромедиальная; рис. 73, сб) может быть иногда редуцирована и заменена одним непарным бугорком или шиповидным выступом (*Nephrotoma*; рис. 74, 1, 2). В отдельных случаях шипы VIII сегмента могут быть на вершине раздвоенные (некоторые *Oropeza* и *Savtshenkia*).

IX сегмент куколок по сравнению с остальными сегментами брюшка сильно модифицирован и является по сути генитальным, так как с ним связано развитие

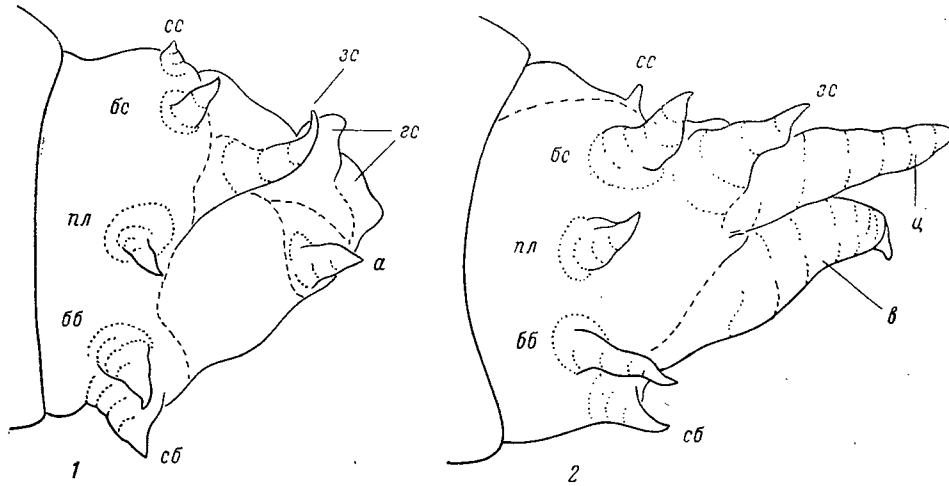


Рис. 73. Анальный сегмент куколки долгоножки *Tipula (Savtshenkia) odontostyla* Sav., вид сбоку. По Савченко.

1 — самец, 2 — самка. Шипы: а — анальный, бс — боковой спинной, бб — боковой брюшной, зс — задний спинной, пл — плевральный, сб — средний брюшной, сс — средний спинной. Чехлики: в — вальв, гс — гоностилей, ч — церок.

наружных частей полового аппарата взрослых насекомых. Соответственно его иногда называют гонотекой (Byers, 1956).²³ У куколок самцов и самок гонотека имеет различное строение. В первом случае она короткая с широко закругленной тупой вершиной, во втором — удлиненная с тупо заостренной вершиной.

На IX сегменте куколок самцов обычно хорошо видны чехлики гоностилей (рис. 73, гс), а под ними иногда также более массивные чехлики гоноплевритов гипопития взрослых насекомых; при основании чехликов гоностилей по большей части имеется пара шипиков, носящих название анальных (рис. 73, а).

IX сегмент куколок самок всегда с двумя парами явственно обособленных чехликов, из которых верхняя соответствует церкам (рис. 73, ч), а нижняя — вальвам яйцевода имаго (рис. 73, в); чехлики вальв перед вершиной иногда с небольшим зубчиком (многие *Savtshenkia*, *Mediotipula*), реже они сильно редуцированы (*Vestiplax*).

Брюшные шипы куколок долгоножек выполняют локомоторную функцию, помогая куколкам высовываться из твердого субстрата наружу перед отрождением взрослого насекомого. По Теовальду (1957а), они гомологичны макрохетам личинок, что особенно наглядно видно в случаях аномального хода окукливания, когда в силу тех или иных причин куколка почти целиком остается внутри личиночной шкурки. Обычно количество брюшных шипов у куколок, однако, не соответствует количеству личиночных макрохет. Чаще всего первых бывает больше, чем вторых. В этом случае шипы нередко расположены группами, из которых каждая, по-видимому, образовалась путем расщепления одного первичного шипа, гомологичного определенной макрохете.

²³ Менее удачен термин «кремастер», которым обозначает IX сегмент куколок долгоножек Браунс (Brauns, 1954b).

Вершинная часть VIII тергита куколок, расположенная позади поперечного ряда шипов, гомологична стигмальному полю, а сами шипы — циркумстигмальным выростам личинок. Дорсомедиальная пара шипов соответствует супрастигмальным, дорсолатеральная — инфрастигмальным и дорсокаудальная — субстигмальным выростам. IX сегмент (гонотека) куколок гомологичен подталкивателю личинок.

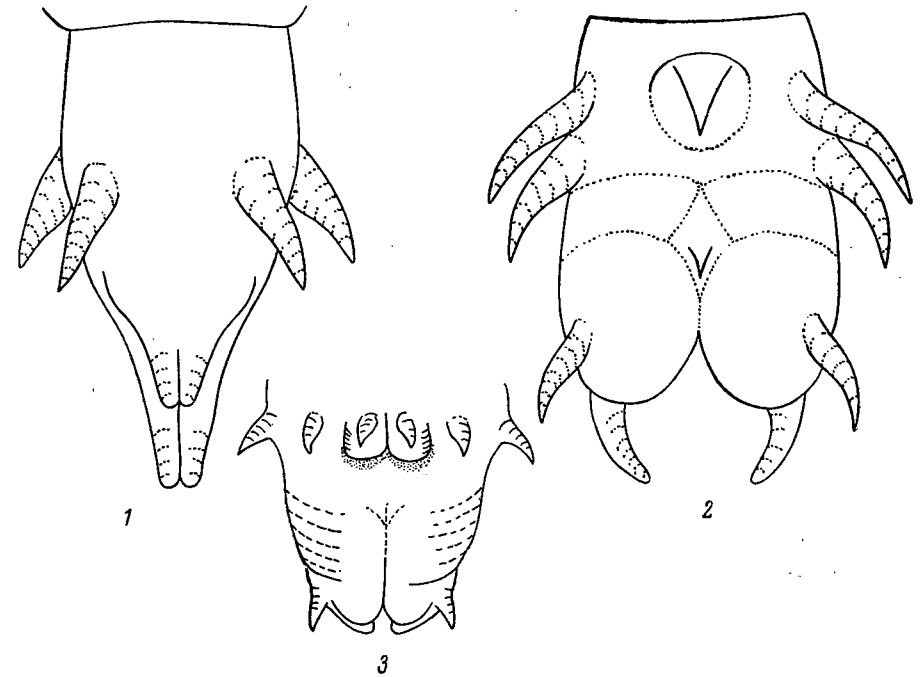


Рис. 74. Анальный сегмент куколок долгоножек снизу. По Бриндлу (1, 2) и Теовальду (3). 1, 2 — *Nephrotoma flavipalpis* Mg. (слева самец, справа самка), 3 — *Tipula (Acutipula) luna* Westh.

Диагностическое значение при определении куколок долгоножек имеют строение гонотеки, размеры и форма среднегрудных дыхательных трубочек, а для почвообитающих и древесных форм также количество и размеры шипов на дистальных тергитах и стернитах брюшка. Для количественного выражения последнего признака используется так называемая формула шипов. Например, для куколки *Dictenidia bimaculata* L. эта формула имеет следующий вид:

$$\frac{4-4-4-4}{4-5-5-3}$$

а для куколки *Tipula flavolineata* Mg.:

$$\frac{4-4-4-4}{2-3-3-2}$$

В числителе указано количество тергальных, а в знаменателе — количество стергальных шипов в поперечных рядах на дистальных сегментах брюшка куколки, начиная с VIII и кончая V. Соответственно у куколки *Dictenidia bimaculata* L. на V—VIII брюшных тергитах и на VIII стерните брюшка по 4 шипа, на VII и VI стернитах по 5 шипов и на V стерните — 3 шипа.

Количество шипов на I—IV сегментах брюшка, как недостаточно стабильное, в формуле во внимание не принимается. Формула может быть дана также отдельно для тергальных или стергальных шипов, но это необходимо оговаривать.

На основании известных в настоящее время диагностических признаков определение куколок долгоножек возможно в одних случаях до вида, в других же только до группы видов, так как в ряде систематических групп семейства близкие виды в фазе куколки морфологически очень слабо различаются (например, некоторые *Savtshenkia*).

Очередной задачей в области изучения куколок долгоножек является разработка новых принципов их видовой диагностики. Известные перспективы в этом направлении открывают исследования Байерса (Byers, 1956). Этот автор

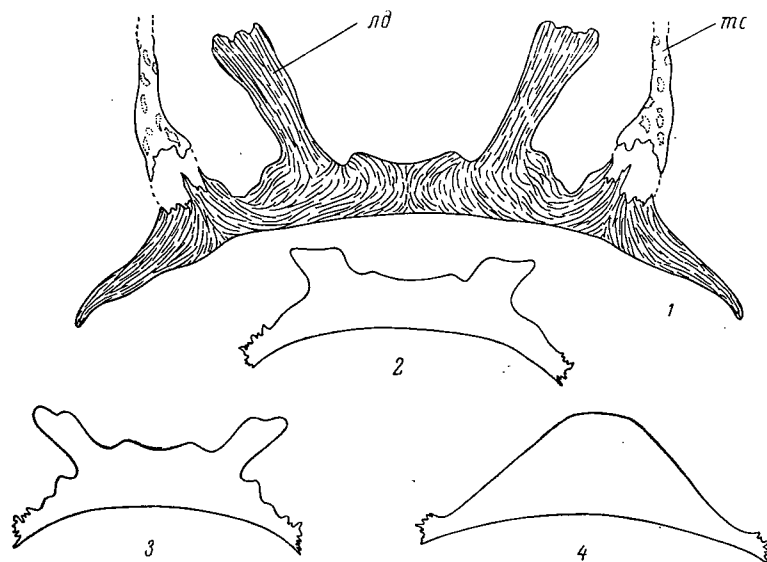


Рис. 75. Стигмальная дужка куколок долгоножек. По Байерсу (схематизировано).

1—3 — *Oropesa* sp., 4 — *Dolichopesa* sp. лд — лопасть дужки, мс — остаточный личиночный трахеальный ствол.

нашел, что куколки ряда внепалеарктических видов долгоножек из родов *Tipula*, *Brachypremna*, *Oropesa* и *Megistocera* могут быть точно определены по строению особого образования в виде поперечной хитиновой дужки, расположенного на внутренней поверхности IX сегмента куколки в месте его сочленения с VIII сегментом и представляющего собою рудимент личиночных дыхалец с прикрепленными к нему латерально рудиментами личиночных трахеальных стволов. По Байерсу, это образование, которое может быть названо стигмальной дужкой,²⁴ резко отличается по форме даже у куколок наиболее близко родственных друг другу видов долгоножек (рис. 75). К сожалению, у живых куколок стигмальная дужка не видна, и для обнаружения ее необходимо микроскопическое исследование куколочной шкурки, что несколько ограничивает возможности практического использования этого признака в диагностических целях.

С таксономической точки зрения куколки долгоножек заслуживают не меньшего внимания, чем личинки (Byers, 1956; Theowald, 1957a). Особенно важно то, что в них сочетаются черты организации, общие, с одной стороны, с личинками, а с другой — со взрослыми насекомыми. Это позволяет использовать куколок как контрольный объект для проверки правильности таксономических выводов, сделанных на основании исследования личиночной и имагинальной фаз развития долгоножек.

²⁴ Байерс называет его «стигмальным ярмом» («spiracular yoke»), т. е. по форме оно иногда напоминает ярмо.

Для западнопалеарктических видов семейства куколки в настоящее время изучены лишь немного хуже, чем личинки. Что касается куколок внепалеарктических форм, то их изучение, несмотря на всю важность его для дальнейшего развития систематики долгоножек, пока остается делом будущего.

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

Как и у всех насекомых с полным превращением, половой диморфизм проявляется у долгоножек лишь на заключительных этапах их развития. Ни по яйцам, ни по личинкам младших и средних возрастов нельзя определить, какого пола комары разовьются из них впоследствии. Хотя у личинок старшего возраста имеются уже вполне сформировавшиеся гонады, четкие вторичнополовые признаки у них еще отсутствуют. Пол их можно ориентировочно определить при наличии массового материала лишь по относительным размерам тела: в большинстве случаев взрослые личинки самок бывают крупнее и тяжелее личинок, из которых развиваются самцы. Например, у *Tipula oleracea* L. вес первых превышает вес вторых в среднем на 43—47% (Laughlin, 1960). На примере *Tipula luna* Westh. Фримен показал, что личинки самцов и самок долгоножек отличаются также по длине головной капсулы (Freeman, 1964). Но и этот признак, который может быть зафиксирован лишь статистически путем промера массового материала, не пригоден для практического распознавания пола отдельных личинок.

Более или менее четкая дифференциация полов по внешним признакам происходит у долгоножек на фазе куколки. Даже на глаз по крупному и массивному телу куколок-самок обычно легко отличить от куколок-самцов того же вида. Во многих систематических группах семейства (ряд *Yamatotipula*, *Acutipula*, *Vestiplex*, *Lunatipula* и др.) куколки самцов хорошо отличаются от куколок самок сравнительной длиной чехликов ног: у первых чехлики ног обычно заходят на IV стернит, нередко почти достигая середины его длины, у вторых — самое большее достигают вершины III стернита брюшка. Иногда между куколками самцов и самок имеется также разница в количестве шипов в поперечных рядах у заднего края отдельных сегментов брюшка, что, например, наглядно видно на куколках *Dictenidia bimaculata* L. (табл. 3).

Наиболее общим выражением полового диморфизма у взрослых долгоножек являются размеры тела, которые у самцов почти всегда меньше, чем у самок (ниже длина тела дана в мм):

	♂	♀
<i>Prionocera subserricornis</i> Ztt.	12—12.5	15—16
<i>Tipula solstitialis</i> Westh.	11—16	14.5—19
<i>T. oleracea</i> L.	15—19	18—26
<i>T. hortulana</i> Mg.	12.5—16	18—20.5
<i>T. lunata</i> L.	16—18.5	20—22.5
<i>Nigrotipula nigra</i> L.	9—12	12—17
<i>Nephrotoma cornicina</i> L.	10.5—14	14.5—17.5
<i>N. crocata</i> L.	13—16	17—21
<i>Dictenidia bimaculata</i> L.	11—13.5	14.5—19.0
<i>Ctenophora pectinicornis</i> L.	15—21	22—26
<i>Tanyptera atrata</i> L.	17.5—22	22—30

Таблица 3
Вторичнополовые отличия куколок *Dictenidia bimaculata* L.

Стернит брюшка	Количество шипов			
	тергалных		стернальных	
	♂	♀	♂	♀
I	2	2	0	0
II	3—4	2	0	0
III	3—4	4	0	2
IV	4	4	3—4	4
V	3—4	4	3—4	5
VI	3—4	4	4—5	5—6
VII	3—4	4—5	5	4—5
VIII	4	2	3—4	4
IX	4	2	2	0

Исключением служат лишь некоторые aberrантные виды с микроптерными самками, у которых последние могут быть значительно мельче, чем самцы. Хороший пример такого исключения — дальневосточный *Tipula mitophora* Al.: у этого вида длина тела самцов достигает 10—14 мм, тогда как у самок обычно не превышает 8.5—10 мм.

В противоположность общим размерам тела размеры усиков у самцов всегда больше, чем у самок. Так, у самца *T. flavolineata* Mg. усики, загнутые назад, далеко выступают за основание брюшка, обычно почти достигая середины его длины, а у самки едва достигают оснований крыльев; более короткие усики самца *T. oleracea* L. примерно достигают оснований крыльев, а у самки — едва выступают за основание переднегруди. Нередко самцы долгоножек отличаются от самок не только длиной усиков, но и количеством члеников их. Например, у ряда высокогорных и высокоширотных видов подрода *Oreomyza* (*T. glacialis* Pok., *T. austriaca* Pok., *T. hirsutipes* Lask. и др.), самки которых имеют нормальные для рода *Tipula* 13-члениковые усики, самцы характеризуются 14- или даже 15-члениковыми усиками. То же имеет место также у некоторых *Vestiplex* (*T. ambigua* Sav.). Даже в тех случаях, когда полимеризация усиков распространяется не только на самцов, но и на самок, у первых она всегда идет дальше, чем у вторых. Для примера можно привести *Tipula fragilicornis* Ried. и *Nephrotoma dorsalis* F., самцы которых имеют соответственно 17- и 19-, а самки — 16- и 15-члениковые усики (рис. 5, 2).

У ряда гребенчатоусых долгоножек половой диморфизм проявляется не в увеличении числа члеников усиков у самцов, а в уменьшении их числа у самок. Происходит это вследствие сращения двух или нескольких дистальных члеников, в связи с чем кажется, что усики состоят из меньшего числа их, чем фактически. Ложнодевяти-двенадцатичлениковые усики характерны для самок ряда *Dictenidia* и *Phoroctenia*, у самцов которых число члеников усиков, как нормально в семействе, равно 13.

Членики жгутика усиков у самок большинства палеарктических долгоножек простые, более или менее цилиндрические, а у самцов часто усложнены. В простейших случаях они несколько утолщены при основании и неглубоко вырезаны снизу (многие *Yamatotipula*, *Lunaticipula* и др.). Нередко проксимальные утолщения могут быть, однако, очень крупными, почти шаровидными (рис. 7, 6), а вырезы на нижней стороне члеников необычайно глубокими (многие *Vestiplex* и *Odonatisca*) и вырезана не только нижняя, но дистальная и верхняя поверхность их, в связи с чем жгуттик приобретает своеобразный волнистый характер (*Tipula kiritshenkoi* Sav., *T. mitchelli* Edw. и некоторые др.).

У самцов многих видов *Prionocera* отдельные членики жгутика вытянуты перед вершиной вниз в довольно крупные зубцевидные выступы, благодаря чему жгуттик имеет пильчатый вид (рис. 5, 1); у самок его пильчатость выражена гораздо слабее, а нередко лишь слегка намечена. Аналогичные различия в строении жгутика усиков самцов и самок свойственны также некоторым восточнопалеарктическим *Stenacroscelis* (группа «*serratus*»; рис. 204).

Особенно резко проявляется половой диморфизм в строении усиков в подсемействе *Stenophorinae*. Его самцы имеют гребенчатые усики, членики жгутика которых, начиная со 2-го, снабжены каждый парным (2, 4) или непарным (3) числом тонких боковых отростков (рис. 6, слева). У самок *Stenophorinae* таких отростков нет, но жгуттик или нерезко пильчатый, или четковидный, или неправильный (рис. 6, справа).

Часто самцы и самки долгоножек хорошо отличаются друг от друга также окраской усиков, которая у первых почти всегда несколько темнее, чем у вторых. Если усики в проксимальной части светлее, чем в дистальной, то у самок светлых проксимальных члеников обычно бывает на 1—2 больше, чем у самцов.

В строении головы существенной разницы между самцами и самками долгоножек в большинстве случаев нет. Изредка у микроптерных самок может от-

сутствовать лобный уступ, хорошо развитый у соответствующих самцов (*Tipula mitophora* Al.).

В целом для семейства самцы характеризуются более длинными крыльями, чем самки. У первых вершины крыльев обычно явственно выступают за вершину брюшка, у вторых — лишь достигают ее. Наиболее резко половой диморфизм в этом направлении проявляется у довольно многочисленных видов долгоножек с гипоптерными самками, крылья которых часто настолько укорочены, что едва выступают или не выступают за середину длины брюшка, или редуцированы до степени небольших чешуйковидных образований (многие *Savtshenkia*, *Pterelachisus* и *Vestiplex*, некоторые *Oreomyza* и *Lunaticipula*; рис. 76A).

Жилкование крыльев у самцов и самок долгоножек обычно более или менее однотипное, но у самцов в общем несколько стабильнее. Заметная разница в жилковании крыльев у полов до сих пор обнаружена лишь у некоторых видов восточноазиатского рода *Brithura*, у самцов которых имеются хорошо развитая жилка sc_1 и своеобразный угловидный излом костальной жилки на уровне $r-m$, отсутствующие у самок (рис. 212). Как очень редкое и курьезное проявление полового диморфизма в строении крыльев упомянем наличие у самцов некоторых неотропических *Tipula* (например, у южнобразильского *T. armatipennis* Al.) острого шипа в зоне крылового глазка, который у самок имеет обычное для семейства строение (Alexander, 1919a).

У видов, крыловая пластинка которых несет макротрихии, последние у самцов часто более многочисленны, чем у самок (*Nephrotoma saghaliensis* Al.); иногда крыловые макротрихии у самок плохо выражены или вообще отсутствуют.

У видов с мраморными и пятнистыми крыльями их рисунок у самок выражен обычно более четко, а светлые участки занимают большую площадь, чем у самцов. Известны, однако, и исключения, к числу которых из распространенных палеарктических видов относится, например, *Tipula crassiventris* Ried. На одноцветных крыльях крыловая лунка у самок обычно шире и длиннее, чем у самцов. Хорошими примерами этого служат *T. fascipennis* Mg. и ближайšie к нему виды, у самцов которых крыловой лункой заполнена лишь проксимальная половина, а у самок — практически вся поверхность ячейки M_3 . Самки темнокрылых видов рода *Pselliophora* часто отличаются от самцов наличием светлых продольных мазков или ядер в крыловых ячейках.

Случаи различной окраски крыльев у самцов и самок палеарктических долгоножек очень редки. Один из немногих примеров такого рода — *Tipula fulvipennis* Deg., у самок которого крылья ржавые, а у самцов — сероватые, в проходящем свете с явственным синеватым оттенком (примерно как у *T. irrorata* Msc.). Резко отличаются друг от друга по окраске крыльев самцы и самки *Stenophora elegans* Mg.; у первых крылья практически одноцветные, стекловидно-прозрачные, лишь со сравнительно узкой дымчатой каемкой на вершинных поперечных жилках позади глазка (как в группе «*pectinicornis*»); у вторых они в области глазка с очень крупным и контрастным дымчато-бурым пятном, которое занимает почти все вершинное радиальное поле, достигая в нем края крыла (примерно как в группе «*fastuosa*»).

На строение жужжалец половой диморфизм распространяется у долгоножек крайне редко, лишь у тех видов *Vestiplex*, самки которых характеризуются крайней степенью микроптеризма. Нормально развитые у самцов, у самок этих видов жужжалец модифицированы в небольшие кожные мешочки, лишенные явственно дифференцированной булавы.

Соответственно сравнительному развитию крыльев среднегруди, в которой заключены крыловые мышцы, у самцов долгоножек обычно массивнее и четче дифференцирована на отделы, чем у самок. У видов с гипоптерными самками разница, как правило, тем больше, чем выше степень гипоптерии. В ее крайних случаях у микроптерных самок наблюдается недоразвитие среднегруди, часто сопровождающееся частичной или даже полной редуkcией V-образного шва,

в связи с чем они становятся настолько непохожими на соответствующих самцов, что могут быть приняты за самостоятельные виды.

Темные прескутальные полосы выражены у самцов долгоножек часто лучше, чем у самок. Особенно это касается краевых каемок прескутальных полос, ко-

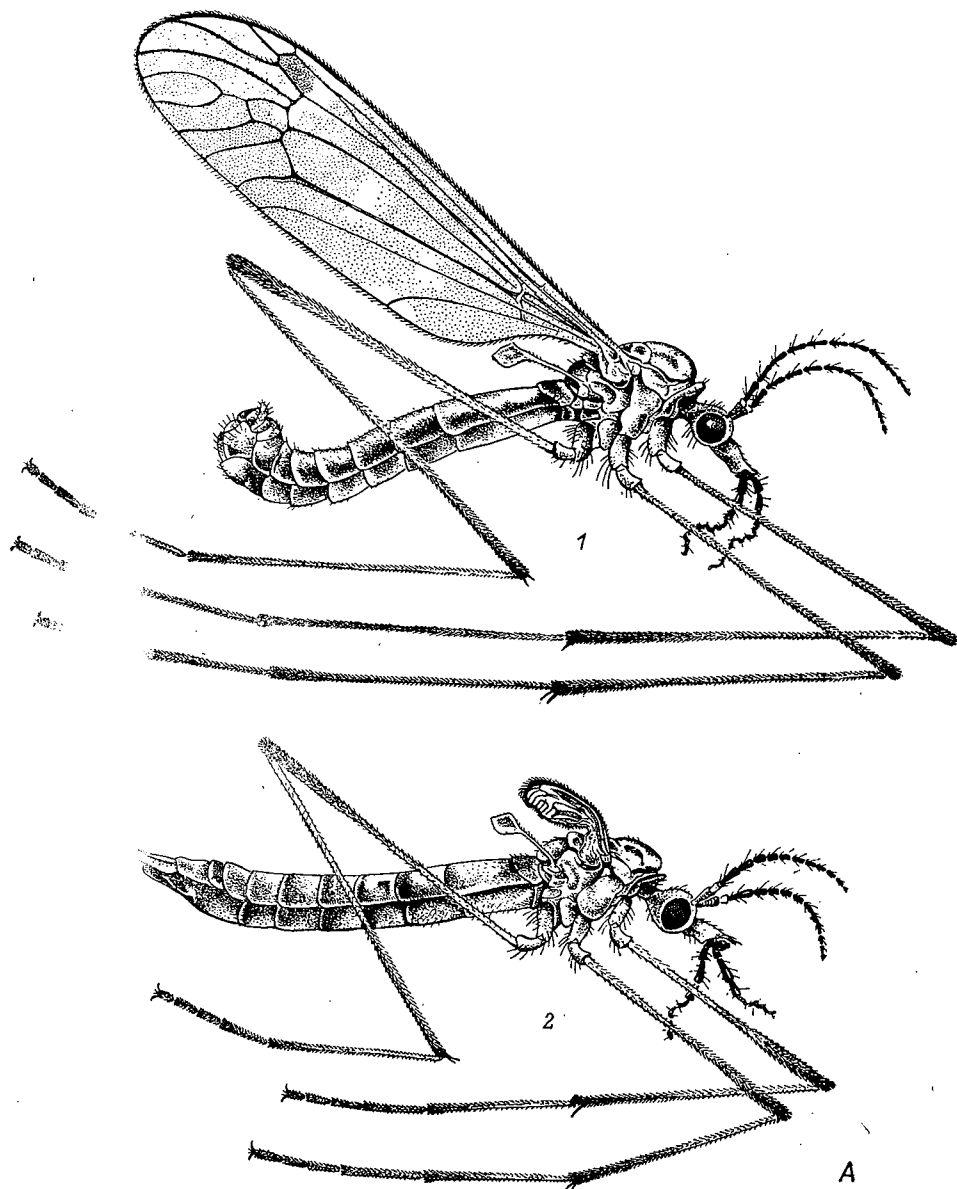


Рис. 76А. Диморфная долгоножка *Tipula (Savtshenkia) gimmerthali* Lask. По Савченко.
1 — голоптерный самец, 2 — микроптерная самка.

торые у самок иногда сильно сглажены, а то и вообще отсутствуют. Микроптерные самки по большей части отличаются от соответствующих самцов целиком редуцированными прескутальными полосами.

Волосистой покров среднегруди, включая щетинки в промежутках прескутума и на мезэпистернах, у самцов по большей части развит тоже лучше, чем у самок. У одного и того же вида самцы могут быть с явственно, а самки —

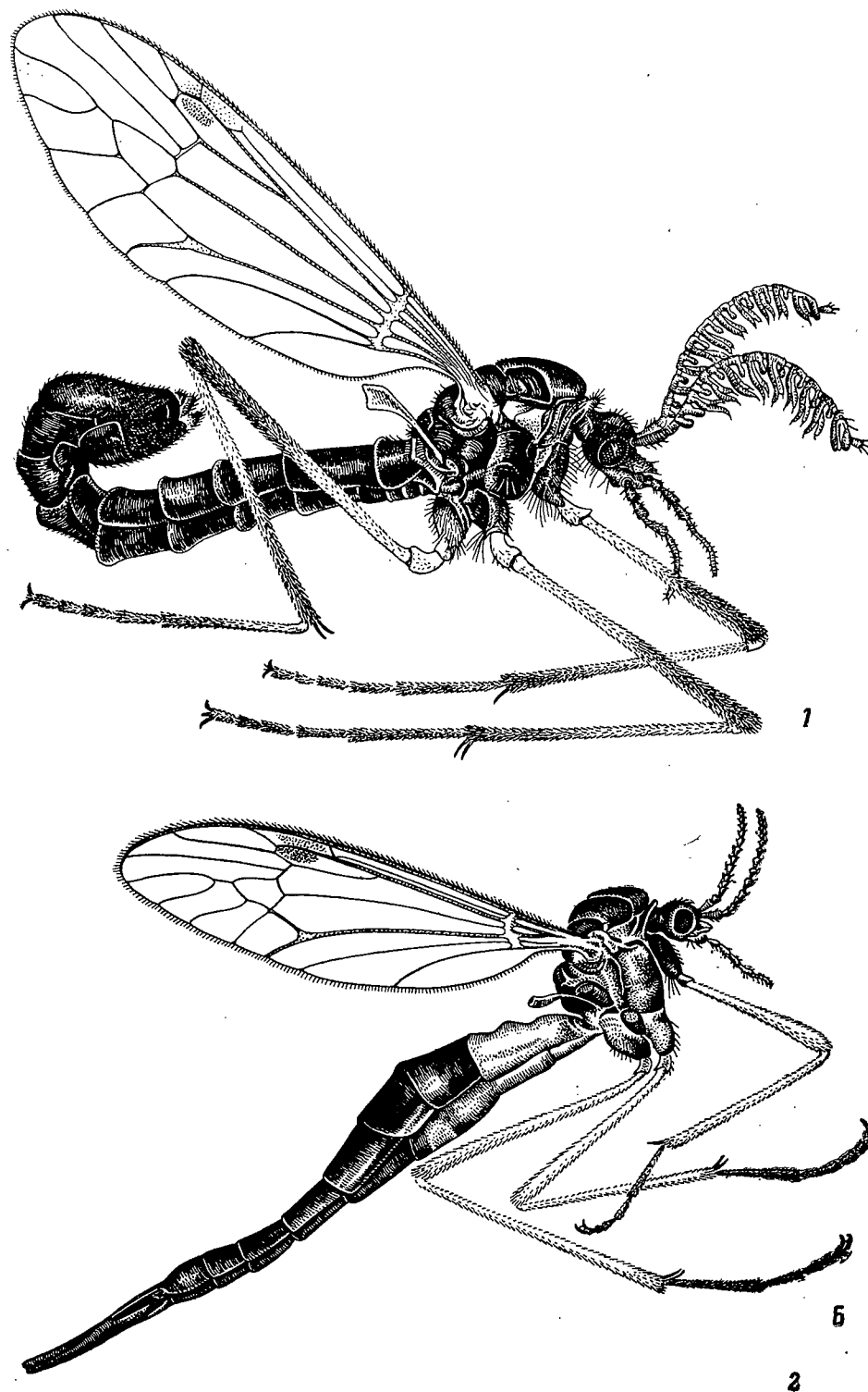


Рис. 76Б. Диморфная долгоножка *Tanyptra (s. str.) atrata* L. По Савченко (1) и Маннгеймсу (2).

1 — черный самец, 2 — красно-черная самка.

с неясственно или даже вовсе пропущенными мезэпистернами (*Tipula nubila* Sav., *T. hispida* Sav. и некоторые др.).

Ноги у самцов долгоножек в общем длиннее и тоньше, чем у самок. Особенно наглядно эта разница выступает у видов с брахи- и микроптерными самками, у которых явственно выражена тенденция к укорочению и утолщению ног. Между самцами и самками может быть также разница в длине разных пар ног. Так, по Боденгеймеру (Bodenheimer, 1924a), у самцов *Tipula paludosa* Mg. самые длинные задние ноги, за которыми следуют передние и лишь затем средние, а у самок — наоборот. Общей для самцов большинства долгоножек является и более темная окраска ног по сравнению с самками.

Частными случаями проявления полового диморфизма в особенностях ног долгоножек являются различия в строении и хетотаксии отдельных частей их. У некоторых видов *Stenophora* самцы отличаются от самок модифицированными задними бедрами, которые позади середины длины почти зубцевидно расширены или очень сильно утолщены (*S. nohirae* Mats.), а в проксимальной половине иногда несут бахромку довольно длинных и мягких щетинок, свободно свисающих вниз (*S. elegans* Mg. и др.). Реже у самцов необычайно сильно, почти булавовидно утолщены вершины задних голеней (*Ctenacroscelis clavipes* Al.).

Самкам отдельных видов долгоножек (*Tipula hirsutipes* Lack., *T. franzi* Mnnhs., *T. wrangeli* Stack., *T. lesnei* Pierre) свойственно «косматое» опушение голеней, покрытых длинными и жесткими торчащими щетинками; у самцов щетинки на голених обычные, полуприлегающие. Шпоры на голених и коготки на лапках ног у самцов часто длиннее и массивнее, чем у самок. Во многих систематических группах семейства при основании коготков самцов имеются зубце- или шиповидные выступы, которых у самок никогда не бывает.

По Остен-Сакену (Osten-Sacken, 1869), у самцов некоторых *Tipula* на границе между двумя дистальными члениками лапок имеется вырез, позволяющий вершинному членику подгибаться под предвершинный. По нашим исследованиям, такой вырез имеется, однако, и у самок, ввиду чего нет оснований считать его вторичнополовым.

Брюшко у самок долгоножек обнаруживает явственную тенденцию к физиогастрии и обычно значительно длиннее по сравнению с крыльями, чем у самцов; форма его не цилиндрическая, как у самцов, а скорее веретеновидная; вершина, у самцов нередко загнута вверх или даже вперед, у самок всегда более или менее прямая.

Чаще всего вторичнополовые отличия проявляются в окраске брюшка. Например, у типичных самцов *Tanyptera atrata* L. брюшко одноцветно-черное, а у самок — с широкой рыже-красной поперечной перевязью в проксимальной части (рис. 76Б). На брюшке самок *Nephrotoma crocata* L. и близких ему видов почти всегда на одну поперечную цветную перевязь больше, чем у самцов. Разница в рисунке и конфигурации спинных пятен брюшка мужских и женских особей имеется, кроме многих *Nephrotoma*, также у ряда гребенчатоусых долгоножек (роды *Stenophora*, *Pselliophora*, *Phoroctenia*). В некоторых систематических группах семейства брюшко самцов желтое или коричневато-желтое, а у самок желтовато-серое или серое (*Tipula hortulana* Mg., *T. pseudovariipennis* Cz., *T. cinereocincta* Lund. и др.).

Из всех вторичнополовых признаков долгоножек более или менее прямое отношение к акту оплодотворения имеют, по-видимому, лишь зубце- и шиповидные выступы при основании коготков самцов, которые, возможно, помогают последним прочнее удерживать самку при копуляции.

Косвенное отношение к воспроизводительным функциям имеет большая длина усиков у самцов по сравнению с самками. Как сенсорный орган усики играют большую роль при розыске самками самок. Именно в связи с этим наибольшее развитие усиков имеет место у самцов тех видов долгоножек, у которых в силу их экологических и других особенностей розыски самок особенно затруднены. Таковы, например, многие высокогорные и высокоширотные виды с гипоптерными самками, «жизненное пространство» которых ввиду их малой

подвижности ограничено до минимума (Савченко, 1955б, 1960б). Таковы, очевидно, и многие гребенчатоусые долгоножки, большая редкость и территориальная разобщенность которых в природе тоже предъясняют повышенные требования к способности самцов находить самок в целях воспроизводства вида.

Большинство вторичнополовых признаков долгоножек исторически выработалось, возможно, в связи с различной подвижностью самцов и самок. В частности, она несомненно явилась одной из основных причин, обеспечивающих самцу лучшее развитие крыльев и среднегруди.

Как более активные и подвижные, самцы долгоножек должны обладать и более интенсивным обменом веществ, чем самки. Поэтому в организме самцов пластические вещества расходуются главным образом как энергетические ресурсы, а не для накопления жировых резервов, как у самок, что отчасти и находит отражение в сравнительной массе тела обоих полов. Вследствие большей активности и подвижности самцы подвергаются соответственно и более многообразному и интенсивному воздействию факторов окружающей среды, чем самки. В поисках самок или оптимального для них сочетания внешних факторов они часто сменяют зоны жизни, подвергаясь при этом воздействию различных температур, влажности, инсоляции и пр., тогда как в пространственно более ограниченных зонах жизни самок на последних воздействуют и более постоянные, выравненные факторы среды. Очевидно, в связи с этим многие вторичнополовые признаки у самцов долгоножек носят в большинстве случаев менее узко специализированный характер, чем у самок.

В качестве вторичнополовых признаков самцы, например, часто сохраняют светлую окраску и обычное полуприлегающее опушение ног, свойственные в семействе более примитивным эвритоным формам, тогда как у самок вторичнополовыми становятся такие признаки, как потемнение окраски брюшка или косматое торчащее опушение ног, характерное для более специализированных и стеногольных форм семейства.

Особенно отчетливо различная степень специализации вторичнополовых признаков проявляется у тех видов долгоножек, самцы которых имеют нормально развитые, а самки — сильно редуцированные крылья, причем и в этом случае основными факторами, определившими развитие полового диморфизма в пределах вида, являются более высокая активность и относительная эвритоность самцов с одной стороны, и малая подвижность при сравнительной стеногопности самок, — с другой.

ОБРАЗ ЖИЗНИ

Биология долгоножек на разных фазах их развития резко различна. В этом отношении взрослые долгоножки могут быть противопоставлены преимагинальным фазам, так как первые живут в воздухе и на твердом субстрате, тогда как вторые — в твердой (почва, древесная труха и пр.), полужидкой (мокрая заболоченная почва) или даже жидкой среде (вода). Общей для долгоножек биологической чертой, не зависящей или мало зависящей от специфики отдельных фаз их развития, является более или менее четко выраженная гигрофильность (Barnes, 1925; Rogers, 1933, 1942; Савченко, 1966а), которая исторически определила направление эволюции и основной облик не только этого семейства, но и вообще всех Tipuloidea в процессе их обособления в самостоятельное, морфологически и биологически хорошо очерченное надсемейство длинноусых двукрылых.

ИМАГО

Б и о т о п ы. Взрослые долгоножки обитают в самых различных биотопах за исключением песчаных пустынь и покрытых сплошными снежниками или ледниками высокогорий и территорий высоких широт. С экологической точки

зрения их следует, однако, считать преимущественно дендрофильными насекомыми (Савченко, 1966а).

По ориентировочным подсчетам, в большей части Палеарктики, включая и СССР, численно преобладают виды долгоножек, связанные экологически с лесными биотопами, характеризующимися по сравнению с открытыми пространствами более высокой и устойчивой влажностью и менее резкими суточными и сезонными колебаниями температуры воздуха. Например, в Ленинградской обл. РСФСР в лесных биотопах встречается около 65% (Штакельберг, 1951), а в УССР — даже до 84% всех местных видов семейства (Савченко, 1966а). Свыше 60% их приурочено к лесам также в Англии, Нидерландах, Италии и Румынии. Ни в одной из европейских стран индекс дендрофильности семейства, по-видимому, не опускается ниже 54—55%. По данным автора (Савченко, 1960а; Луппова, Савченко, 1966), он не ниже или даже выше в странах Юго-Вост. провинции Сычуань и Юньнань в Китае) и Ср. Азии (Таджикистан).

В пределах бореальной зоны Палеарктики дендрофильность долгоножек повышается по мере продвижения с севера на юг, что может быть объяснено их уходом под полог древесных насаждений в связи с аридизацией условий существования отдельных видов семейства, обитающих при более благоприятном режиме влажности на открытых пространствах. Для примера можно указать *Tipula affinis* Schum., который в Ленинградской обл. встречается на лугах (Штакельберг, 1951), а на Украине — только в старых сомкнутых древесных насаждениях (Савченко, 1966а).

К числу характерных обитателей лесных биотопов относятся все палеарктические гребенчатоусые (Stenophaginae) и нитконогие (Dolichopezinae), а также многие мутовчатоусые долгоножки, включая большинство видов рода *Nephrotoma* Mg. и подродов *Schummelia* Edw., *Formotipula* Mats., *Savtshenkia* Mnhhs., *Acutipula* Al., *Mediotipula* Pierre, *Beringotipula* Sav., *Pterelachisus* Rond., *Oreomyza* Pok., *Lunatipula* Edw., *Vestiplex* Bezzi и *Dendrotipula* Sav. из рода *Tipula* L.

Из различных типов лесов долгоножки отдают явное предпочтение лиственным (Brauns, 1951; Савченко, 1966а), особенно если в них преобладают более влаголюбивые широколиственные древесные породы. Поэтому в Палеарктике наиболее богаты долгоножками широколиственные леса, занимающие большие площади в Юго-Восточной Азии и в частности на юге советского Приморья, а островками реликтового характера также в горных районах Ср. Азии, в Закавказье и европейском Средиземноморье.

Несколько беднее фауна долгоножек в смешанных и влажных еловых, лиственничных и пихтовых лесах с развитым лиственным подлеском. Для них характерно большинство представителей таежного экологического комплекса, например, ряд видов *Tipula* из подродов *Yamatotipula* Mats. (*T. coerulescens* Lack.), *Savtshenkia* (*T. limbata* Ztt.), *Pterelachisus* (*T. luridirostris* Schm., *T. pseudoirrorata* Goetgh.) и *Lunatipula* (*T. circumdata* Siebke). На последнем месте по заселенности долгоножками стоят чистые, сухие, хорошо освещенные сосновые боры. Тут чаще других встречается *Tipula scripta* Mg., а в более северных районах европейской части СССР, по данным Лакшевица (Lackschewitz, 1936), также *T. wahlgreni* Lack. и *T. transbaicalica* Al. (= *sintenisii* Lack.).

В условиях достаточного увлажнения многие дендрофильные долгоножки могут обитать, кроме естественных лесов, также в искусственных насаждениях — лесопарках, садах, полезащитных лесополосах и в зарослях кустарников, где видовое разнообразие их, однако, значительно меньше.

На открытых пространствах основным местом концентрации долгоножек служат заболоченные и сырые луга, особенно торфяные. К луговым биотопам обычно бывает приурочено от 10—19 до 28—30% видов семейства, входящих в состав местной фауны. В отличие от дендрофильных форм, болотные и луговые долгоножки многочисленнее на севере бореальной подобласти Палеарктики. Если, например, в Ленинградской обл. и Финляндии к числу болотных и луговых может быть отнесено соответственно 26 и 29% всех известных там видов

долгоножек, то на Украине количество их снижается до 19, в Румынии — до 18, в Италии — до 12 и в Греции — даже до 10%.

Наиболее типичными обитателями заболоченных и сырых лугов являются виды рода *Prionocera*, *Nigrotipula nigra* L., виды рода *Tipula* из подродов *Platytipula* Mats., *Yamatotipula*, *Angarotipula* Sav., *Arctotipula* Al. и *Tipula* s. str., отдельные *Lunatipula* (*T. vernalis* Mg.), а также некоторые виды рода *Nephrotoma*, например *N. maculata* Mg. и *N. lindneri* Mnhhs.

На пойменных лугах, ежегодно подвергающихся затоплению паводковыми водами, долгоножки весьма многочисленны (Крышталь, 1956), что объясняется неспособностью их личинок сохранять жизнеспособность под водой дольше нескольких дней. На европейской территории СССР в пойменных условиях чаще других встречается *Tipula czizzei* de Jong, зимующий в более устойчивой к затоплению фазе яйца, а из видов, зимующих в личиночной фазе, — *Nigrotipula nigra* L. и *Nephrotoma scalaris* Mg., особенно характерные для торфяных лугов.

Сухие луга мало пригодны для жизни долгоножек, потребность которых во влаге не может быть тут удовлетворена. В Средиземноморье и южных районах бореальной подобласти Палеарктики на сухих лугах долгоножки либо вовсе отсутствуют, либо встречаются лишь единично и притом обычно случайно, вследствие залета или заноса ветром из расположенных вблизи более влажных биотопов. Несколько большее количество видов семейства (до 4—8%) заселяет сухие луга в северных районах бореальной подобласти Палеарктики (Ленинградская обл., Финляндия), где в связи с избыточным увлажнением почвы на открытых луговых пространствах условия для развития долгоножек бывают часто даже более благоприятными, чем под пологом древесных насаждений. В этой зоне на сухих лугах обычнее других желтые мезофильные виды подрода *Lunatipula* из рода *Tipula* (*T. peliostigma* Schum., *T. affinis* Schum.). Облигатных обитателей сухих лугов, которые бы не встречались в других биотопах, среди европейских долгоножек, по-видимому, нет. В азиатской фауне к числу их, возможно, относятся некоторые *Nephrotoma* (*N. stackelbergi* Sav., *N. rubriventris* Sav., *N. erebus* Al.), характерные для степных биотопов безлесной восточной части Горного Алтая, Тувы и сев. Монголии.

С высокогорными альпийскими и субальпийскими лугами на западе Палеарктики связаны также лишь немногие специализованные виды долгоножек, удельный вес которых в региональных фаунах не превышает, например, в УССР — 3—4%, а в Центр. и Южн. Европе (где он достигает максимума) — 8—13%. Для высокогорных лугов характерны главным образом представители мезофильных и ксерофильных подродов *Pterelachisus*, *Oreomyza* и *Vestiplex* из рода *Tipula*, например *T. bertei* Rond., *T. mayerdurii* Egg., *T. glacialis* Pok., *T. irregularis* Pok., *T. excisa* Schum., *T. excisoides* Al., *T. hemiptera* Mnhhs. и ряд других видов из группы «*excisa*», а также *T. pallidicosta* Pierre из группы «*scripta*» и *T. cisalpina* Ried., *T. hemapterandra* Bezzi и *T. saccai* Mnhhs. из группы «*nubeculosa*», встречающиеся в фитоассоциациях рододендрона.

За ксерофильными видами подрода *Vestiplex* Bezzi доминирующая роль сохраняется также на субальпийских лугах Центр. и Ср. Азии. Как исключение, отдельные виды этого подрода, например тьянь-шаньский *T. kashkarovi* Stack., встречаются даже в холодных высокогорных полупустынях, поросших подушками *Syboldia* (Штакельберг, 1944).

С песчаными пустошами и дюнами связаны немногие виды долгоножек. Как в европейской, так и в азиатской части Палеарктики для песчаных биотопов особенно характерны виды подрода *Odonatisca* Sav., в том числе *Tipula juncea* Mg., *T. pribilofensis* Al. и др. Облигатными псаммофилами являются также некоторые виды рода *Nephrotoma*, в частности *N. submaculosa* Edw. и *N. flavescens* L. (Mannheims, 1950, 1951; Hemmingsen, 1952).

Небольшая группа долгоножек связана экологически с берегами различных, преимущественно небольших проточных водоемов. У рек и ручьев обычны, например, многие *Yamatotipula* (*T. lateralis* Mg., *T. montium* Egg.,

T. couchai Tonn., *T. solstitialis* Westh.), а у непересыхающих стариц в долинах более крупных рек — *Tipula lucifera* Sav. и *Nephrotoma rossica* Ried. Преимущественно вблизи холодных горных ключей летает крупный мраморнокрылый *Tipula saginata* Bergr. (Lindner, Mannheims, 1956).

В таком специфическом биотопе, как пещеры, долгоножки встречаются лишь случайно, в связи с залетом. Здесь зарегистрированы пока только представители рода *Nephrotoma*, в частности *N. cornicina* L. и *N. quadrifaria* Mg. (Wolf, 1936). Обязательных троглобионтов в семействе, по-видимому, нет.

Довольно частое явление — смена долгоножками биотопов, которая может происходить как во времени, так и в пространстве. В обоих случаях она обусловлена, однако, единой тенденцией к сохранению отдельными видами семейства специфической для них экологической валентности.

Смену биотопов во времени автор наблюдал, например, в окр. Киева у *Tipula obsoleta* Mg. Будучи типичным дендрофилом, этот вид в обычных условиях встречается только во влажных лиственных и смешанных лесах, но в сырые периоды, когда в течение 2—3 лет количество осадков превышает летом среднюю норму, выходит из-под полога леса на открытые луговые пространства. С наступлением сухого периода *T. obsoleta* Mg. снова возвращается в леса.

Наглядным примером широтной смены биотопов в пространстве служит упоминавшийся выше *T. affinis* Schum., встречающийся на юге своего ареала в лесах, а на севере его — преимущественно на лугах. Смена биотопов по вертикали наблюдается, например, у *T. cheethami* Edw., который в равнинах Англии на высоте 50—132 м над ур. м. обитает только в условиях достаточного затенения под пологом древесных насаждений, а в горах — на открытых, хорошо освещенных пространствах (Бруссе, 1956). По данным автора, сходно ведет себя также *T. truncorum* Mg., в лесостепных районах Украины встречающийся исключительно в лесах, а в Вост. Карпатах — преимущественно на субальпийских лугах.

Характером распределения долгоножек по основным биотопам определяется численное соотношение видов семейства в различных ландшафтных зонах Палеарктики, и в частности СССР. Соответственно наиболее богата долгоножками лесная зона Советского Союза, а к югу и северу от нее численность видов семейства почти в равной мере снижается.

Например, из 119 видов долгоножек, найденных автором в пределах Украины, в лесных районах республики встречается не менее 113, или 95%, а в степи — всего 22, или 18% от их общего числа. Из последних более или менее характерными для степной зоны могут условно считаться лишь 5 видов (4%), да и они являются «степными» только в географическом, а не в экологическом смысле, так как одни из них, например *Tipula borysthenica* Sav. и *T. soosi* Mnnhs., встречаются тут исключительно в байрачных лесах, полевых лесополосах и зарослях кустарников, а другие (*T. orientalis* Lack. и *Nephrotoma rossica* Ried.) — преимущественно в более влажных подах и других понижениях микрорельефа (Савченко, 1966а).

Сходная закономерность прослеживается и на севере европейской территории СССР. Если, например, в Ленинградской обл., которая вся расположена в лесной зоне, долгоножки представлены 80 видами, то в лесотундре и тундре Мурманской и Архангельской областей их всего 33 вида, т. е. почти в 2.5 раза меньше.

Видовое разнообразие долгоножек в зоне тундр уменьшается, однако, не так сильно, как в степях, что объясняется наличием тут больших площадей болот, с которыми связаны все местные виды рода *Prionocera* и такие виды рода *Tipula*, как, например, *T. invenusta* Ried., *T. postposita* Ried., *T. moesta* Ried., *T. freyana* Lack., *T. lionota* Holm, *T. tumidicornis* Lund., *T. salicetorum* Sieb. и *T. lachschevitzii* Mnnhs., эндемичные для высоких широт. С другой стороны, как и в степной зоне, почти треть встречающихся в тундре долгоножек обитает в экстремальных биотопах, в частности на сравнительно сухих каменистых россыпях на склонах южной экспозиции. К этим биотопам приурочены из вы-

сокопиротных видов, в частности, все мезо- и умеренно ксерофильные *Pterelachisus*, *Oreomyza*, *Vestiplex* и *Lunatipula*, включая *T. middendorffi* Lack., *T. hirsutipes* Lack., *T. tristriata* Lund., *T. excisa* Schum., *T. excisoides* Al., *T. arctica* Curt., *T. trispinosa* Lund.

Сезонные аспекты. Лёт долгоножек происходит в течение всего теплого периода года, когда дневные температуры воздуха выше нуля; ночные заморозки ему не препятствуют. Во второй половине сентября 1961 года автор наблюдал в районе горы Пожежевской (Вост. Карпаты) интенсивный лёт *Tipula gimmerthali* Lack., *T. subinvenusta* Sav. и ряда других осенних видов долгоножек после ночных заморозков, сопровождавшихся снижением температуры у поверхности почвы до -3 , -4° .

В общем, продолжительность лётного периода долгоножек пропорциональна продолжительности вегетационного периода, но обычно немного короче его, так как вылет весенних видов семейства всегда несколько запаздывает по сравнению с началом развития растительности. В зависимости от широты и долготы местности долгоножки встречаются: в Вост. (УССР) и Центр. Европе (окр. Бонна) — примерно в течение 6.5 месяцев, в сев.-вост. (Ленинградская обл.) и сев.-зап. Европе (Англия, Пеннины) — около 5.5 месяцев, на Дальнем Востоке (Амуро-Зейское междуречье) — до 4.5 и в Туве — около 3.5—4 месяцев.

На территории СССР наиболее продолжительный лёт долгоножек, лишь немного не достигающий 8 месяцев, отмечен в Таджикской ССР, а самый короткий, немного более 2.5 месяцев (рис. 77), — на Крайнем Севере, где он отличается чрезвычайной напряженностью, обусловленной необходимостью максимального использования долгоножками теплого периода для размножения и развития потомства (Стебаев, 1962).

При продвижении с юга на север СССР весеннее появление долгоножек наблюдается: в Таджикистане — во 2-й декаде марта, в лесостепной зоне УССР — в середине апреля, в Ленинградской обл. — в начале мая, а на севере Архангельской и Мурманской областей — с первой половины июня. Его смещение на более поздние сроки отмечено также на Дальнем Востоке: например, в Амуро-Зейском междуречье оно приурочено ко 2-й половине мая, т. е. происходит на две с лишним недели позже, чем в Ленинградской обл., хотя она и расположена примерно на $8-9^{\circ}$ севернее. Причин этого, по-видимому, две: свойственная

Таблица 4

Колебание обилия видов долгоножек по сезонам (в %) ¹

Географический район	Месяц									Источник
	III	IV	V	VI	VII	VIII	XI	X	XI	
Таджикская ССР	22	33	63	89	74	59	37	30	—	Луппова, Савченко, 1966
Вост. Европа (лесная зона УССР)	—	25	58	57	39	19	7	7	3	Савченко, 1966а
Центр. Европа (окр. Бонна)	—	24	60	83	59	23	17	13	—	Mannheims, 1950, 1951
Сев.-вост. Европа (Ленинградская обл.)	—	—	23	61	59	43	13	1	—	Штакельберг, 1951
Сев.-зап. Европа (Англия — Пеннины)	—	—	35	35	10	20	25	20	—	Coulson, 1959
Полярная Европа (Архангельская и Мурманская обл. РСФСР)	—	—	—	58	84	47	5	—	—	Ориг. данные
Вост. Сибирь (Тува)	—	—	10	31	45	21	9	—	—	Савченко, Виолович, 1966
Дальний Восток (Амуро-Зейское междуречье)	—	—	14	64	60	26	7	—	—	Зиновьев, Савченко, 1962

¹ За 100% принято общее количество видов в региональной фауне.

Приамурью холодная и сухая весна, а также более сильное промерзание почвы и ее замедленное оттаивание на Дальнем Востоке по сравнению с европейской частью СССР (Зиновьев, Савченко, 1962).

На время прекращения лёта долгоножек осенью широта влияет меньше. В большей части Европы долгоножки исчезают в течение октября, а в отдельные годы с теплой затяжной осенью даже в начале ноября. В более ранние сроки — уже в сентябре — лёт долгоножек прекращается на Крайнем Севере европейской части СССР и на Дальнем Востоке.

Сезонные колебания численности видов долгоножек иллюстрируют в географическом разрезе рис. 77 и данные табл. 4. На большей части европейской территории СССР, а также в Центр. Европе и на юге Ср. Азии видовое обилие долгоножек плавно нарастает с весны к лету, повсеместно

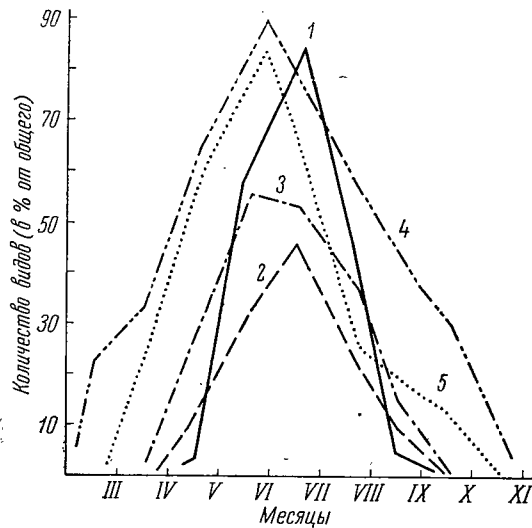


Рис. 77. Сезонная динамика видового обилия долгоножек в различных географических зонах Палеарктики.

1 — европейская тундра, 2 — Тувинская АССР, 3 — Ленинградская обл., 4 — Таджикская ССР, 5 — Центральная Европа (Бонн).

достигая максимума в июне, а затем так же плавно снижается к осени. При этом между ранне- и позднеосенними периодами обычно наблюдается кратковременный провал, когда долгоножки почти отсутствуют или представлены всего 1—2 видами.

Иная картина имеет место в высоких широтах, с одной стороны, и в некоторых горных районах крайнего запада Европы — с другой. Так, в тундрах Архангельской и Мурманской областей в очень сжатые сроки появляется более половины всех местных видов семейства, а уже через месяц число их достигает максимума, причем в дальнейшем происходит такое же быстрое затухание лёта, который практически прекращается уже в сентябре. В Пеннинских горах (Англия), климат которых приближается к субарктическому (Coulson, 1959), долгоножки представлены максимумом видов также уже в самом начале лёта; к середине лёта их видовое обилие не увеличивается, как обычно, а, напротив, резко снижается и затем снова возрастает, оставаясь на более или менее одинаковом уровне до конца летнего периода. Летний максимум, следовательно, вообще выпадает, что объясняется, по-видимому, двумя обстоятельствами: обусловленным экологическими факторами отсутствием здесь большинства летних центральноевропейских видов долгоножек, с одной стороны, и обусловленным географическим фактором отсутствием также субарктических видов семейства, летающих тоже летом, — с другой.

Интересно, что в различных биотопах сезонные колебания обилия видов имеют неодинаковый характер. При достаточной обеспеченности влагой они проходят более плавно, чем при ее дефиците. Так, в Амуру-Зейском междуречье во влажных березовых и смешанных лесах, в ерниках и на заболоченных лугах в течение большей части вегетационного периода одновременно летает от 9 до 13, а в сухих смешанных и дубовых лесах — всего 3—6 видов семейства (Зиновьев, Савченко, 1962).

Для различных сезонных аспектов в лесной зоне центральной и восточной Европы характерны следующие виды и экологические группы долгоножек (Савченко, 1966а).

Ранней весной лёт начинают некоторые бивольтинные гигрофильные виды рода *Tipula* из группы «*lateralis*» (*T. couckeii* Tonm., *T. solstitialis* Westh., *T. lateralis* Mg.), а также умеренно мезофильные *T. oleracea* L. и *Nephrotoma pratensis* Mg.

В разгар весны появляются все гигрофильные и умеренно мезофильные виды рода *Tipula*, включая *T. coerulea* Schum. (подрод *Yamatotipula*), *T. tenuicornis* Schum., *T. maxima* Poda и *T. luna* Westh. (подрод *Acutipula*), *T. macrocera* Ztt. и *T. subnodicornis* Ztt. (подрод *Savtshenkia*), *T. hortulana* Mg. и *T. variipennis* Mg. (подрод *Pterelachisus*), *T. variicornis* Schum. (подрод *Schummelia*) и *T. nubeculosa* Mg. (подрод *Vestiplex*), а также многие виды родов *Tanyptera* Latr., *Stenophora* Mg. и *Prionocera* (*P. subserricornis* Ztt., *P. pubescens* Lw., *P. turcica* F.).

Летний период характеризуется летом преимущественно более мезофильных и умеренно ксерофильных видов рода *Tipula* из подродов *Lunatipula* (*T. lunata* L., *T. soosi* Mnnhs., *T. peliostigma* Schum., *T. selene* Mg. и др.) и *Vestiplex* (*T. scripta* Mg., *T. rubripes* Schum. и др.), а также *Nigrotipula nigra* L. и большинства видов мезофильного рода *Nephrotoma* (*N. quadristriata* Schum., *N. scurra* Mg., *N. dorsalis* F., *N. analis* Mg. и др.). В конце лета вновь появляются бивольтинные *Tipula couckeii* Tonm., *T. solstitialis* Westh., *T. lateralis* Mg.

Наиболее беден долгоножками раннеосенний период, когда, кроме второго поколения только что перечисленных видов рода *Tipula* и некоторых *Nephrotoma*, на влажных, преимущественно торфяных лугах, летает еще *Tipula radulosa* Mg.

Для поздней осени характерен специфический комплекс гигрофильных долгоножек рода *Tipula* из подродов *Savtshenkia* и *Platytipula*, погибающих лишь с наступлением устойчивых холодов в ноябре (Cuthbertson, 1929). Только поздней осенью летают, например, *T. obsoleta* Mg., *T. signata* Staeg., *T. interserta* Ried., *T. melanoceros* Schum., *T. autumnalis* Lw. и другие родственные им виды, а также крупный *T. czizeki* de Jong.

На Дальнем Востоке для различных сезонных аспектов характерны в основном те же экологические группы семейства, что и в европейской части СССР, но представленные по большей части эндемичными для местной фауны видами. Это же касается Ср. Азии с той лишь разницей, что тут весеннему аспекту свойственны еще виды рода *Tipula* из восточноазиатского подрода *Bellardina* Edw., а осенний аспект, по-видимому, вообще выпадает или во всяком случае настолько слабо выражен, что до сих пор не обнаружен.

Лёт весенних и летних видов начинается тем позже, чем севернее расположено место наблюдений. Этот разрыв между Ленинградом, расположенным примерно под 60° с. ш., и Киевом, расположенным под 51° с. ш., определяется примерно в две недели. По Маннгеймсу (Mannheims, 1950, 1951), *Tipula juncea* Mg. появляется в Центр. Европе (окр. Бонна) около 10 мая, а в Северной (Фенноскандия) — на 2—3 недели позже. В Южн. Европе (юг Италии и Испании) по сравнению с ее центральными районами лёт одних и тех же видов семейства начинается тоже на 2—3 недели раньше. Приблизительно можно считать, что каждому градусу широты соответствует разница в сроке вылета долгоножек, равная 1—2 дням.

Как заметил еще Маннгеймс, указанная закономерность, в основе которой лежит, очевидно, экологическое правило суммы эффективных температур, не сохраняется в отношении осенних видов долгоножек, которые на севере их ареала появляются не позже, как этого можно было бы ожидать, а раньше, чем на юге (табл. 5). При этом разница в сроках их появления может достигать 3—4 и более недель, т. е. значительно превышает широтный разрыв в сроках появления весенних и летних видов семейства. Поскольку преимагинальные фазы долгоножек большую часть года проводят в почве, под подстилкой или в подушках мха, а также в древесной трухе, куда дневной свет практически не проникает, то очевидно, что фотопериодизм, имеющий большое значение в развитии открыто живущих насекомых, в данном случае не может играть решающей роли.

Таблица 5

Широтный разрыв в сроках появления осенних видов долгоножек

Вид	Начало лета ¹		Разница (в днях)
	Киевская обл. (ориг. данные)	Ленинград- ская обл. (Шта- гельберг, 1951)	
<i>Tipula luteipennis</i> Mg.	18 сентября	27 августа	22
<i>T. melanoceros</i> Schum.	22 сентября	21 августа	31
<i>T. autumnalis</i> Lw.	21 сентября	1 сентября	20
<i>T. obsoleta</i> Mg.	28 сентября	3 сентября	25
<i>T. signata</i> Staeg.	8 сентября	13 августа	26
<i>T. interserta</i> Ried.	28 сентября	4 сентября	24
<i>T. czizeki</i> de Jong	3 октября	17 сентября	16

¹ По средним из многолетних данных.

Более вероятно поэтому предположение, что на юге их ареалов развитие личиночной фазы осенних видов долгоножек под влиянием избытка тепла и дефицита влаги временно приостанавливается, т. е., что у них наступает факультативная летняя диапауза, которая на севере ареала или отсутствует, или хотя бы проходит в более сжатые сроки. Очевидно, по этой причине ускоренный вылет осенних видов долгоножек наблюдается и на востоке Палеарктики. Так, в Туве осенний *Tipula interserta* Ried. появляется почти на месяц раньше, чем на юге украинского Полесья (Савченко, Виолович, 1967).

В горных местностях сроки лета долгоножек в значительной мере зависят от экспозиции склонов и высоты. По наблюдениям автора, на северных склонах Карпат весенний комплекс долгоножек появляется на 2—3 недели позже, чем на южных: в первом случае в конце, а во втором — в начале мая. По срокам появления весенних и отчасти летних видов семейства северные склоны Карпат расположены примерно на одной изофене с Прибалтикой, а южные — с лесостепными районами центра УССР.

Роль высотного градиента иллюстрируют следующие примеры. *Tipula subnodicornis* Ztt. на равнинах Чехословакии начинают летать уже в апреле, а в Татрах на высоте 1750 м над ур. м. — только в июне (Slipka, 1948). То же отмечено в Украинских Карпатах для поясов 540—650 м над ур. м., с одной стороны, и 1600—1800 м над ур. м. — с другой (Савченко, 1966д). В Таджикистане *Nephrotoma cornicina* L. появляется в окр. Душанбе на высоте 824 м над ур. м. в конце мая, а в Хорго на высоте 2080 м над ур. м. — только в конце июня — начале июля (Луппова, Савченко, 1966). Осенние виды семейства появляются в горах, однако, тоже раньше, чем в долинах. Так, осенний *Tipula luteipennis* Mg., летающий в окр. Киева со второй половины сентября, в Карпатах на высоте от 700 до 1300 м над ур. м. встречается уже в конце августа, т. е. в то же время, что и под Ленинградом. Коулсон (Coulson, 1962) отмечает, что в Пеннинских горах *Tipula paludosa* Mg. появляется значительно раньше, чем на равнинах Англии.

Сезонные колебания абсолютной численности летающих особей долгоножек имеют несколько иной характер, чем колебания обилия видов. В этом случае максимум определяется фенологическими особенностями видов семейства, численно доминирующими в районе наблюдения. Обычно это наиболее распространенные, в том числе вредные виды, склонные к массовым размножениям. Например, в Белорусской ССР, по наблюдениям Кипенварлиц (1939), в течение вегетационного периода численность летающих особей долгоножек достигает максимума дважды: первый раз в начале июня за счет *T. variipennis* Mg. и вторично в начале августа за счет *T. paludosa* Mg. В южных лесостепных районах УССР, где особенно распространены желтые *Tipula* из подрода *Lunatipula* Edw., первый максимум лета долгоножек обычно сдвигается на вторую поло-

вину июня, а в Англии (Пеннинские горы), где численно преобладает *T. subnodicornis* Ztt., — на середину мая.

Особенности лета. Продолжительность лета отдельных видов долгоножек колеблется в весьма широких пределах. В среднем она равна 1—1.5 месяцам, но у ряда видов может достигать 2—3 и более месяцев. Очень продолжительным летом характеризуются, например, *Prionocera turcica* Lw., *P. subserricornis* Ztt., *Tipula pruinosus* Wied., *T. lunata* L. и *T. fascipennis* Mg., *T. fulvipennis* Deg., *T. scripta* Mg., *Nigrotipula nigra* L., *Nephrotoma scalaris* Mg., *N. cornicina* L. и *N. rossica* Ried. С другой стороны, отдельные виды, включая *Dolichocheza nitida* Mik, *Tipula coerulescens* Lack., *T. hummeli* Staeg. и *T. juncea* Mg., летают обычно не более 20—30 дней.

Более продолжительный лет свойствен, по-видимому, летним, а укороченный — весенним и осенним видам долгоножек (Coulson, 1959). Предположительно это можно объяснить растянутостью выхода взрослых насекомых из куколок в летнее время, когда почва хуже обеспечена влагой, чем весной и осенью. У особо засушливые годы продолжительность лета летних видов семейства, однако, резко сокращается, так как в связи с острым дефицитом влаги значительная часть личинок и куколок погибает, не успев закончить развития.

Кроме фактора времени, на продолжительность лета отдельных видов долгоножек определенное влияние оказывает также специфика различных биотопов. Так, в Амуро-Зейском междуречье, в достаточно увлажненных биотопах типа ерников, заболоченных лугов и сырых березовых лесов долгоножки летают значительно дольше, чем в более сухих биотопах типа дубрав и открытых, хорошо дренированных и освещенных пространств. В первом случае лет продолжительнее от 1.5—2 до 3 и более месяцев, а во втором обычно не превышает 1.5 месяцев (Зиновьев, Савченко, 1962).

Как это видно из рис. 78, численность особей в популяциях отдельных видов долгоножек в начале лета последних быстро нарастает, а затем медленно и плавно снижается. Например, около $\frac{2}{3}$ от общего запаса *Tipula subnodicornis* Ztt. в природе появляется обычно в течение первых 11 дней его лета, продолжающегося более месяца, а у *T. paludosa* Mg., летающего около 2 месяцев, в течение первых 23 дней (Coulson, 1962). Период массового лета этих двух видов долгоножек составляет, таким образом, всего около $\frac{1}{3}$ от его общей продолжительности.

В общем, лет долгоножек ослабевает тем скорее, чем менее благоприятны для них условия внешней среды. Так, снижение в течение суток относительной влажности воздуха с 89 до 59% при одновременном увеличении количества часов солнечного сияния с 7.6 до 13.4 часа обуславливает, за счет более быстрого расходования организмом резервных питательных веществ и интенсификации испарения воды, рост естественной смертности долгоножки *T. subnodicornis* Ztt. с 39—58 до 77—88% (Coulson, 1962).

Суточный ритм лета отдельных видов долгоножек всецело определяется их экологическим типом. Общей для семейства в целом является лишь потеря активности его представителями в раннеутренние часы, когда температура воздуха снижается до точки выпадения росы. В это время мокрые оцепеневшие долгоножки беспомощно висят среди травы или в кустах. Активизация их происходит летом обычно между 7 и 8 часами утра, когда роса начинает сходить.

По характеру суточного лета всех долгоножек можно ориентировочно подразделить на две группы: «дневных» и «сумеречно-ночных».

Примером дневного вида служит весенний *T. subnodicornis* Ztt., лет которого, начинаясь утром, продолжается в течение всего дня и заканчивается лишь в сумерки. Интенсивность лета этого вида прямо пропорциональна количеству часов солнечного сияния в течение дня (рис. 79). Однако назвать его гелиофилом нельзя, так как максимума количества летающих особей достигает у него обычно в утренние и предвечерние часы, а не тогда, когда солнце стоит в зените.

Сумеречно-ночным видом является обычная во второй половине лета болотная долгоножка *T. paludosa* Mg. Днем она прячется в густой траве, где темпе-

ратура на 4—6.5° ниже, чем на высоте 1 м над землей, а активной становится лишь вечером, начиная примерно с 20 часов; максимума ее активность достигает ночью к 23—24 часам, а затем быстро — уже к 2 часам — резко падает.

К числу «дневных» относится, по-видимому, большинство весенних и осенних видов семейства, летающих в периоды со значительными ночными похолоданиями; к числу «сумеречно-ночных» — большинство летних видов, лёт которых приходится на наиболее теплое и сухое время года. У последних суточный ритм лёта иногда усложняется еще явлением ярности. Например, *T. irrorata* Мср.

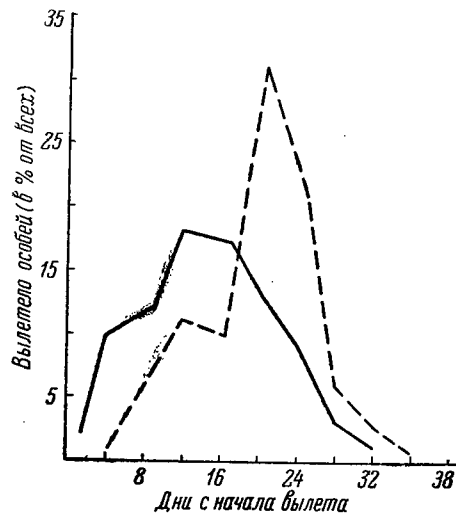


Рис. 78. Динамика вылета из куколок долгоножки *Tipula* (s. str.) *oleracea* L. По Мерксу.

Непрерывная линия — самцы, прерывистая линия — самки.

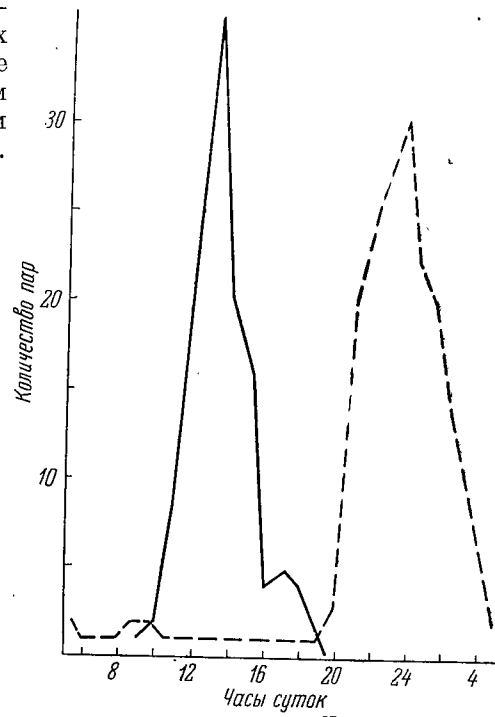


Рис. 79. Суточная динамика активности (по числу копулирующих пар) «дневных» и «сумеречно-ночных» видов долгоножек. По цифровым данным Коулсона.

Непрерывная линия — *Tipula* (*Savtshenkia*) *subnodicornis* Ztt., прерывистая линия — *T.* (s. str.) *paludosa* Mg.

летает в нижнем ярусе древесных насаждений только утром и вечером, а днем в связи с интенсивным нагревом поверхности почвы и иссушением прилегающего к ней слоя воздуха поднимается высоко в кроны. Именно этим объясняется кажущаяся редкость взрослых особей *T. irrorata* Мср., которая отмечается даже в биотопах, где личинки этого вида довольно обычны или даже многочисленны.

Пониженная активность многих видов долгоножек в более жаркое и сухое время суток связана главным образом с интенсивным испарением их покровами воды, которое днем может легко достигать летального уровня. Взрослые *T. luna* Westh. при 20° и 60% относительной влажности воздуха в течение 6 часов теряют за счет водоотдачи около 10% своего живого веса (Freeman, 1964).

Многие виды долгоножек охотно летят вечером и ночью на свет (Cuthbertson, 1926a), чем часто пользуются для вылова их при помощи световых ловушек как в фаунистических, так и в прикладных целях.

По наблюдениям в Нидерландах (Theowald, 1956), в светоловушки попадает 31 вид, или около 39% от общего числа местных видов семейства. В основном (на 81%) это такие обычные виды местной фауны, как, например, *T. oleracea* L., *T. paludosa* Mg., *T. czizeki* de Jong, *T. lateralis* Mg., *T. solstitialis* Westh., *T. prui-*

nosa Wied., *T. marginata* Mg., *T. fulvipennis* Deg., *T. pagana* Mg., *T. marmorata* Mg., *T. hortulana* Mg., *T. pseudovariipennis* Cz., *T. hortensis* Mg., *T. unca* Wied., *T. truncorum* Mg., *T. pabulina* Mg., *T. scripta* Mg., *T. lunata* L., *T. fascipennis* Mg., *T. livida* v. d. Wulp, *T. helvola* Lw., *T. vernalis* Mg., *T. juncea* Mg., *Nephrotoma flavescens* L., *N. maculata* Mg., *N. dorsalis* F., *N. lunulicornis* Schum., *N. guestfalica* Westh., *N. scurra* Mg., *N. analis* Mg., *N. quadristriata* Schum. К числу фотофильных видов долгоножек относятся еще *Tipula signata* Staeg., *T. staegeri* P. Niels. (Hemmingen, 1954), *T. obsoleta* Mg., *T. luteipennis* Mg. и *T. variipennis* Mg. (Pinchin, Anderson, 1936), а также *Dictenidia bimaculata* L. (Кипенварлиц, 1939) и многие другие.

Из обычных европейских долгоножек, по-видимому, совсем не летят на свет *Nephrotoma submaculosa* Edw. и *Tanyptera atrata* L. По наблюдениям Байерса (Byers, 1961), отрицательно фототропичны и многие нитконогие долгоножки из родов *Dolichopeza* и *Oropeza*, живущие в тени под защитой древесной растительности, скал и крутых берегов рек и ручьев.

Пинчин и Андерсон считают, что самцы долгоножек привлекаются светом больше, чем самки. Справедливое для видов с плохо летающими самками, это положение не имеет, однако, универсального значения, и сравнительная фотофильность полов может быть неодинаковой у разных видов. Например, по Тео-вальду (Theowald, 1956), у *Tipula scripta* Mg., *Nephrotoma flavescens* L. и *N. maculata* Mg. самцы более фотофильны, чем самки, а у *Tipula oleracea* L. и *T. paludosa* Mg. — наоборот; самки фотофильнее самцов также у *T. maxima* Poda (Newman, 1962).

Динамика лёта долгоножек на свет может меняться в зависимости от условий по годам (Theowald, 1963). Так, в районе Ротамстедской опытной сельскохозяйственной станции (Англия) в 1933 году долгоножки наиболее интенсивно летели на световую ловушку сразу же после захода солнца и повторно, но несколько слабее, в полночь; в 1934 году максимум лёта отмечался на закате солнца и незначительное его усиление перед рассветом. По двухлетним данным, численность долгоножек, летящих на свет, быстро снижается от сумерек к часу ночи, а далее стабилизируется до утра. Долгоножки-самки вылавливаются на свет в максимальном количестве в сумерки, а самцы — на час позже (Pinchin, Anderson, 1936). Особенно энергичный лёт долгоножек на источники света наблюдается, когда на смену сырой дневной погоде приходит сухой вечер (Cuthbertson, 1926a).

Судя по болотной долгоножке *Tipula paludosa* Mg., количество комаров, привлекаемых светом, коррелирует с ходом минимальных суточных температур, но почти не зависит от хода максимальных температур. В течение месяца больше всего долгоножек прилетает на свет в неолунные недели с облачностью выше 90% и минимум в полнолунные недели с облачностью ниже 10%; в переходные периоды показатели улова бывают промежуточными (Pinchin, Anderson, 1936).

Большая зависимость лёта долгоножек на свет от интенсивности естественного ночного освещения не позволяет определять при помощи световых ловушек абсолютное количество их в природе. С другой стороны, светоловушки дают достаточно объективное представление о численном соотношении отдельных видов семейства в районе наблюдений. Это подтверждается данными Робертсона (Robertson, 1939), который, пользуясь светоловушкой, получил для района Ротамстедской опытной станции количественное соотношение наиболее обычных там видов долгоножек, очень близкое к фактическому (в %):

<i>Tipula paludosa</i> Mg.	46.7—62.7
<i>T. oleracea</i> L.	1.3—4.2
<i>T. obsoleta</i> Mg.	12.6—16.5
<i>T. marmorata</i> Mg.	2.8—6.6
<i>Nephrotoma flavescens</i> L.	1.6—49.3
<i>N. maculata</i> Mg.	3.1—10.3

Иногда, используя лов на свет, удается обнаружить очень редкие виды, не встречающиеся при обычных способах лова. Таким путем в УССР были, например, обнаружены реликтовые *Tipula apisispina* Al., *T. mutila* Wahl. и *T. trifasciata* Lw. Дальность расстояния, на котором долгоножки прилетают на свет, невелика и, по-видимому, не превышает нескольких сот метров. Поэтому в светоловушки обычно попадают только те виды и особи, которые находятся в непосредственной близости от источника света.

По сравнению с другими насекомыми и в частности с короткоусыми двукрылыми, долгоножки располагают лишь примитивным и сравнительно слабым летательным аппаратом. У *T. oleracea* L. и *T. paludosa* Mg., а также у ряда других видов рода *Tipula* крылья в полете делают, по данным различных исследователей, в среднем 40—60 (Faust, 1952; Залесский, 1955) или 44—73 (Voss, 1914), а по Боденгеймеру (Bodenheimer, 1924a) — даже всего 10 взмахов в секунду. В связи с этим большинство долгоножек отличается относительно медленным и тяжелым полетом. Даже в штиль, поднявшись с места, они обычно пролетают не более нескольких метров и снова опускаются вниз; со стороны такие короткие перелеты больше напоминают затяжные прыжки. Более продолжительным и длинным их полет может быть при наличии слабого попутного ветра. Не будучи в состоянии сопротивляться интенсивным воздушным потокам, при сильном ветре долгоножки обычно вовсе не летают, а прячутся в гуще травянистой растительности, в листе кустарников и деревьев, а также в микропонижениях рельефа местности. При этом они иногда в больших количествах скопляются на небольших, защищенных от ветра площадях: у опушек, в оврагах и ложбинах, с подветренной стороны железнодорожных насыпей и в других аналогичных местах.

Открытые пространства нередко почти свободны от долгоножек. Последних часто сносит отсюда воздушными потоками далеко за пределы их обычных мест обитания в несвойственные им условия, где они в массе погибают. Например, в горах восходящие воздушные потоки могут заносить долгоножек в нивальную зону, что ведет к их гибели. В Тебердинском государственном заповеднике (Сев. Кавказ) Л. А. Аренс неоднократно находил на снегу оцепеневших или погибших *T. subsignata* Lask., а в июле—августе 1961 г. В. Петровым в ущелье Рамзая (Хибины) в таком же состоянии были собраны многочисленные особи *T. melanoceros* Schum., *T. luridirostris* Schum., *T. truncorum* Mg. и *T. excisoides* Al. С заносом воздушными потоками связаны довольно частые случаи гибели долгоножек в различных водоемах, играющих в таких случаях роль ловушек, которые могут быть использованы в фаунистических целях. На Телецком озере (горный Алтай) нередки случаи заноса в воду нисходящими потоками воздуха ряда видов рода *Tipula*, *Stenophora sibirica* Portsch. и *Phoroctenia vittata* Mg., а на Черноморском побережье Крыма — обычного тут *Tipula peliostigma* Schum. В литературе имеются указания на массовую гибель в озерах Англии капустной долгоножки *T. oleracea* L. (Patterson, 1908; Scott, 1926), которые могут быть объяснены только пассивным заносом их с суши в воду нисходящими воздушными потоками.

В воздух долгоножки обычно поднимаются не выше нескольких метров над уровнем земли; средний потолок их полета в большинстве случаев, однако, не превышает 1—1.5 м.

Из видов рода *Tipula* со сравнительно быстрым и энергичным полетом можно назвать специализованных мезофильных представителей подрода *Lunatipula* и, как исключение, отдельных более примитивных гигрофильных *Acutipula*, например, широко распространенного в СССР *T. fulvipennis* Deg.

Самцы долгоножек летают в общем энергичнее самок. Последние более подвижны у тех видов, которые кладут яйца не в почву, а на ее поверхности (Hemphingsen, 1960). На лету долгоножки обычно держат задние ноги вытянутыми более или менее назад — примерно как птицы из семейства журавлиных. Именно по этой причине в англоязычных странах их называют «the crane-flies» — «журавлиные мухи».

Своеобразная окраска тела некоторых гребенчатоусых долгоножек делает их в полете похожими на крупных наездников (*Stenophora pectinicornis* L.) или ос (*C. flaveolata* F.). Сходство это, вероятно, криптическое; оно усугубляется еще тем, что, например, самка *C. flaveolata* F., если ее взять в руки, загибает наподобие осы брюшко вперед, пытаясь уколоть руку яйцекладом, как оса жалом.

Брачный полет самцов, разыскивающих самок, отличается у различных представителей семейства известной спецификой. Например, самцы *Tipula pagana* Mg. летают над травянистой растительностью, в гуще которой находятся их бескрылые самки; самцы *T. rufina* Mg. как бы танцуют над подушками мха, где сидят вышедшие из куколок самки; самцы *T. pabulina* Mg. вьются небольшими стайками вверх и вниз на высоту до 50—60 см вокруг древесных стволов, возле которых на земле сидят самки; у самцов *T. nubeculosa* Mg. при этом своеобразно вытянуты ноги, которыми они как бы нащупывают сидящих на стволах самок (Piette, 1934a); сходно ведут себя самцы *Dolichopeza albipes* Ström, летающие с вытянутыми ногами около замшелых обрывистых берегов ручьев и ключей, служащих местом пребывания их самок (Mannheims, 1951); самцы альпийского *Tipula sexspinosa* Ried. кружатся около вершин кустов рододендрона, на которых сидят самки, но при случае облетают и другие возвышения, например, кучи помета крупного рогатого скота и даже вовсе несвойственные местам их обитания объекты вроде шляпы наблюдателя (Lindner, Mannheims, 1956).

Самки долгоножек начинают более активно летать после откладки обременяющего их запаса многочисленных яиц, а до этого ведут малоподвижный образ жизни, сидя большую часть времени в гуще растительности или на земле. К помощи крыльев они прибегают обычно лишь если их вспугнуть и, поднявшись невысоко над землей, вскоре вновь садятся где-либо недалеко от места взлета. У многих видов их полет затруднен не только тяжелым, наполненным яйцами брюшком, но и укорочением крыльев. По этой причине с трудом поднимаются в воздух, например, самки *Nigrotipula nigra* L., *Tipula rubripes* Schum. и некоторых других видов.

В зависимости от численности особей в популяции одни виды (большинство Stenophorinae, более редкие Tipulinae) летают единично, другие — в значительном или даже большом количестве. По большей части это обычные виды, например, вредная и осенняя долгоножка (*Tipula paludosa* Mg., *T. czizeki* de Jong), пятнистая долгоножка (*Nephrotoma maculata* Mg.) и некоторые другие. В отдельные годы, благоприятствующие их размножению, в массе могут появляться и более редкие виды. Автору, например, приходилось наблюдать массовый лет таких сравнительно редких видов, как *Tipula autumnalis* Lw. и *T. interserta* Ried. В Англии Скотт (Scott, 1926) наблюдал массовый лет обычно немногочисленной капустной долгоножки (*T. oleracea* L.), который длился в сентябре более недели.

Даже при массовом лете долгоножки обычно не роятся, как это делают многие лимониды и птихоптериды (Cuthbertson, 1926a). В семействе долгоножек роение, как редкое исключение, описано лишь для неотропического *Megistocera longicornis* Mcq. (Rogers, 1949) и неотропического же *Brachypremna dispellens* Walk., прозванного за его характерный танцующий полет «the King of the dancing tipulids» — «король танцующих типулид» (Johnson, 1909). Но и в этих случаях роение с биологической точки зрения является не истинным, а ложным, т. к. не связано с актом оплодотворения, как у лимонид и птихоптерид. С подготовкой к спариванию Байерс (Byers, 1961) связывает роение некоторых североамериканских *Oropeza*, которые при этом танцуют в воздухе почти по прямой линии вверх и вниз в пределах весьма ограниченной площадки длиной около 0.5 м.

В связи с меньшей подвижностью и более скрытым образом жизни самки долгоножек встречаются на лету значительно реже, чем самцы. По-видимому, на этом основании Боденгеймер определяет для *Tipula paludosa* Mg. соотношение самцов к самкам как 10 : 1, что неверно. Фактически у этого вида соотноше-

ние самцов и самок равно, по Зельке (Sellke, 1936), 5 : 4, а по де Йонгу (de Jong, 1925a) — 3 : 2. Для *T. oleracea* L. Зельке приводит соотношение 1 : 1. Для *T. lesnei* Pierre оно равно 14 : 11 (Hemmingsen, 1958), для неарктических видов рода *Dolichocheza* — 1 : 1 (Rogers, 1949). При воспитании в лаборатории *Nephrotoma lindneri* Mnnhs. автором настоящей работы из 106 личинок было получено куколок самцов 54 (51%), а куколок самок — 52 (49%). Аналогичными оказались результаты воспитания *Nephrotoma cornicina* L., *N. scalaris* Mg., *Tipula nubeculosa* Mg., *Nigrotipula nigra* L. и др. Таким образом, можно считать, что в популяциях долгоножек самцы и самки находятся нормально в равных количествах с небольшим отклонением в одну или другую сторону, что подтверждает также Теовальд (Theowald, 1963). Резкое увеличение количества самцов за счет уменьшения числа самок наблюдается лишь в отдельные годы, когда условия развития долгоножек особенно отклоняются от оптимальных. Чаще всего это бывает в засушливые периоды, а также при неблагоприятном режиме питания личинок. В последнем случае самцы могут относиться к самкам как 3 : 1 или даже как 4 : 1 (Maercks, 1939a). Соотношение самцов к самкам меняется у отдельных видов долгоножек также в разные периоды лета: в начале его всегда преобладают первые, в конце — вторые (рис. 78).

С о с т о я н и е п о к о я. В состоянии покоя (рис. 80) долгоножки сидят в траве, на листьях и веточках кустарников и деревьев, реже на камнях или непосредственно на земле. Нередко они висят в воздухе, зацепившись за субстрат лишь коготками одной или обеих передних ног, а иногда еще одной или двумя средними ногами. Такая поза характерна, например, для многих *Tipula*, в частности для всех видов группы «*oleracea*» (Sellke, 1936), а также для видов *Dolichocheza*. При этом свободные ноги и крылья оттопырены в стороны. Наблюдающиеся в этом отношении отличия между различными видами семейства определяются, по-видимому, мелкими особенностями в их морфологии (соотношением длины ног, строением коготков и пр.) (Byers, 1961).

Положение крыльев в состоянии покоя под углом друг к другу и продольной оси тела наблюдается у большинства долгоножек, чем последние отличаются от лимонид, складывающих обычно крылья дорсально одно на другое. Однако и среди долгоножек имеются виды, ведущие себя в этом отношении подобно лимонидам (Edwards, 1921). Таковы, например, все *Nephrotoma*, *Tipula truncorum* Mg., *T. pabulina* Mg., *T. marmorata* Mg., *T. rufina* Mg. и некоторые другие виды *Tipula*, а также внепалеарктические *Longurio* Lw.

Примитивные неотропические *Megistocera longicornis* Msc. садятся для отдыха непосредственно на поверхность воды (Rogers, 1949).

Будучи сравнительно мало пугливыми, сидящие долгоножки обычно довольно близко подпускают к себе, так что при известной осторожности их нередко удается поймать руками за крылья.

П и т а н и е. В литературе бегут мнение, что взрослые долгоножки являются афагами, которые в течение своей индивидуальной жизни либо вовсе не принимают пищи, либо довольствуются капельками воды, жадно выпивая их (Maercks, 1953a). Некоторые виды семейства действительно не питаются, а другие живут за счет росы, содержащей в растворенном виде органические выделения растений, представляющие известную кормовую ценность. К числу первых относится, например, *Tipula subnodicornis* Ztt. (Coulson, 1962), к числу вторых — *T. paludosa* Mg. и другие виды группы «*oleracea*» (Sellke, 1936).

Многие долгоножки, однако, посещают с целью питания цветы различных диких и декоративных растений. Фридолин (1936) наблюдал в Хибинах, как крупная долгоножка из рода *Tipula* деятельно питалась на цветке гвоздичного *Silene acaulis* L., облизывая его лепестки и периодически погружая рыльце в чашечку. В качестве обычных посетителей цветов автором этих строк зарегистрированы в окр. Киева *Nephrotoma scalaris* Mg. и *N. crocata* L., в окр. Бахчисарая Крымской обл. — *N. lindneri* Mnnhs. и *Tipula soosi* Mnnsh., в окр. Рахова Закарпатской обл. — *T. varicornis* Schum., в Талыше (окр. Лерика) — *T. simurg* Dzh. et Sav., а Криволицкой на Курилах — *T. varicornis* Schum.

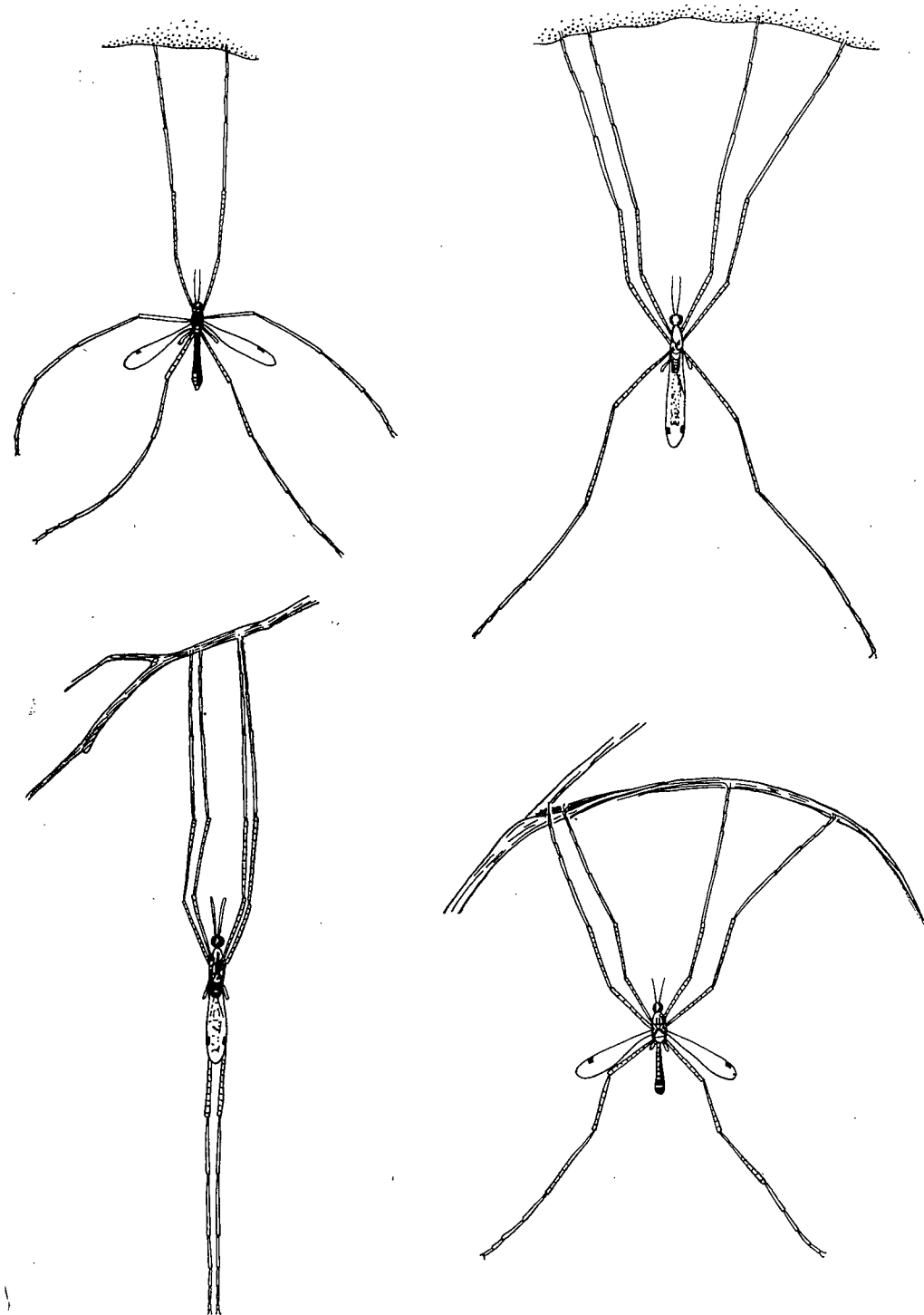


Рис. 80. Позы покоя у долгоножки *Oropeza* sp. По Байеру.

и *T. gondattii* Al. По данным Вальгрена (Wahlgren, 1917), цветы днем посещают также *T. vernalis* Mg., *T. lunata* L. и *Nephrotoma maculata* Mg., а по данным Линднера и Маннгеймса (Lindner, Mannheims, 1956) — и крупная мраморно-крылая *Tipula saginata* Bergg.; ночью на цветах можно нередко находить крупных желтых *Lunatipula* типа «*spinosae*».

Охотнее всего долгоножками посещаются различные цветущие зонтичные, в частности виды родов *Aegorodidium*, *Chaerophyllum*, *Heracleum*, *Carum*, *Anethum* и др., а также многие розоцветные, особенно же виды родов *Spiraea* и *Rubus* (Knuth, 1909; Wahlgren, 1917). Из цветов они высасывают жидкий нектар. Химически это подтвердил Гринфельд (1955), показавший, что при обработке жидкостью Фелинга содержимое кишечника долгоножек дает характерную реакцию на сахара.

В лаборатории все без исключения долгоножки с жадностью пьют сильно разбавленный водой мед и жидкий сахарный сироп.

Питаться пылью цветов долгоножки не могут, т. к. ротовой аппарат их совершенно не приспособлен к приему твердой пищи. Правда, Веше (Wesché, 1908) находил в кишечнике долгоножек какую-то бесформенную мацерированную массу, природа которой не была им точно выяснена. Однако очень сомнительно, чтобы эта масса имела кормовое происхождение.

Кроме цветочного нектара некоторые долгоножки питаются соком деревьев. Крупную гребенчатоусую долгоножку *Tanyptera atrata* L. можно нередко видеть на лиственных деревьях сосущей сок, вытекающий из ран на стволах (Malloch, 1917). По наблюдениям Штакельберга (1951), так же ведет себя *Dictenidia bimaculata* L.

Интересный случай питания долгоножек наблюдал Линднер на горе Килиманджаро в Танзании (Mannheims, 1961a). Виды рода *Nephrotoma* слетаются тут вечерами на сильно зараженные алейроцидами кусты шиповника и так жадно слизывают с них медвяную росу, что их можно легко ловить пальцами.

Принимают пищу как самки, так и самцы долгоножек, но первые в общем чаще вторых. По сравнению со многими другими насекомыми, питание играет в жизни взрослых долгоножек, очевидно, лишь второстепенную роль. Во всяком случае, в ряде систематических групп семейства оно не является в биологическом смысле дополнительным, так как отсутствие его не препятствует нормальному половому созреванию самок и их спариванию с самцами, а также не уменьшает количества отложенных фертильных яиц, хотя и удлиняет как период яйцекладки, так и срок жизни комаров (Cuthbertson, 1929a; Rogers, 1933). Известны, однако, и случаи прямого влияния питания на репродуктивные функции долгоножек. Например, самки *Tipula truncorum* Mg., выходящие из куколок с недоразвитыми яйцами, созревают в лабораторных условиях на 7—8-й день при условии подкормки их сахарным сиропом, а при содержании на чистой воде погибают, не достигнув полной половой зрелости. Не исключено, что дальнейшие исследования расширят круг видов семейства, нормальное размножение которых тесно связано с дополнительным питанием.

В опылении посещаемых ими цветов долгоножки, по-видимому, не принимают участия. Во всяком случае, цветочная пыльца на их теле до сих пор не была обнаружена (Гринфельд, 1962).

К о п у л я ц и я. Половое созревание наступает у многих долгоножек еще в преимагинальный период развития (Baureuther, 1956). По Бауэру (Baueg, 1931), в гонадах личинок IV возраста *Tipula paludosa* Mg. оо- и сперматогонии имеются уже примерно за 2—2.5 месяца до их окукливания и почти за 2.2—3 месяца до вылета имаго. К этому времени дифференциация 16-клеточных оогониев в яичниках личинок нормально полностью заканчивается и позже тут уже не бывает способных к размножению зародышевых клеток (Baueg, 1933). У взрослых личинок *T. subnodicornis* Ztt. тоже обнаруживаются уже вполне сформировавшиеся яичники с явственно обособленными яйцами (Coulson, 1962).

В связи с таким ранним развитием половых продуктов как самки, так и самцы многих долгоножек отрождаются из куколок вполне половозрелыми,

способными сейчас же копулировать. В частности, в яичниках самок при их отрождении по большей части содержатся зрелые яйца с затвердевшей, интенсивно пигментированной черной оболочкой. Нередко можно видеть самцов долгоножек, копулирующих с самками в момент их выхода из куколки, раньше чем покровы тела самок успеют затвердеть и нормально окраситься. Это было

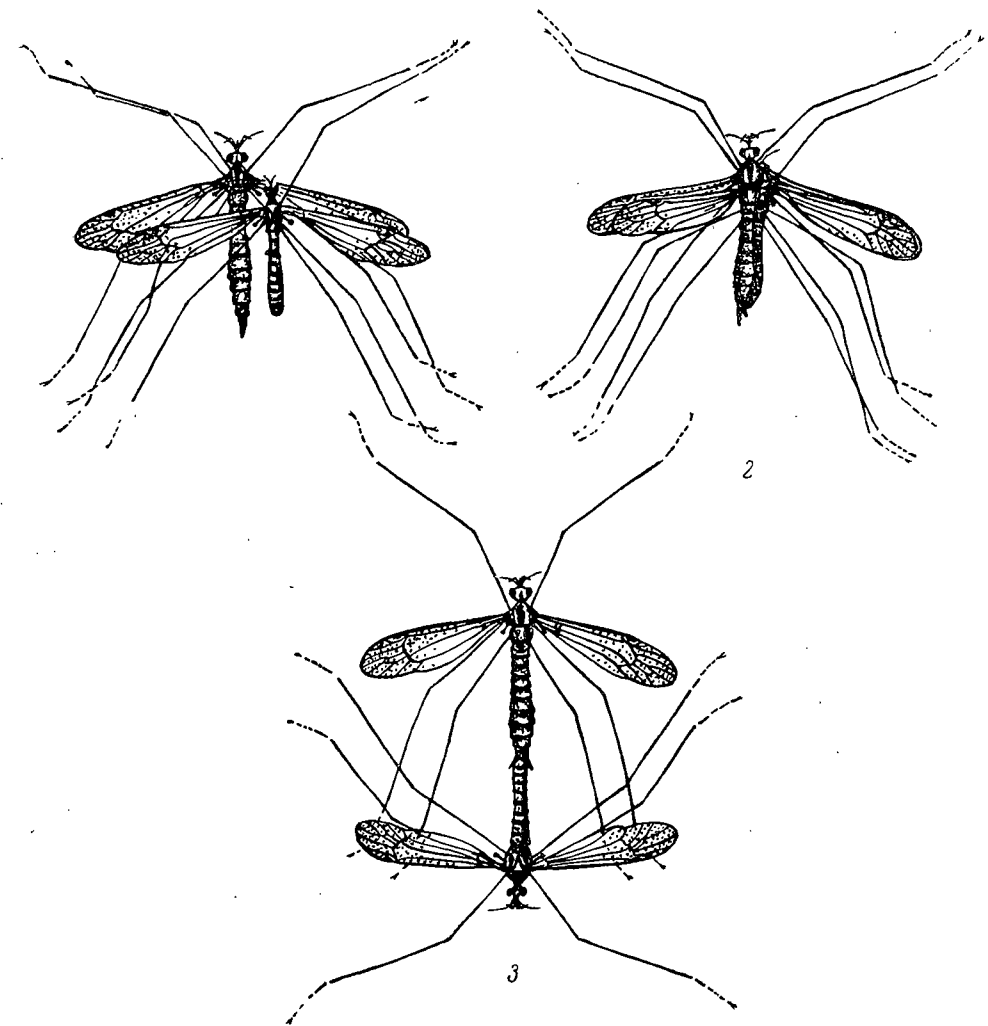


Рис. 81. Основные этапы копуляции долгоножки *Tipula (Yamatotipula) aino* Al. По Мазак.

отмечено для *T. rufina* Mg. еще Жиардом (Giard, 1895), а в дальнейшем наблюдалось у многих других видов семейства.

С другой стороны, в семействе есть и виды, самки которых становятся способными к размножению лишь через известное время после отрождения, так как из куколок они выходят неполовозрелыми, с мягкими [неокрашенными] яйцами в яичниках. К числу их относятся, например, *T. truncorum* Mg., *T. alpinum* Bergg. (Coulson, 1959) и *T. saginata* Bergg., самки которого окончательно созревают лишь на 4—5-й день после отрождения (Hemmingsen, 1965).

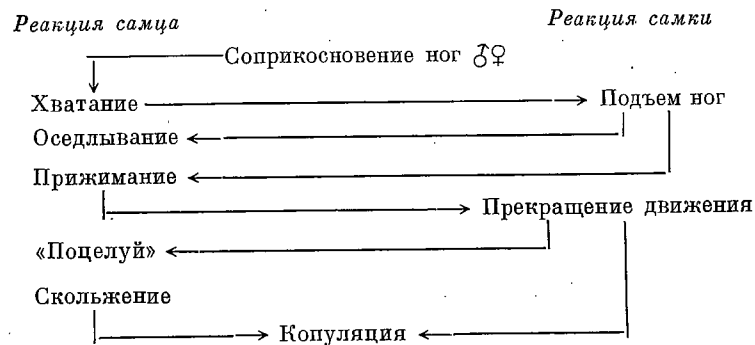
У большинства долгоножек самцы копулируют с самками преимущественно вечером и даже после наступления темноты (Cuthbertson, 1929a). Например, у *T. paludosa* Mg. количество копулирующих пар обычно достигает максимума около 23 часов. Некоторые виды семейства могут, однако, копулировать и днем. Так, у *T. subnodicornis* Ztt. наиболее интенсивная копуляция наблюдается в пасмурную погоду около 13 часов, а в солнечную — между 17 и 19 часами (Coul-

son, 1962). В различных систематических и экологических группах семейства копуляция приходится в общем на период максимальной суточной активности самцов.

Ход копуляции у долгоножек достаточно подробно описан рядом исследователей (Rennie, 1916; Sellke, 1936, и др.) и принципиально не отличается от такового у других типолоидных. Собственно копуляции, начинающейся с момента скрепления гениталий партнеров, всегда предшествует процедура ухаживания самца за самкой, которая протекает следующим образом (рис. 81). Обнаружив сидящую самку, самец приближается к ней сверху и сзади или сбоку (чаще всего слева) так, чтобы его грудь пришлась над грудью партнерши, а слегка скошенное вниз брюшко оказалось бы около ее брюшка. Своими длинными ногами он охватывает туловище самки, чтобы понудить ее к спокойствию, если она начинает сопротивляться, что бывает, впрочем, довольно редко. При этом самец очень возбужден, сильно трепещет крыльями, ощупывает и поглаживает усиками и лабеллулами туловище самки и загибает конец брюшка вверх и вбок до тех пор, пока оно фронтально не коснется яйцевода партнерши. В результате верхняя сторона гипопигия самца принимает брюшное, а нижняя — спинное положение (как в инвертированном гипопигии короткоусых). Далее гипопигий скрепляется с яйцекладом, причем самец внезапно прекращает трепетать крыльями. На скрепление гениталий, которым заканчивается ухаживание, идет обычно не более одной секунды. Партнеры при этом сидят более или менее параллельно друг другу, с головами, направленными в одну сторону.

Более детальный анализ ухаживания долгоножек, состоящего из довольно сложной цепи взаимовозбуждающих реакций, позволяет различить в нем несколько этапов, последовательность которых всегда остается неизменной, хотя продолжительность каждого может довольно сильно варьировать (Stich, 1963). Как правило, ухаживание начинается с соприкосновения ног партнеров, служащего стимулом к дальнейшему активному поведению самца. Прикоснувшись к ногам самки, самец прежде всего охватывает ее своими ногами (реакция хватания). В ответ на это самка поднимает вверх часть своих ног. Разместившись над самкой (реакция оседлывания), самец стремится опуститься на нее, прижав вниз ее ноги (реакция прижимания). Когда это ему удается, он, двигаясь вперед, ощупывает туловище самки, пока не прикоснется щупиками к ее голове (реакция «поцелуя»). За этим следует поисковое движение брюшка самца (реакция скольжения), заканчивающееся, когда его гипопигий приходит в соприкосновение с яйцекладом самки.

У *Tipula oleracea* L. на ухаживание затрачивается в среднем около 1.5 минуты, но оно может закончиться и за 15 секунд. Если цепь последовательных реакций, схема которых дана ниже (по Штриху), почему-либо прерывается, партнеры обычно расходятся.



Выполнив всю процедуру ухаживания и прочно скрепив гипопигий с яйцекладом самки, самец, коротко взмахнув крыльями, переходит из первоначаль-

ного в окончательное копуляционное положение, причем вершина его брюшка выпрямляется, а сам он изменяет положение по отношению к туловищу самки на 180°, в результате чего головы обоих партнеров оказываются направленными уже в противоположные стороны. В первый момент самец оказывается как бы лежащим на спинке, но, резко перекутив брюшко в области V—VI сегментов, он сейчас же принимает нормальное положение. Так, головами в противоположные стороны, партнеры остаются сидеть все время копуляции. Нередко в течение этого акта самец, растопырив крылья и ноги, свободно висит головой вниз

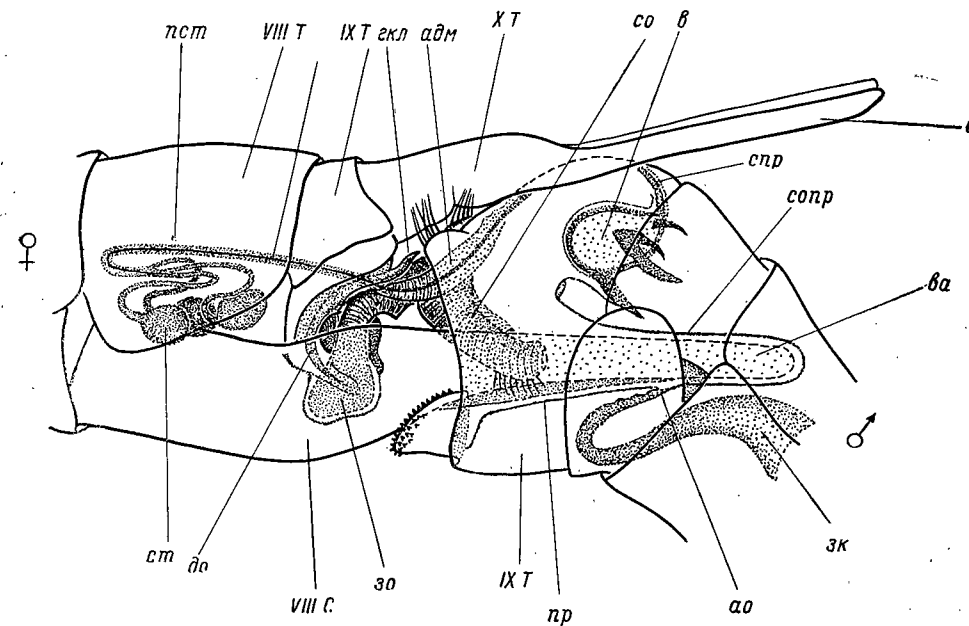


Рис. 82. Взаимоположение гениталий самца и самки долгоножки *Tipula (s. str.) paludosa* Mg. во время копуляции (схема). По Нейману.

пст — проток сперматеки. Остальные обозначения как на рис. 24, 30, 34, 39, 42.

на кончике брюшка самки, сложившей крылья на спинке и прицепившейся ногами к какой-нибудь твердой опоре. Если копулирующую парочку теперь спугнуть, то самка взлетает и тянет за собой беспомощно висящего в воздухе самца. Подобные летящие парочки можно нередко видеть у многих долгоножек.

Описанный выше ход копуляции особенно характерен для *Tipula paludosa* Mg. и родственных ему видов из группы «oleracea». В других систематических группах долгоножек переход из первоначальной фазы копуляции в окончательную может происходить иначе: инициативу берет на себя самка, которая через 30—60 секунд (а иногда и позже) после начала копуляции начинает делать безрезультатные попытки освободиться от самца, в результате которых последний переворачивается назад.

Самый процесс скрепления гениталий происходит так. Гиноплевритами, которые с начала копуляции раздвинуты наподобие створок шипцов, самец хватает при самом основании вальвы яйцевода и сейчас же задвигает гиноплевриты так глубоко в генитальную камеру самки, что вальвы оказываются почти целиком втянутыми внутрь генитальной камеры самца (рис. 82). Тут они располагаются непосредственно под вентральной поверхностью IX тергита, вклиниваясь у *T. paludosa* Mg. вершинами в трубчатый отросток, находящийся под основанием проктигера; оба последних при этом, растягиваясь, образуют вокруг вальвы своего рода перепончатый чехол, слепой конец которого обычно заходит в полость VII брюшного сегмента самца. В генитальной камере самки гино-

плевриты самца вклиниваются в соответствующие им складки и углубления, которые играют в отношении гоноплевритов примерно такую же роль, как пегля в отношении крючка. При этом у *T. paludosa* Mg. шиповидные выступы задних отделов гоноплевритов располагаются в небольших склеротизованных углублениях, фланкирующих *corpus auxiliare* самки; задние отделы погружаются в генитальную впадину, плотно прижимаясь наружной поверхностью к *corpus auxiliare*; основные отделы прижимают изнутри своими опушенными вершинами основания вальв к внутренней поверхности IX тергита самца, играющего на второй фазе копуляции роль гнезда, в котором фиксируются вальвы; передний отдел гоноплевритов вклинивается в склеротизованную выемку между утолщенными основаниями вальв и наружными краями VIII стернита самки. Что касается админикулума самца, то при копуляции он смещается каудально и опирается вершиной, которая одновременно несколько наклоняется вниз, на хитиновые бугорки («админикулум админикулума») генитальной полости самки. Отсюда, проходя между задними отделами внутренних долей гоностилей, в генитальное отверстие самки вводится penis самца, причем, по Зельке (Sellke, 1936), этот процесс, по-видимому, регулируется сенсорными бугорками, расположенными на поверхности задних отделов гоноплевритов. Выдвижение penis из админикулума обеспечивается смещением везики из обычного дорсофронтального в вентрокаудальное положение, причем в связи с сокращением мышц, соединяющих ее со скелетными элементами гипопигия, она поворачивается вокруг своей оси на 180°, выталкивая penis далеко назад (Neumann, 1958). Глубина погружения penis во влагалище равна у *T. paludosa* Mg. 5—7 мм; обычно он достигает вершиной места слияния протоков сперматек с влагалищем самки, а возможно и вводится в их устье.

Во время копуляции гоноплевриты совершают колебательные движения попеременно то вправо, то влево; вместе с ними движутся и гоностили. Последние не выполняют при спаривании никаких активных функций, а служат лишь защитными пластинками, механически прикрывающими снаружи просвет между основаниями церок и вальв яйцекада самки. Зельке осторожно отрезал у копулирующих самцов *T. paludosa* Mg. один или оба гоностили, и это не нарушало нормального хода спаривания. Предварительное удаление гоностилей также не препятствовало самцам нормально копулировать с самками. Функциональная бесполезность при копуляции гоностилей, когда они имеют упрощенное строение, понятна. Но в некоторых систематических группах семейства (*Bellardina*, *Stenophora*) они морфологически настолько усложнены, что напрашивается предположение о возможности их более активного участия в акте копуляции.

На первом этапе копуляции церки самки *T. paludosa* Mg. крепко зажаты в вертикальном разрезе, имеющемся сзади на IX стерните самца. Но они освобождаются сразу же после окончательного скрепления гипопигия с яйцекадом, т. е. еще до перехода копуляции в окончательную фазу, и остаются свободными до ее конца, располагаясь под углом к продольной оси тела самки. Фиксация церок самки при копуляции между долями IX стернита самца, образующими в этом случае продольный двустворчатый киль, отмечается также у *Tanyptera atrata* L. (Stein, 1920).

У некоторых *Savtshenkia*, в частности у *Tipula staegeri* P. Niels., церки остаются зажатыми в течение всей копуляции, но не IX стернитом, а колбасовидными парными выступами на вершине VIII стернита самца. Этим достигается не только фиксация церок в определенном положении, но, вероятно, и известная сексуальная стимуляция самок, так как выросты, делающие во время копуляции колебательные движения параллельно продольной оси тела самки, расположенными на их внутренней поверхности шипиками непрерывно раздражают церки, поцарапывая их поверхность (Hemmingsen, 1954). По Геммингсену (Hemmingsen, 1962), аналогичную функцию выполняют сложно дифференцированные придатки на вершине VIII стернита самцов различных *Lunatipula* типа «*spinosae*» (рис. 83).

Оплодотворение происходит на втором этапе копуляции и сопровождается спазматическими сокращениями вершинных сегментов брюшка у обоих полов; эти сокращения связаны, по-видимому, с выведением спермы из везики самца и поступлением ее в сперматеки полового аппарата самки. Заполнение сперматек спермой происходит предположительно поочередно. На это косвенно указывает то, что в течение акта копуляции самец многократно то слегка оттягивает penis от устья протоков сперматек, то вновь подводит его туда. Вопреки утвердившемуся в литературе мнению, самки ведут себя при спаривании вовсе не пассивно, хотя и менее активно, чем самцы. Например, самка *Tipula paludosa* Mg. еще в начале копуляции слегка приподнимает вверх IX—X тергиты

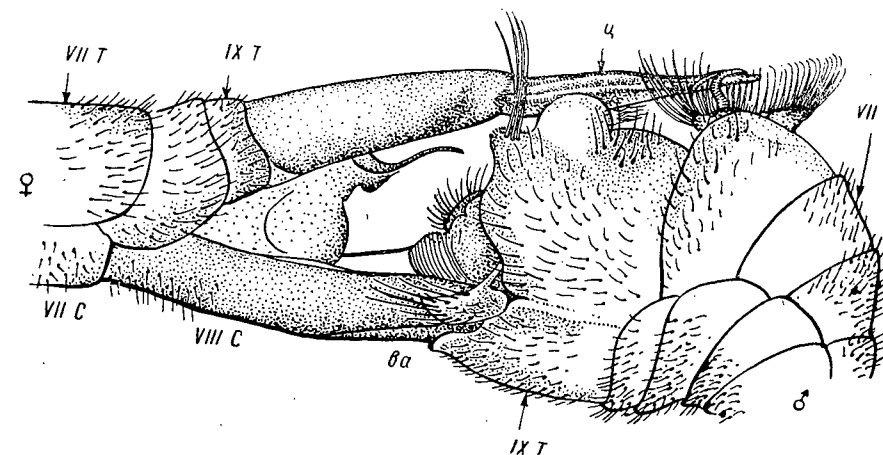


Рис. 83. Взаимоположение гипопигия самца и яйцекада самки долгоножки *Tipula (Lunatipula) subcava* Mnhhs. во время копуляции. По Маннгеймсу.

Обозначения как на рис. 24 и 30.

и церки, что облегчает введение половых придатков самца в полость яйцекада. В дальнейшем она время от времени растопыривает церки и быстро проводит ими по латеральной поверхности гипопигия самца, как бы поглаживая последний; на всем протяжении копуляции можно также наблюдать, как то поднимается, то опускается субанальная пластинка самки, касающаяся при этом медиального разреза IX стернита самца (Neumann, 1958).

По большей части копуляция длится у долгоножек в течение нескольких (2—3) часов, а иногда и дольше. У *T. lateralis* Mg. она продолжается, например, до 24 часов; если же ее нарушить раньше этого срока, то у самки все или почти все яйца остаются неоплодотворенными (White, 1951). Известны случаи, когда соединившаяся с вечера парочка этого вида с наступлением ночного похолодания впадала в оцепенение и в таком состоянии застывала при утреннем заморозке, но затем снова оживала и нормально заканчивала спаривание на другой день. У *Tanyptera atrata* L. копуляция может продолжаться полных двое суток (Rossi, 1882).

Часто к копулирующей паре пытается присоединиться второй самец, но всегда безуспешно; при этом он иногда делает попытки захватить гоностилиями и использовать для копуляции голову самки. Реже вокруг копулирующей пары собирается целый клубок самцов, стремящихся принять участие в копуляции.

Копулировавшие самки после окончания этого акта внешне ничем не отличаются от некопулировавших: у копулировавших же самцов вершина гипопигия (включая вершину IX тергита и заднюю часть IX стернита) часто бывает вогнута внутрь, а пучок щетинок на вершине VIII сегмента, если он имеется, вывернут вниз и веерообразно растопырен; иногда у них торчит наружу также penis, чего до копуляции никогда не бывает.

Для большинства долгоножек повторное спаривание — нормальное явление. Самки *Prionocera*, *Tipula* и *Nephrotoma* копулируют повторно обычно после откладки каждой отдельной партии яиц (Cuthbertson, 1929a). Ренни (Rennie, 1916) наблюдал, как самец *Tipula paludosa* Mg. в течение двух дней копулировал семь раз, а самка в течение двух дней — шесть раз с тремя разными самцами. За оплодотворенными самками самцы сначала пытаются ухаживать, как и за неоплодотворенными, но прекращают эту процедуру уже в фазе реакции «прижимания» и более не возобновляют ее (Stich, 1963). На самок с опорожненными яичниками они, по-видимому, вообще не реагируют. Иногда наблюдаются попытки самцов ухаживать за самцами же, которые только что разошлись с самками и очевидно еще сохраняют запах сексуальных феромонов последних.

Межвидовая копуляция долгоножек в одних случаях возможна, в других — нет. В последнее время удалось, например, скрестить в лаборатории близко родственных друг другу *Tipula paludosa* Mg. и *T. czizeki* de Jong, причем было получено вполне жизнеспособное и фертильное потомство. Скрещивание близких видов семейства имеет место, очевидно, и в природе. В частности, только им можно объяснить наличие в некоторых геологически молодых и, по-видимому, интенсивно дифференцирующихся родах долгоножек (например, у *Prionocera*) явно гибридных особей, у которых комбинируются признаки двух близких видов их. Таким гибридом, возможно, является редкий *T. hungarica* Lack., представляющий собою морфологически нечто среднее между встречающимися местами совместно обычными *T. oleracea* L. и *T. orientalis* Lack. (Mannheims, 1966b).

Зельке (Sellke, 1936), однако, не удалось спарить *T. paludosa* Mg. с близким *T. oleracea* L., причину чего он видит в большом морфологическом несоответствии гениталий самцов и самок этих двух видов долгоножек. По Нейману (Neumann, 1958), попытки спаривания *T. paludosa* с *T. oleracea* прекращаются еще раньше, чем их половые придатки придут в непосредственное соприкосновение. Следовательно, как в этом, так и в ряде других случаев сексуальная изоляция близких видов долгоножек обусловлена не столько морфологическими причинами, сколько более глубокими и совершенными физиологическими механизмами, природа которых еще нуждается в изучении.

Случаи копуляции представителей разных родов долгоножек, например *T. caesia* Schum. и *Nephrotoma crocata* L., также известны. Но они крайне редки, и оплодотворения при этом не происходит (Hemmingen, 1956c).

Откладка яиц начинается у долгоножек вскоре после оплодотворения самки и осуществляется не одновременно, а в несколько приемов. Например, самка *Tipula subnodicornis* Ztt. половину всего своего запаса яиц откладывает в течение 3 часов, а 90% его — за 10 часов после окончания копуляции (Coulson, 1962). У других видов семейства откладка яиц продолжается от 2—3 до 8—10 дней. Наиболее интенсивной откладка яиц бывает обычно в первые два дня жизни самок, а затем постепенно ослабевает и уже через неделю почти сходит

Таблица 6

Влияние возраста самок долгоножек на интенсивность откладки яиц

Возраст ♀ (в днях)	Отложено яиц (в % от общего количества)			Возраст ♀ (в днях)	Отложено яиц (в % от общего количества)		
	<i>Tipula paludosa</i> Mg.	<i>Tipula oleracea</i> L.	<i>Nephrotoma maculata</i> Mg.		<i>Tipula paludosa</i> Mg.	<i>Tipula oleracea</i> L.	<i>Nephrotoma maculata</i> Mg.
1	64.6	32.5	54.5	7	0.9	5.2	1.4
2	31.4	38.3	26.3	8	0.2	2.0	0.4
3	9.5	12.2	13.4	9	—	1.1	—
4	2.7	5.4	3.9	10—12	—	0.3	—
5	0.6	1.0	—	13	—	—	—
6	0.1	2.0	0.1				

на нет (табл. 6). Как говорилось выше, в промежутках между откладкой яиц могут происходить повторные спаривания.

Обычно яйца откладываются в местах лёта комаров, но иногда самки мигрируют в экологически более подходящие для этого места. Такие миграции известны, например, у неотропического *Megistocera longipennis* Mcq., самки которого откладывают яйца примерно на расстоянии 1.5—2 км от мест своего обитания, разыскивая для этого обводненные биотопы. Смена стадий, связанная с откладкой яиц, происходит, по-видимому, также у палеарктического *Tipula marmorata* Mg., так как имаго этого вида встречается обычно в более сухих условиях, чем личинки (Barnes, 1925).

Способы откладки яиц отличаются у долгоножек большим разнообразием и различной степенью специализации, которая изменяется в различных си-

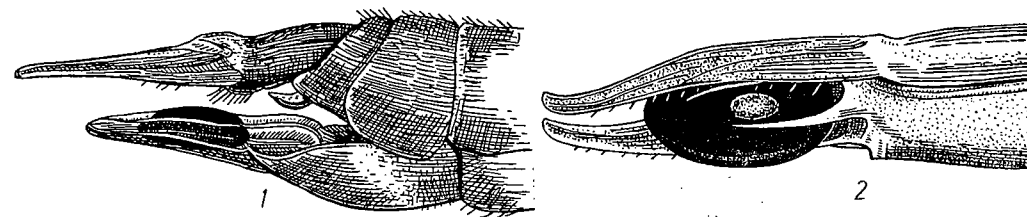


Рис. 84. Положение яйца в яйцекаде самок долгоножек перед откладкой. По Геммингсену.

1 — *Tipula* (s. str.) *oleracea* L., 2 — *T. (Lunaticipula) livida* v. d. Wulp.

стематических группах семейства в строгом соответствии с их экологическим типом (Webster, 1893).

У некоторых архаических долгоножек самки откладывают яйца непосредственно в воду. Это, по-видимому, наиболее примитивный и древний тип откладки яиц, который перешел к долгоножкам от их предков, жизнь которых проходила в непосредственной и тесной связи с водной средой. Откладка яиц в воду прудов и ключей характерна, например, для *Megistocera longipennis* Mcq. (Rogers, 1949). Самки его откладывают яйца в поверхностную водную пленку на некотором расстоянии от берега. Делая небольшие перелеты на расстояние 1.5—2 м, они периодически опускаются для этого на воду, оставаясь на одном месте не более нескольких секунд. По наблюдениям Кутбертсона (Cuthbertson, 1929a), самки некоторых *Tipula* L. сбрасывают яйца непосредственно в воду, пролетая танцующим полетом над ее поверхностью. Такой танцующий полет над небольшими мелкими водоемами можно нередко наблюдать у ряда видов группы «*lateralis*» и некоторых других, факультативно связанных в своем развитии с водной средой. Сходно ведут себя во время откладки яиц самки некоторых *Prionocera*, летающие низко над растениями на мокрых заболоченных площадях, а также самки *Tipula signata* Staeg., роняющие на лету яйца в мох, покрывающий пни и основания древесных стволов (Cuthbertson, 1929a). В этих случаях первичный тип откладки яиц в воду подвергается лишь незначительной модификации, обусловленной переходом долгоножек в преимагинальных фазах развития от водного к земноводному образу жизни, одной из форм которого является использование подушек сырого мха как среды обитания.

Принципиально иначе происходит откладка яиц у большинства долгоножек земноводного и почвообитающего типов: свободное сбрасывание яиц на субстрат, в котором будут развиваться личинки, в большинстве случаев сменяется активным внесением их с помощью яйцекада в толщу субстрата.

В земноводных группах самки откладывают яйца тоже на танцующем или прыгающем лету, держась в основном на высоте от 10—12 до 15—20 см над поверхностью почвы, причем полет их при этом имеет чрезвычайно своеобразный характер, напоминающий движения иглы швейной машины.

Опускаясь к поверхности почвы с загнутым почти вертикально вниз брюшком, самки на мгновение погружают вершину его в поверхностный слой почвы и снова поднимаются вверх, повторяя эту операцию много раз подряд. Вытянутые вниз задние ноги самок при этом попеременно то сгибаются (при приземлении), то выпрямляются (при взлете), выполняя функцию амортизаторов, принимающих на себя при ударе яйцеклада о землю тяжесть тела насекомого. Сделав ряд укулов поблизости один от другого, самки перелетают на новое место, и так продолжается до тех пор, пока они не отложат всего запаса имею-

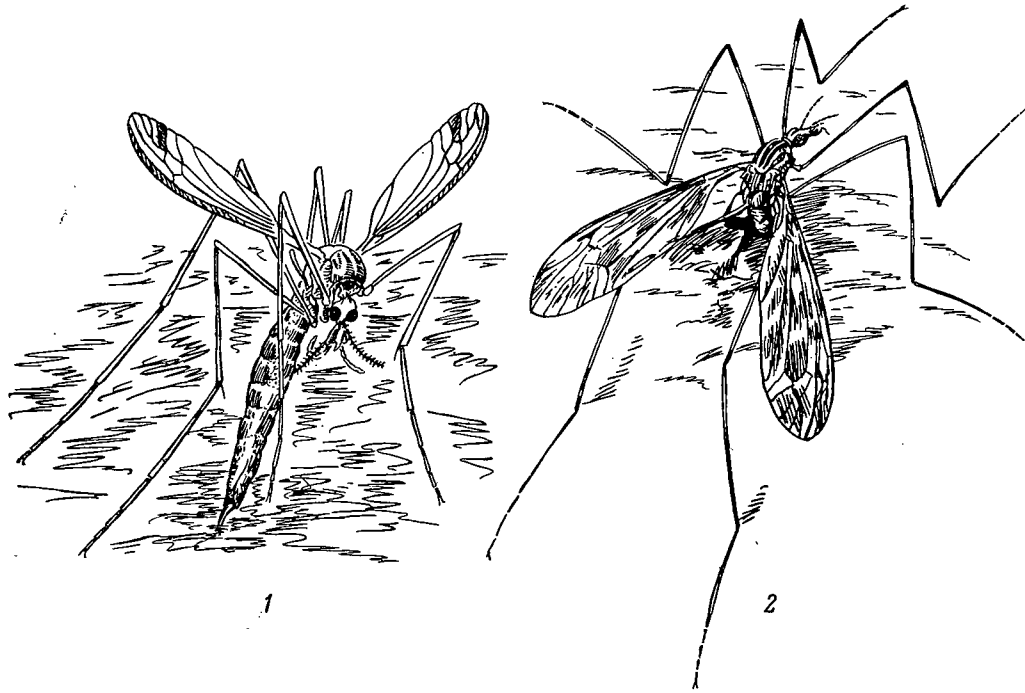


Рис. 85. Самки долгоножек за откладкой яиц. По Ленгерсдорфу, Маннгеймсу (1) и Геммингсену (2).

1 — мелкокладущая *Tipula* (s. str.) *oleracea* L., 2 — глубококладущая *T. (Vestiplex) scripta* Mg.

щихся у них зрелых яиц. Так проходит яйцекладка у *Tipula pruinosa* Wied., *T. solstitialis* Westh., *T. montium* Egg. и ряда других гигрофильных долгоножек земноводного комплекса.

У умеренно гигрофильных и мезофильных долгоножек почвообитающего комплекса (*Tipula* s. str., *Pterelachisus*, некоторые *Oreomyza*, *Nigrotipula*, большинство *Nephrotoma*) откладка яиц имеет более стационарный характер: самка при этом тоже строчит землю кончиком подогнутого вертикально вниз брюшка, но поднимается и опускается лишь на ногах, не прибегая к помощи крыльев, которые у нее в это время растопырены (рис. 85, 1). *Nephrotoma crocata* L. делает таким образом около 8 укулов в течение 2 минут, или в среднем по укулу за 15 секунд (Saunt, 1921). Яйца размещаются при этом в почве на глубине 1.5—2 мм, реже немного глубже, в связи с чем такая откладка яиц может быть названа мелкой. Отдельные случаи нахождения яиц на глубине до 15 мм, известные, например, у *Tipula paludosa* Mg. (Maercks, 1939a), объясняются откладкой их в трещины почвы.

В густом травостое, затрудняющем доступ комарам к почве, самки мелкокладущих видов долгоножек иногда просто разбрасывают яйца, которые частично остаются на растениях, частично осыпаются на поверхность почвы. Такие аномальные случаи описаны Зельке (Sellke, 1936) для *T. paludosa* Mg.

При большом количестве яиц растения и почва в местах откладки яиц приобретают такой вид, будто они посыпаны порошком (Schütte, 1899). Развиваются или гибнут эти яйца, неизвестно; более вероятно последнее, так как действие прямых солнечных лучей для них губительно (Кипенварлиц, 1939).

Механизм мелкой откладки яиц у долгоножек представляется в следующем виде: между двумя укулами в землю, когда вершина брюшка самки находится в воздухе, яйцо выводится из яйцевода через сфинктер в полость яйцеклада и продвигается там с помощью рудимента IX стернита в желобок, образованный вальвами; последние, а также VIII стернит при этом смещаются в более вентральное положение, чем обычно; в момент укула X тергит с церками загибается вниз, церки разводятся в стороны под острым углом друг к другу, выдавливая при этом в почву небольшую щель, в которую вводятся вальвы с лежащим как в ложке яйцом (рис. 84, 1); далее при извлечении яйцеклада наружу церки и вальвы принимают обычное положение, в связи с чем яйцо как бы счищается в почву. Между откладкой двух яиц у *T. variipennis* Mg. проходит в среднем 7—8 секунд.

Из яйцевода в полость яйцеклада, а из него в почву яйцо обычно выходит вперед задним тупым полюсом, снабженным у земноводных форм жгутиком (Robinson, 1956). Перед откладкой яйца вершина брюшка самки бывает слегка загнута вперед (вентрально), когда же она извлекается из почвы, то или выпрямляется, или, у некоторых видов (*T. hortulana* Mg., *T. pabulina* Mg. и др.), слегка выгибается назад (дорсально). С этим моментом связано появление очередного яйца в просвете между верхними и нижними створками яйцеклада (Hemmingen, 1956a).

Некоторые исследователи полагают, что каждый укол яйцекладом в почву сопровождается откладкой одного яйца (Wesenberg-Lund, 1913; Nielsen, 1925). На самом деле это не так. Как показал Геммингсен (Hemmingen, 1956a), большая часть укулов делается, так сказать, «вхолостую», и лишь меньшая часть их сопровождается откладкой яиц. О соотношении количества «холостых» и реальных укулов у *T. montium* Egg. дают представление следующие цифры, полученные Геммингсеном из четырех последовательных наблюдений:

Количество укулов	Отложено яиц
400	72
380	101
200	22
125	13

В одном из его опытов самка *T. marmorata* Mg. после 330 укулов отложила всего 33 яйца.

Геммингсен рассматривает «холостые» укулы как пробные, т. е. как проверку пригодности субстрата для развития потомства. Кроме того, они могут быть обусловлены и чисто механической причиной: в силу инерции, которая развивается самкой при откладке яиц, строчащие движения последней приобретают большую ритмичность; яйца же, в связи с различным положением их в яйцеводе, поступают в яйцеклад медленнее и не так регулярно. Поэтому между колющими движениями и откладкой яиц самкой нет полной синхронности и на каждое яйцо приходится по несколько укулов яйцекладом в почву, причем соотношение это у разных видов и на разных этапах откладки яиц довольно сильно варьирует. Так как самки делают одни укулы энергичнее и глубже других, можно предполагать, что первые являются реальной откладкой яиц, а вторые — «холостыми» (Needham, 1908); прямых подтверждений этому, однако, нет.

При мелкой откладке яйца размещаются в почве, за редкими исключениями, в одиночку или небольшими группами от 2 до максимум 4—5 штук в каждой.

Для мезофильных групп долгоножек (подроды *Odonatisca*, *Vestiplex*) характерна глубокая откладка яиц в почву. Геммингсен (Hemmingen, 1952, 1956a), детально изучивший ее, различает в ней четыре основных этапа:

1) сидя на поверхности почвы с расставленными ногами и растопыренными крыльями, самка последовательными толчками погружает отогнутое вниз под почти прямым углом брюшко в землю до самого его основания; при этом церки попеременно то смыкаются, то размыкаются под углом в 180° , образуя прямую линию, перпендикулярную продольной оси тела (рис. 85, 2);

2) выдавив таким образом в почве более или менее глубокий канал, нижняя часть которого служит яйцевой камерой, самка откладывает в нее яйца;

3) далее самка заделывает канал, извлекая винтообразными движениями из него брюшко наружу и делая одновременно такие же движения церками, как и на первом этапе;

4) вытянув наружу брюшко, она уколами церок вокруг устья канала окончательно заделывает его частичками почвы и разравнивает ее поверхность, чтобы замаскировать вход в канал; во время этой процедуры брюшко самки поворачивается вокруг своей продольной оси, а церки продолжают смыкаться и размыкаться.

При погружении яйцекада в почву и извлечении его наружу некоторые виды *Vestiplex* (например, *Tipula scripta* Mg.) делают церками до 300 сводящих и разводящих движений в минуту, а при заделке устья канала — 3—4 укола в секунду.

Глубина канала более или менее соответствует длине брюшка яйцекадающей самки, а иногда несколько превышает ее, например у *T. juncea* Mg. и *T. arctica* Curt., самки которых при откладке яиц нередко погружают в почву не только все брюшко, но и заднюю часть груди почти до основания крыльев. Глубина яйцевой камеры колеблется от четверти до половины, но чаще всего составляет около трети общей длины канала. У *T. juncea* Mg. она равна, например, 16,5 мм. Ширина камеры у этого вида немного уже (1—3 мм) полного развода церок его самки (2,9—3,6 мм). Все виды *Vestiplex* специально расширяют яйцевую камеру радиальными колебательными движениями вершины брюшка при разомкнутых церках; виды *Odonatisca* этого не делают.

По сравнению с мелкой глубокая откладка яиц долгоножками идет очень медленно. Так, у *Tipula excisa* Schum. на первый этап ее затрачивается 10, на второй — 30, на третий — 46 и на четвертый — 24 минуты, а суммарно 1 час 50 минут; в отдельных случаях третий этап затягивается до 100, четвертый — до 142 минут, а весь процесс в целом занимает 3 с четвертью часа. У *T. sexspinosa* Ried. продолжительность четвертого этапа может колебаться от 20 до 120 минут (Hemmingesen, 1956a).

При глубокой откладке яиц в один прием откладываются многочисленные яйца, число которых колеблется, например, у *T. juncea* Mg. от 17 до 80, а у *T. scripta* Mg. — от 29 до 43 в одной яйцевой камере; часть яиц при этом нередко сливается в довольно компактный комок.

Предварительная «разведка» субстрата самками имеет место и при глубокой откладке яиц. Самки *T. juncea* Mg., пролетая в танцующем полете над землей, периодически касаются ее с этой целью яйцекадом, а самки *T. scripta* Mg. даже слегка погружают в нее яйцекад; у обоих видов нередко наблюдается «холостое» погружение в почву половины, а то и всего брюшка без откладки при этом яиц.

Церки выполняют при глубокой откладке яиц ту же, но значительно усложненную роль, что и при мелкой, а вальвы не функционируют, так как яйца, выходя из генитального отверстия самки, свободно падают в полость яйцевой камеры.

Упрощенная глубокая откладка яиц свойственна некоторым ксерофильным *Lunatipula*, в частности *Tipula livida* v. d. Vulp и *T. lesnei* Pierre, а предположительно и некоторым другим видам этой группы. В этом случае самки тоже погружают в почву почти все или даже все брюшко, но вскоре извлекают его назад, не делая в почве специального канала и не обкалывая его устье яйцекадом, как это делают *Odonatisca* и *Vestiplex*. Кроме того, в отличие от последних, виды группы «*livida*» при каждом погружении брюшка в почву откладывают

всего одно яйцо, чем они приближаются к мелкокладущим видам. Для *Tipula livida* v. d. Vulp и родственных ему видов характерно, что после выхода яйца из генитального отверстия оно вводится в почву не вальвами, как у мелкокладущих видов, а церками (рис. 84, 2) (Hemmingesen, 1959, 1960). По-видимому, упрощенная глубокая откладка яиц в группе «*livida*» является одним из промежуточных этапов эволюции откладки яиц от мелкого к глубокому типу.

Еще более примитивный этап этого процесса описан у некоторых мезофильных *Oreomyza*. Например, самки *Tipula (Oreomyza) truncorum* Mg. при откладке яиц погружают брюшко в почву примерно до середины длины его II сегмента, но лишь на короткое время. Как и при мелкой откладке яиц, они размещают последние поодиночке, раздвигая обычным образом под острым углом вальвы и не выдавливая в почве специального канала. Такой способ откладки яиц может быть назван углубленным.

Как бы предваряя углубленную откладку яиц, в некоторых мезофильных группах долгоножек отдельные самки делают попытки глубже обычного погружать брюшко в почву, но не откладывают при этом яиц. Геммингсен (Hemmingesen, 1956a) наблюдал, как такую попытку делала самка вида *Tipula pseudoirrorata* Goetgh., принадлежащего к подроду *Pterelachisus* Rond., в котором яйца нормально откладываются мелко.

Наряду с усложнением способов откладки яиц, у ряда специализованных ксерофильных долгоножек имеет место вторичное упрощение их. Так, самки *Tipula fascipennis* Mg. разбрасывают яйца на поверхности почвы, причем их церки не принимают в этом участия и обычно погибают во время откладки яиц дорсально, чтобы не мешать их свободному выходу из яйцекада (Hemmingesen, 1960).

К сожалению, совершенно не исследованы особенности откладки яиц самками гребенчатоусых долгоножек в гнилую древесину. Судя по строению яйцекада, большинство их кладет яйца, по-видимому, неглубоко. Исключение, может быть, представляет собою *Tanyptera atrata* L., характеризующийся необычайно длинным и сильно склеротизованным яйцекадом и развивающийся в более твердой древесине, чем остальные представители подсемейства. Штейн (Stein, 1920) наблюдал в лаборатории, как самка этого вида погружала в гнилую древесину свое брюшко до уровня II сегмента.

Рефлекс откладки яиц возникает у самок большинства долгоножек лишь при контакте их яйцекада с почвой или водой, причем последняя вызывает его даже в почвообитающих группах; очевидно, это указывает на то, что вода была древней исходной средой развития преимагинальных фаз как самих долгоножек, так и их предков.

Самки почвообитающих долгоножек реагируют неодинаково на различную почву. Геммингсеном описан опыт, в котором половозрелым самкам долгоножки *Tipula montium* Egg. вместо мокрого ила, в который этот вид нормально кладет яйца, были предложены сухая и увлажненная просеянная почва и лесной перегной. Характерные уколы яйцекадом наблюдались только в варианте с мокрой почвой. Соприкосновение с другими твердыми субстратами не вызывает у большинства долгоножек рефлекса откладки яиц. Исключение составляет древесная *Dictenidia bimaculata* L., у которой, по наблюдениям Хехштеттера (Höchstetter, 1963), соответствующий рефлекс возникает при контакте яйцекада с гнилой древесиной. Предположительно это должно иметь место и у прочих *Stenophorinae*.

При декапитации у самок долгоножек часто наблюдается интенсивное абортное сбрасывание («выпрыскивание» из яйцекада) яиц, так как с удалением головы выключаются нервные центры, тормозящие этот процесс (Chiang et al., 1962). Это может быть использовано в экспериментальных работах. В лабораторных условиях многие долгоножки охотно откладывают яйца в насыщенную водой гигроскопическую вату.

Откладываться могут как оплодотворенные, так и неоплодотворенные яйца, но нормально развиваются лишь первые, вторые же вскоре ссыхаются и погибают, не дав личинок; случаи партеногенеза в семействе не зарегистрированы.

Во время откладки яиц долгоножки ведут себя еще спокойнее, чем обычно, и этот процесс в большинстве случаев можно легко наблюдать, подойдя к яйцекладущей самке почти вплотную. Для откладки яиц самки долгоножек исполь-

Таблица 7
Плодовитость самок долгоножек¹

Вид	Количество яиц на одну самку		Источник
	минимум—максимум	в среднем	
<i>Dolichopeza</i> sp.	100—140	—	Byers, 1961
<i>Oropeza</i> sp.	100—140	—	Там же
<i>Tipula luteipennis</i> Mg.	125—130	—	Савченко, 1966а
<i>T. variicornis</i> Schum.	158—165	—	Там же
<i>T. rufina</i> Mg.	—	148	Hemmingsen, 1952
<i>T. odontostyla</i> Sav.	—	80	Савченко, 1966а
<i>T. gimmerthali</i> Lack.	—	108	Там же
<i>T. subnodicornis</i> Ztt.	—	240	Coulson, 1962
<i>T. lateralis</i> Mg.	500—550	511	White, 1951
<i>T. couckeii</i> Tonm.	—	500	Савченко, 1966а
<i>T. solstitialis</i> Westh.	—	480	Там же
<i>T. marginata</i> Mg.	230—250	—	»
<i>T. pruinosa</i> Wied.	174—382	278	»
<i>T. conjuncta</i> Al.	250—450	350	Мищенко, 1936
<i>T. tenuicornis</i> Schum.	—	512	Ориг. данные
<i>T. fulvipennis</i> Deg.	272—350	311	Савченко, 1966а
<i>T. luna</i> Westh.	195—349	272	Там же
<i>T. maxima</i> Poda	438—472	—	»
<i>T. decipiens</i> Cz.	—	162	»
<i>T. irrequieta</i> Al.	—	730	Ориг. данные
<i>T. oleracea</i> L.	700—1316	750—850	Maercks, 1939а
<i>T. orientalis</i> Lack.	800—850	—	Ориг. данные
<i>T. czizeki</i> de Jong	415—487	455	Maercks, 1941b, 1941c
	430—1475	500	Ориг. данные
<i>T. paludosa</i> Mg.	300—832	—	Зорина, 1955
	300—1307	350—550	Maercks, 1939а
	до 546	500	de Jong, 1925а
	448—490	—	Rennie, 1917
<i>T. bidens</i> Bergr.	100—120	—	Савченко, 1966а
<i>T. variipennis</i> Mg.	167—262	—	Там же
<i>T. pseudovariipennis</i> Cz.	354—548	—	»
<i>T. pontica</i> Sav.	329—398	—	»
<i>T. hortulana</i> Mg.	145—368	—	Ориг. данные
<i>T. truncorum</i> Mg.	—	82?	»
<i>T. pseudopruinosa</i> Str.	—	218	Савченко, 1966а
<i>T. hemiptera</i> Mnnhs.	—	368	»
<i>T. saginata</i> Bergr.	253—307	—	Hemmingsen, 1965
<i>T. vernalis</i> Mg.	230—350	—	de Jong, 1925а
<i>T. helvola</i> Lw.	—	160	Ориг. данные
<i>T. lunata</i> L.	—	150	Савченко, 1966а
<i>T. talysensis</i> Sav.	319—349	—	Там же
<i>T. juncea</i> Mg.	—	121	»
<i>Nephrotoma lindneri</i> Mnnhs.	246—699	477	»
<i>N. scurra</i> Mg.	—	114?	»
<i>N. maculata</i> Mg.	—	77?	Schnauer, 1931
<i>N. maculata</i> Mg.	50—177	100	Maercks, 1939а
<i>N. flavescens</i> L.	174—287	245	Зорина, 1955
<i>Dictenidia bimaculata</i> L.	—	397	Ориг. данные
<i>Phoroctenia vittata</i> Mg.	200—400	300	Lovett, 1915
<i>Tanyptera atrata</i> L.	—	288	Ориг. данные

¹ Приведенные данные следует считать ориентировочными и в основном несколько заниженными, так как они получены путем вскрытия самок, которое дает представление лишь об относительной, а не абсолютной плодовитости.

зуют те же биотопы и тот же субстрат, в которых будут развиваться их личинки. Субстратом могут служить вода, мокрый ил, почва различной влажности и механического состава, подушки мхов, а также гниющая древесина различных древесных пород. В общем же среда, используемая долгоножками для откладки яиц, значительно уже, чем у других типулоидных. Долгоножки не кладут яиц в высшие грибы, как это делают многие лимонииды (Lindner, 1958b) или в растительные ткани, как некоторые цилиндротомиды (Peus, 1952). По-видимому, не привлекает их для этой цели также древесина сосны и некоторых других хвойных.

Продолжительность периода откладки яиц различными видами семейства определяется в основном продолжительностью их лета. Чем она больше, тем дольше встречаются в природе яйцекладущие самки данного вида. У *Tipula paludosa* Mg. период откладки яиц длится около двух недель (Maercks, 1941a), у некоторых других видов меньше — от 5—6 до 8—10 дней. Благоприятная погода удлиняет период откладки яиц, неблагоприятная — укорачивает.

Плодовитость. Общее представление о плодовитости самок долгоножек дает табл. 7. У разных видов она колеблется от нескольких десятков до тысячи и более, в среднем же составляет 250—350 яиц на одну самку (Rogers, 1933). Плодовитость видов, способных к массовым размножениям (*Tipula paludosa* Mg., *T. czizeki* de Jong), по-видимому, выше средней.

Причины, обуславливающие плодовитость долгоножек, еще почти не изучены. Как и у других насекомых, она должна зависеть как от условий существования предшествовавшего, так и от режима питания яйцекладущего поколения. На большее значение последнего для *T. paludosa* Mg. указывает Меркс (Maercks, 1939a): в годы депрессии вида самки менее плодовиты, чем в годы массовых размножений. Резко снижается плодовитость долгоножек в результате их поражения болезнями и паразитами.

Продолжительность жизни. Индивидуальная жизнь долгоножек довольно коротка. Роджерс (Rogers, 1933) определяет ее в три недели, что явно завышено. По де Йонгу (de Jong, 1925a), *T. paludosa* Mg. может жить до 14 дней. Зельке (Sellke, 1936), однако, оспаривает даже этот срок и исчисляет его для неопулировавших самцов *T. paludosa* при 21° и подкормке их тростниковым сахаром в 7—12, а без подкормки в 4.5—5.5 дня. У автора в лаборатории самцы *Nephrotoma lindneri* Mnnhs., *Tipula nubeculosa* Mg., *T. variipennis* Mg. и некоторых других видов семейства жили при комнатной температуре и подкормке сахарным сиропом до 7—9, а без подкормки — от 3.5 до 5—6 дней. Еще короче — соответственно 6 и 2—4 дня — срок жизни неарктических видов *Oropeza* (Byers, 1961).

Первыми у долгоножек начинают отмирать самцы, а затем уже самки. Внешне отмирающие особи мало отличаются от жизнедеятельных, только вершины крыльев у них иногда обтрепаны, а тергиты брюшка самок, спавшиеся после откладки яиц, заходят латерально на стерниты. По Зельке (Sellke, 1936), *T. paludosa* Mg. перед гибелью делает крыльями беспорядочные движения, как если бы у него были удалены жужжальца (потеря равновесия), а затем падает на спинку, судорожно вздрагивая при этом лапками и нижнечелюстными щупиками. Самки *T. oleracea* L. нередко погибают, отложив лишь около 2/3 имевшегося у них в яичниках запаса зрелых яиц.

-ЯЙЦО

Яйца гело- и геобионтных долгоножек нейклеидоического типа. Подобно яйцам хрущей и шелкоунов они активно адсорбируют из почвы воду и за счет ее значительно увеличиваются как в весе, так и в объеме. Динамика этого процесса видна из следующих данных, полученных Зельке (Sellke, 1936) для яиц *Tipula paludosa* Mg. (размеры яиц даны в мм):

	Длина	Ширина
После откладки	1.049	0.395
Через 1 день	1.078	0.414
Через 3 дня	1.143	0.473
Перед выходом личинки	1.174	0.496

Особенно интенсивно увеличиваются яйца в первые три дня, далее этот процесс замедляется, но не приостанавливается до конца их развития. Неоплодотворенные яйца адсорбируют воду значительно медленнее, чем оплодотворенные. По данным того же автора, у *T. paludosa* Mg. на десятый день их длина достигает всего 1.096, а ширина 0.437 мм.

В связи с неиклейдоичностью яиц гело- и большинства геобионтных долгоножек важнейшее условие их нормального развития — достаточно высокая влажность почвы. Яйца *T. paludosa* Mg., например, развиваются лучше всего при содержании не менее 2 г воды на каждый грамм воздушно-сухой торфяной почвы (табл. 8).

Таблица 8

Влияние влажности торфяной почвы на жизнеспособность яиц *Tipula paludosa* Mg. (Maercks, 1939a)

Влажность почвы (в %)	Гибель яиц (в %)		
	свежеотложенные яйца	1—2-дневные яйца	4—6-дневные яйца
16.7	100	99	88
33.3	100	89	59
50.0	30	29	21
66.7	8	15	20
75.0	10	30	28
80.0	—	40	37
82.5	—	75	—
85.7	—	—	—

Снижение влажности почвы замедляет развитие яиц долгоножек, если же она снижается до уровня мертвого запаса — они начинают ссыхаться и вскоре гибнут от потери влаги. Ссыхание сопровождается вначале односторонним уплощением яйца, а затем образованием вмятины на месте уплощения. Недавно отложенные яйца в общем менее устойчивы к недостатку влаги, чем более развитые (Maercks, 1939a). Например, при помещении в сухой воздух яиц *T. oleracea* L. ссыхание их начинается: в возрасте до

$\frac{1}{4}$ часа после откладки — через 2—4 минуты, в возрасте около $\frac{1}{4}$ часа — через 10—25 минут; в возрасте более 24 часов живут при относительной влажности воздуха 75% около одного дня, а при относительной влажности воздуха 90% — даже до 2—3 дней (Laughlin, 1958a).

Значительно выше устойчивость яиц к недостатку влаги у некоторых ксерофильных долгоножек из подрода *Lunatipula*. Например, у *T. lesnei* Pierre яйца не ссыхаются даже при недельном пребывании на воздухе (Hemmingsen, 1958).

На временное затопление водой яйца различных видов геобионтных долгоножек реагируют неодинаково. Яйцам влаголюбивого *T. czizeki* de Jong оно не только не вредит, но, способствуя повышению влажности почвы, даже улучшает условия их развития (Maercks, 1941c). С другой стороны, 5—7-дневные яйца более сухолюбивого *T. paludosa* Mg. после 1—2-дневного пребывания в воде развиваются на 3 дня дольше, чем нормально, причем 45% их погибает, а после 4-дневного пребывания они гибнут все (Зорина, 1955).

Продолжительность развития яиц у различных видов долгоножек неодинаковая. При оптимальной влажности и температуре около 20—22° она равна, по наблюдениям автора, для *Nephrotoma lindneri* Mnnhs. и *N. rossica* Ried. 10—12, а по наблюдениям де Йонга (de Jong, 1925) для *N. pratensis* L. и *N. crocata* L. — 14 дням; у *Tipula oleracea* L. яйца развиваются 7, у *T. lateralis* Mg. — 6—7 (White, 1951), а у *T. conjuncta* Al. — всего 4—5 дней (Мищенко, 1936). Близкие данные для других видов семейства приводит Хехштеттер (Höchstetter, 1963):

<i>Tipula luna</i> Westh.	10 дней
<i>T. marginata</i> Mg.	11 »
<i>T. solstitialis</i> Westh.	5 »
<i>T. maxima</i> Poda	13 »
<i>Nephrotoma scurra</i> Mg.	9 »

Большое влияние на продолжительность развития яиц оказывает температура. Температурный порог их развития довольно высокий: у *Tipula paludosa* Mg. он равен 8—10°, у *T. czizeki* de Jong — 3—15°. Быстрее всего — за 7.7 дня — яйца *T. paludosa* Mg. развиваются при оптимальной для этого вида температуре 25°; при повышении температуры до 27.7° развитие их затягивается на 1.5 дня, а при 31.4—33.8° вообще приостанавливается и они погибают (Sellke, 1936). Если температура ниже 25°, развитие яиц *T. paludosa* затягивается: при 15.6° — до 12, при 14.5° — до 15 и при 13.5° — до 17 дней (Maercks, 1939a).

Развитие яиц у большинства долгоножек приходится на летние месяцы. В одних случаях оно идет непрерывно, в других — прерывается на значительный срок диапаузой. На лето впадают в диапаузу, например, яйца палеарктических *Nephrotoma maculata* Mg., *N. submaculosa* Edw., *Tipula vernalis* Mg., *T. fascipennis* Mg., *T. lunata* L. (de Jong, 1925a; Höchstetter, 1963), а также яйца неарктического *T. simplex* Doane (Packard, Tompson, 1924). Продолжительность летней диапаузы у видов палеарктической фауны равна примерно 105—109 дням. Так, из яиц, отложенных 10 мая, отрождение личинок начинается у *Nephrotoma maculata* Mg. 27, а у *Tipula vernalis* Mg. — 23 августа (de Jong, 1925a). Хехштеттеру (Hochstetter, 1963) не удалось искусственно прервать летнюю диапаузу яиц, подвергая их действию различных температур и повышенной влажности. Поэтому ее следует, вероятно, считать наследственно зафиксированной и обусловленной в настоящее время лишь эндогенными факторами.

Для многих (а возможно, и всех) позднелетних видов семейства характерна зимняя диапауза яиц. Де Йонгом она установлена, например, для *Tipula czizeki* de Jong и *T. luteipennis* Mg., а Хехштеттером — для *T. pagana* Mg. В отличие от летней, при зимней диапаузе развитие яиц начинается с осени, сразу же после их откладки, а зимовать в них остаются зародыши (Theowald, 1957a). Зимующие яйца отличаются чрезвычайной холодостойкостью. Так, многократное замораживание до —15, —18° с последующим оттаиванием не причиняет вреда зимующим яйцам *T. czizeki* de Jong. Зимняя диапауза яиц факультативна и может быть легко прервана путем повышения температуры до 18.5—21.9° (Sellke, 1936).

Недиапаузирующие яйца долгоножек характеризуются достаточно высокой жизнеспособностью. Так, по подсчетам Коулсона (Coulson, 1962), у *T. subnodicornis* Ztt. 72—78% их дает личинок и лишь 11—18% погибает вследствие нарушения нормального хода развития эмбриона. Намного ниже жизнеспособность диапаузирующих яиц, значительная часть которых в течение лета нередко погибает. У *T. vernalis* Mg. до 80% их гибнет еще до начала развития эмбриона и лишь около 5% — с зародышем внутри (de Jong, 1925a).

Особенности развития яиц гидро- и ксилобионтных форм семейства не исследованы.

Плотный темнопигментированный хорион, покрывающий яйца долгоножек, не позволяет вести снаружи наблюдения за развитием в них зародыша, которое легко прослеживается, например, в светлых полупрозрачных яйцах лимонид (Lindner, 1959).

ЛИЧИНКА

Отрождение. Перед отрождением личинки наблюдается пульсация яйца, которая может продолжаться в течение нескольких часов. Затем хорион его лопаются дорсально в сагитальной плоскости от тупого переднего конца до середины длины. Извиваясь и делая вращательные движения задним концом туловища, молодая личинка освобождается от хориона; при этом она помогает себе верхними челюстями, хватаясь ими за неподвижные частички почвы. У *Tipula paludosa* Mg. на выход личинки из яйца затрачивается обычно от 5 до 7 минут (Sellke, 1936). Отродившаяся личинка сейчас же приступает к питанию, являющемуся ее основной жизненной функцией.

Экологические группы. Браунс (Brauns, 1954a, 1954c) подразделил личинок долгоножек на три основные экологические группы: 1) обитателей разлагающихся древесных пней и стволов; 2) обитателей поверхностного слоя лесной почвы и 3) обитателей поверхности коры пней и оснований древесных стволов, поросших мхом. Рассчитанная только на фауну древесных насаждений, схема Браунса, конечно, совершенно недостаточно отражает все многообразие связей личиночных форм долгоножек со средой их обитания. Применительно к семейству в целом она нуждается в значительном расширении и уточнении.

В зависимости от среды, в которой отрождаются, живут и развиваются личинки долгоножек, их можно ориентировочно подразделить на: 1) гидробионтных (водных); 2) гелобионтных (земноводных); 3) бриобионтных (мохообитающих); 4) геобионтных (почвообитающих); 5) литобионтных (камнеобитающих) и 6) ксилобионтных (древесинопитающих). Так как личиночная фаза — наиболее продолжительная из всех фаз развития долгоножек, то ее принадлежность к одной из перечисленных групп определяется и общий экологический тип отдельных видов семейства.

Облигатных гидробионтов среди личинок современных долгоножек известно немного. К числу их относятся, например, личинки тропического *Megistocera longipennis* Mcq., живущие между водорослями в известковых ключах, родниках и прудах Центр. Америки и Флориды (Rogers, 1949). В палеарктической фауне гидробионтами являются личинки европейского *Tipula saginata* Bergr., встречающиеся между водорослями в холодных горных ключах (Theowald, 1957a), личинки *T. cheethami* Edw., *T. simulans* Sav. и *T. gorizensis* Str., живущие в водных мхах, и личинки *Tipula* sp., обитающие в горных ручьях Ферганского хребта в Киргизской ССР (Гиляров, 1949). К числу облигатных гидробионтов можно отнести и личинок некоторых восточноазиатских *Tipulodina*, обитающих в гидротельмах — своеобразных непересыхающих микроводооемах в дуплах старых деревьев, которыми изобилуют тропические и субтропические леса (Alexander, 1931a; Кривошеина, 1972г).

Возможно, что к гидробионтам относятся также личинки *Arctotipula* (Савченко, 1961а). По наблюдениям в различных районах Сибири и Дальнего Востока, они нередко встречаются на прибрежных мелководных участках небольших таежных рек, где заселяют кочки под водой на глубине 20—40 см.

В одних случаях личинки гидробионтных видов долгоножек свободно плавают в воде, змеевидно изгибая туловище, в других — держатся преимущественно в толще водных мхов, в третьих — ползают по дну водоемов; как правило, для дыхания они всплывают, выставляя на поверхность воды единственную пару своих дыхалец, расположенную на последнем сегменте туловища.

Как формы, переходные от гидро- к гелобионтным, можно рассматривать личинок *Prionocera turcica* F. и дальневосточного *Tipula conjuncta* Al., живущих на болотах под тонким слоем воды; они держатся между кустиками сфагнома и других болотных растений. При временном повышении уровня воды на болоте (например, после дождей) они могут плавать в ней, как обычные водные формы, переселяясь с глубоких на более мелкие места.

Типичными гелобионтами являются личинки очень многих видов долгоножек, обитающие в насыщенной водой заболоченной почве, а также в мокром иле или под различными покрытиями на их поверхности (детрит, опавшая древесная листва, мох и т. п.) по берегам ручьев, ключей, прудов и других небольших мелких водоемов. Большинство личинок этой экологической группы принадлежит к архаическим и примитивным систематическим подразделениям семейства. Это различные *Platytipula*, *Schummelia*, *Nippotipula* Mats., *Yamatotipula*, *Acutipula* и *Beringotipula*, а предположительно также *Angarotipula*. Более крупные из гелобионтных личинок нередко устраивают в мокрой почве вертикальные норки диаметром с палец, особенно характерные, например, для *Tipula maxima* Poda.

На открытых пространствах встречаются лишь немногие гелобионтные

личинки долгоножек (*T. lucifera* Sav., виды группы «*lateralis*» и некоторые другие), большинство же из них обитает под пологом древесных насаждений или хотя бы в густых зарослях кустарников.

По-видимому, все гелобионтные личинки могут в старших возрастах вести факультативно водный образ жизни, что указывает в историческом аспекте на их близкую филогенетическую связь с гидробионтными формами. В небольших водоемах между водяными растениями иногда встречаются плавающими гелобионтные личинки *T. lateralis* Mg., *T. coerulescens* Lask. и *T. montium* Egg., на основании чего Гетгебуэр (Goetghebuuer, 1930) и Коулсон (Coulson, 1959) считают их типично водными. Личинок гелобионтного *T. lateralis* Mg. можно нередко находить в береговой зоне водоемов, где они сидят, зарывшись передней частью туловища в ил, а заднюю выставляя из воды. В воде иногда живут личинки *T. pruinosa* Wied. и ряда других земноводных долгоножек, в том числе крупные *T. maxima* Poda, которых Гербиг (Gerbig, 1913) находил под камнями, мхом и древесным опадом на дне ручьев. Степень гидрофильности различных видов гелобионтных личинок варьирует. Например, у *T. maxima* Poda она больше, чем у *T. lateralis* Mg. и родственных ему видов.

Из прибрежной зоны, являющейся основным местом их обитания, гелобионтные личинки долгоножек попадают в водоемы по большей части пассивно. Обычно их сносит туда водой во время паводков или ливневых дождей (Pomeisel, 1953).

Бриобионты имеются среди личинок многих *Dolichopezinae* и некоторых *Tipulinae*. Из первых в подушках мхов, покрывающих пни, древесные стволы, болотные кочки, берега водоемов, скалы и отдельные камни, лежащие в русле ручьев, живут и развиваются личинки различных *Dolichopeza*, а из вторых — преимущественно различные *Savtshenkia*, *Mediotipula* и некоторые *Pterelachisus*, а факультативно также отдельные гелобионтные *Yamatotipula*, *Schummelia*, *Acutipula* и *Tipula* s. str. Находить бриобионтных личинок можно как в настоящих мхах (*Musci*), так и в печеночниках (*Hepatiaceae*), примерный список которых приводится в табл. 9.

В Сев. Америке личинки *Oropeza* встречаются более чем в 25 видах мхов из родов *Sphagnum*, *Tetraphis*, *Atrichum*, *Fissidens*, *Dicranella*, *Dicranum*, *Hedwigia*, *Mnium*, *Amblystegium*, *Brachytecium*, *Entodon*, *Hypnum*, *Plagiothecium*, *Eurhynchium* и др., а также по меньшей мере в 5—6 видах печеночников из родов *Calypogeia*, *Geocalyx*, *Scapania* и др. (Byers, 1961).

Как в Палеарктике, так и в Неарктике бриобионтные личинки чаще всего заселяют различные виды гипновых (сем. Нурпасае) и отчасти сфагновых мхов (сем. *Sphagnaceae*), значительно реже и менее интенсивно — представители других семейств.

Некоторые бриобионтные личинки долгоножек являются одновременно и гидробионтами, так как живут только в водных и реже полуводных мхах (*Tipula cheethami* Edw., *T. simulans* Sav., *T. gorizensis* Str. *T. saginata* Bergr.). Другие обитают преимущественно на суше и наземных мхах, но в основной массе также отличаются высокой гидрофильностью. Наиболее влаголюбивые из наземных форм могут, подобно гелобионтам, вести факультативно водный образ жизни. В небольших водоемах между водорослями иногда встречаются, например, личинки *T. rufina* Mg., нормально обитающие во влажных наземных мхах. С другой стороны, у некоторых бриобионтных личинок явственно выражена противоположная тенденция. В более сухом мхе, чем другие бриобионты, развиваются, например, личинки палеарктического *T. signata* Staeg. и некоторых неарктических *Oropeza*. Теовальд (Theowald, 1957a) находил личинок *Tipula marmorata* Mg. почти всегда в сухих или даже очень сухих условиях, причем не только в подушках мхов, но и под ними в сухой глине, что указывает на наличие у этого вида тенденции к переходу от бриобионтного к геобионтному образу жизни. Такая же тенденция проявляется у личинок бриобионтного *T. odontostyla* Sav. (Савченко, 1965б).

Таблица 9

Местообитания бриобионтных личинок палеарктических долгоножек

Вид	Микробиотоп	Источник
<i>Dolichopeza albipes</i> Str.	Печеночники <i>Alicularia scalaris</i> Steph., <i>Pellia</i> sp., мох <i>Sphagnum</i> sp.	Beling, 1878 Theowald, 1957a
<i>Prionocera turcica</i> Lw.	Мох <i>Sphagnum</i> sp.	Chiswell, 1956
<i>Tipula variicornis</i> Sch.	Печеночник <i>Pellia</i> sp.	Theowald, 1957a
<i>T. cheethami</i> Edw.	Печеночник <i>Pellia</i> sp., мох <i>Eurhynchium riparioides</i> Jean. et Whit.	Bryce, 1956
<i>T. simulans</i> Sav.	Мох <i>Cratoneurum commutatum</i> (Hedw.) Roth.	Савченко, 1966a, 1966г
<i>T. macrocera</i> Ztt.	Мхи <i>Mnium</i> sp., <i>Sphagnum</i> sp., <i>Polytrichum</i> sp.	Brindle, 1960
<i>T. gorizienstis</i> Str.	Мхи <i>Fontinalis antipyretica</i> (L.) Hedw., <i>Brachythecium rivularae</i> (Bruch), <i>Hydrohypnum dilatatum</i> (Wils.) Loeske, <i>Eurhynchium irriguum</i> Loeske	Савченко, 1966г
<i>T. rufina</i> Mg.	Мох <i>Hydroamblystegium irriguum</i> (Wils.) Loeske	Савченко, 1966a
<i>T. marmorata</i> Mg.	Мхи <i>Dicranum</i> sp., <i>Hypnum</i> sp.	Theowald, 1957a
<i>T. obsoleta</i> Mg.	Мхи <i>Bryum ventricosum</i> , <i>B. capillare</i> L.	Савченко, 1966a
<i>T. benesignata</i> Mnhhs.	Мхи <i>Amblystegium varium</i> (Heshv.) Lindb., <i>Cratoneurum filicinum</i> (Hedw.) Roth., <i>Brachythecium salebrosum</i> Br., <i>Eurhynchium</i> sp.	Савченко, 1963, 1966a
<i>T. odontostyla</i> Sav.	Мхи <i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.), <i>Madot-heca platyphylla</i> (Lk.), <i>Loeskella nervosa</i> (Schw.), <i>Pterygynandrum filiforme</i> Hedw., <i>Amblystegiella subtilis</i> (Hedw.) Loeske, <i>Cratoneurum filicinum</i> (Hedw.) Roth., <i>Isothecium myurum</i> (Poll.) Brid., <i>Brachythecium velutinum</i> (Hedw.)	Савченко, 1965б, 1966a
<i>T. pagana</i> Mg.	Мхи <i>Mnium</i> sp., <i>Sphagnum</i> sp.	Brindle, 1960
<i>T. subnodicornis</i> Ztt.	Печеночники <i>Diplophyllum albicans</i> Steph., <i>Ptilidium ciliare</i> Steph.	Coulson, 1962
	Мхи <i>Hypnum</i> sp., <i>Sphagnum</i> sp., <i>Polytrichum</i> sp.	Brindle, 1960
	Мхи <i>Amblystegium juratzkanum</i> Schimp., <i>Brachythecium rivulare</i> Bruch.	Савченко, 1966a
<i>T. lateralis</i> Mg.	Мхи <i>Isothecium myurum</i> Brid., <i>Cratoneurum filicinum</i> (Hedw.), <i>Hydrohypnum</i> sp. (? <i>luridum</i>)	Савченко, 1966a
<i>T. maxima</i> Poda	Мох <i>Cratoneurum filicinum</i> (Hedw.)	Там же
<i>T. vittata</i> Mg.	Печеночник <i>Pellia</i> sp.	Theowald, 1957a
<i>T. oleracea</i> L.	Мох <i>Fontinalis</i> sp.	Brindle, 1958a, 1958b
<i>T. bidens</i> Bergr.	Мхи <i>Hygrosamblystegium irriguum</i> (Wils.) Loeske, <i>Loeskella narvosa</i> (Schw.) Loeske, <i>Pterygynandrum filiforme</i> Hedw., <i>Mnium cuspidatum</i> Hedw., <i>Brachythecium velutinum</i> (Hedw.), <i>Eurhynchium circina</i> Lum. (Brid.), <i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	Савченко, 1966a, 1966б
<i>T. pauli</i> Mnhhs.	Мхи <i>Isothecium myurum</i> Brid., <i>Thuidium</i> sp.	Girschner, 1883
<i>T. irrorata</i> Mcq.	Мох <i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	Савченко, 1966a
<i>T. truncorum</i> Mg.	Мох <i>Eurhynchium striatum</i> Schimp.	Там же
<i>T. saginata</i> Bergr.	Печеночник <i>Chiloscyphus rivularis</i> (Schard.) Loeske, Мох <i>Eurhynchium riparioides</i> (Hedw.)	Hemmingsen, 1965

Для питания некоторые бриобионтные личинки выползают из подушек мха на их поверхность. Одни (*Oropeza*) делают это только ночью, другие (*Dolicho-peza*) — днем (Буегс, 1964). Передвижение личинок по поверхности мха осуществляется при помощи верхних челюстей, которыми они хватаются за стебельки или за какую-нибудь другую опору, чтобы затем подтянуть тело вперед.

Геобионтные личинки характерны для большинства умеренно гигрофильных, мезофильных и ксерофильных видов рода *Tipula*, а также для родов *Nigrotipula* и *Nephrotoma*. В зависимости от характера размещения в среде обитания они в свою очередь могут быть подразделены на две подгруппы: эндо- и эпигеобионтов (стратобионтов). Первая подгруппа включает обитателей толщи почвы, вторая — личинок, обитающих не столько в почве, сколько на ее поверхности под гниющей подстилкой из опавшей листвы, растительным детритом и подушками мхов.

Эндогеобионты заселяют преимущественно открытые пространства, где влажность поверхностного слоя почвы подвержена значительным колебаниям. Они встречаются обычно на лугах или пустырях с низкорослой травянистой растительностью, не мешающей самкам откладывать в почву яйца, реже на пахотных угодьях, включая освоенные под сельскохозяйственное использование торфяники. К числу эндогеобионтов относятся, например, личинки *Tipula* s. str. (*T. paludosa* Mg., *T. czizeki* de Jong, *T. oleracea* L. и др.), *Odonatisca* (*T. juncea* Mg. и др.), ряда альпийских *Vestiplex* (например, *T. sexspinosa* Ried.), отдельных *Lunatipula* (например, *T. vernalis* Mg.), *Nigrotipula nigra* L. и некоторых *Nephrotoma* (*N. scalaris* Mg., *N. lindneri* Mnhhs., *N. maculata* Mg. и др.). За немногими исключениями эндогеобионтным личинкам свойственна умеренная гигрофильность, мезофильность или даже тенденция к существованию в умеренно аридных условиях.

Эпигеобионты обитают главным образом под пологом древесных насаждений или хотя бы под защитой зарослей кустарников, где влажность поверхностного слоя почвы благодаря роли подстилки отличается в течение всего года большей выравненностью, чем на открытых пространствах. К эпигеобионтам относятся многие *Pterelachisus*, *Oreomyza*, *Lunatipula* и *Nephrotoma*.

Резкой грани между эндо- и эпигеобионтными личинками нет. Смена стадий взрослыми долгоножками обычно сопровождается и изменением условий обитания их личинок. В связи с этим, например, в горных условиях у некоторых *Oreomyza* (*Tipula truncorum* Mg.) и *Vestiplex* (*T. scripta* Mg.) при выходе последних из-под полога древесных насаждений на открытые субальпийские луга личинки могут соответственно превращаться из эпи- в эндогеобионтов.

Аналогичный процесс, который Гиляров (1951) называет «сменой ярусности», имеет место в тундре, где наблюдается тенденция к выходу личинок долгоножек из почвы на поверхность. Этот процесс выражен обычно тем ярче, чем больше насыщена почва водой и чем сильнее развит ее лишайниково-моховой покров. Так, в лишайниково-кустарничковой тундре (мощность дернины около 2 см) личинки долгоножек ведут эндогеобионтный образ жизни, а в мохово-лишайниковой тундре (мощность дернины около 8 см) в почве остается не более 11.3% их, основная же масса (88.7%) переходит к эпигеобионтному образу жизни (Стебаев, 1962).

В отличие от гело- и бриобионтных форм, геобионтные личинки долгоножек даже факультативно не способны вести водный образ жизни. На участках, залитых водой слоем толщиной менее 1 см, взрослые личинки *Tipula paludosa* Mg. выживают, например, не дольше 20 дней, а при слое воды в 1 см — всего 6—7 дней. Все это время они сидят в вертикальном положении, зарывшись головой в землю и выставив для дыхания наружу вершину брюшка (Кипенварлиц, 1939). На орошаемых землях после напуска воды гибель личинок наступает уже через 2—3 дня (Силантьев, 1931). Личинки *Nephrotoma*, которых автор настоящей работы неоднократно находил на дне дренажных колодцев (куда они, очевидно, случайно выпадают из почвы), даже после извлечения из воды в основной своей массе тоже неизбежно погибают.

Очевидно, с необходимостью геобионтных личинок к пребыванию под водой связана их малочисленность в поймах рек, подвергающихся затоплению во время паводка. Так, в пойме Днепра около Киева и в окр. села Казаревичи Дымерского района Киевской обл. обычно встречаются лишь единичные личинки *Nigrotipula nigra* L. и *Nephrotoma scalaris* Mg. в количестве от 0.03 до

0.05 особи в среднем на 1 м². Аналогичные данные имеются также для террас поймы Днепра в районах Киева и Верхнеднепровска, заселенность которых геобионтными личинками долгоножек не превышает 0.1 и 0.13 особи в среднем на 1 м² (Крышталь, 1956). Ввиду того, что геобионтные личинки становятся активными уже при низких температурах, на них должны пагубно действовать даже ранневесенние паводки, не оказывающие, по Крышталью (1955), вредного влияния на других почвенных насекомых, находящихся в это время еще в состоянии зимнего оцепенения.

Полностью утратив первичные связи с водной средой, геобионтные личинки долгоножек нередко обнаруживают тенденцию к ксилобионтному образу жизни. К числу геобионтов, способных факультативно жить и развиваться в разрушившихся гнилых пнях или в трухе, заполняющей развилки стволов листовых деревьев, по наблюдениям автора, относятся, например, *Tipula truncorum* Mg., *Nigrotipula nigra* L. и *Nephrotoma pratensis* L., а возможно, и некоторые другие виды *Nephrotoma* Mg. Древесина, в которой они встречаются, находится обычно в фазе предельного разложения и глубокой гумификации, которую Мамаев (1960) называет «лумбрицидной». На этой фазе древесины, по Мамаеву, кроме личинок долгоножек, заселяют дождевые черви (Lumbricidae), энхитреиды (Enchitreidae), двупарноногие многоножки (Diplopoda), мокрицы (Oniscoidea), а по Браунсу (Brauns, 1954b), также ногохвостки (Collembola) и личинки комаров-толстоножек (Bibionidae), которые, вынося органические вещества из древесины в почву и внося в древесину значительное количество минеральных частиц, осуществляют перемещение первых со вторыми. В связи с этим грань между фаунами почвы и подстилки, с одной стороны, и гнилой древесины — с другой в значительной мере стирается,¹ что и способствует переходу геобионтных личинок долгоножек в разряд факультативных ксилобионтов.

Возможно, что одним из этапов перехода геобионтов к факультативно ксилобионтному образу жизни является своеобразное обитание личинок *Tipula cinereocincta* Lund., принадлежащего к группе типично геобионтных долгоножек, под подушками мха на поверхности коры при самом основании стволов старых листовых деревьев (Brauns, 1954a).

За исключением немногих специализированных ксерофильных форм (*T. lesnei* Pierre и некоторых других), эндогеобионтные личинки долгоножек могут жить и нормально развиваться лишь при достаточно высокой влажности. Для личинок *T. paludosa* Mg. оптимальная влажность равна 100%. При более низкой влажности они быстро убывают в весе за счет испарения воды через покровы тела. Так, в опытах Гилярова (1949), потеря взрослыми личинками *T. paludosa* Mg. веса при 23.5° и относительной влажности воздуха 52—56% составляла в течение 1 часа 4%, 3 часов — 9% и в течение 8 часов — 19% от их первоначального веса. Большая потеря влаги неизменно приводит личинок к гибели; в воздушно-сухой почве личинки *T. paludosa* Mg. живут не более 3—4 дней (Зорина, 1955).

Высокая влаголюбивость эндогеобионтных личинок долгоножек определяет их распределение в почве. Как правило, они всегда многочисленнее там, где влажность почвы выше, и наоборот. Хорошей иллюстрацией этого положения служат данные, полученные Зориной в Ленинградской обл. при обследовании почв на зараженность их личинками *T. paludosa* Mg.:

Влажность почвы (в %)	Личинок на 1 м ²
49.0	56
25.0	28
12.9	10—18
11.2	10
10.4	2

¹ Несколько упрощая экологическую схему, Браунс (Brauns, 1953b) включает вообще всех обитателей подстилки и гнилых пней в состав почвенной фауны.

Высокой влаголюбивостью эндогеобионтных личинок долгоножек определяется также их отношение к различным типам почв. Более тяжелые и водонепроницаемые сырые почвы заселены ими всегда сильнее более легких, хорошо дренируемых почв. Личинки осенней долгоножки *T. czizeki* de Jong обычно наиболее многочисленны на сырых низинных торфяниках, подверженных в осенне-зимний период и весной затоплению водой; с торфяными почвами связаны также личинки *Nigrotipula nigra* L. По данным Зориной для Ленинградской обл. численность личинок *Tipula paludosa* Mg. снижается в следующем ряду почвенных разностей: торф — среднеподзолистые супесчаные — суглинистые аллювиальные — среднеподзолистые легкосуглинистые; наоборот, личинки *Nephrotoma maculata* Mg. предпочитают среднеподзолистые суглинистые почвы.

Наименее пригодны для жизни большинства эндогеобионтных личинок долгоножек легкие водопроницаемые песчаные почвы, с которыми в личиночной фазе связаны лишь немногие специализированные виды семейства. Псаммофилами являются, например, *Tipula juncea* Mg. и другие виды *Odonatisca* Sav.; к пескам приурочены также некоторые *Nephrotoma* Mg., в частности *N. submaculosa* Edw.

К реакции почвы эндогеобионтные личинки долгоножек относятся, по-видимому, индифферентнее, чем к влажности. Так, на кислых почвах численность личинок *Nephrotoma maculata* Mg. лишь ненамного больше, чем на нейтральных. Личинки *Tipula paludosa* Mg. могут в одинаковой степени заселять и кислые (pH=4.5—5.0), и нейтральные почвы (pH=7.0) (Зорина, 1955). Пересаженные из кислой почвы (pH=5.4) в почву, обработанную известью в целях ее подщелачивания (pH=8.5), взрослые личинки этого вида продолжают нормально развиваться и окукливаются в обычные сроки (Sellke, 1936). С другой стороны, личинки *T. luna* Westh. явно предпочитают кислые почвы с pH=3.9—6.4 (Freeman, 1964), а некоторые другие виды семейства тяготеют, наоборот, к богатым известью щелочным почвам (Griff, 1962). Отношение различных видов семейства к реакции почвы является, следовательно, сугубо специфическим.

Первое время после отрождения из яиц эндогеобионтные личинки долгоножек живут в дернине у самой поверхности почвы. Ночью они в массе выходят на поверхность, а по утрам после выпадения росы могут заползать и на растеня. Во влажную пасмурную погоду молодые личинки *T. paludosa* Mg. нередко встречаются на поверхности почвы даже днем (Sellke, 1936). Период открытого образа жизни продолжается у личинок *T. paludosa* Mg. от 14 до 20 дней. Позже они зарываются в почву, где остаются в течение всей дальнейшей жизни. Тут личинки держатся преимущественно в верхнем слое на глубине до 5 см и лишь при его пересыхании перемещаются ниже, на глубину до 10, редко до 15 см. Более глубокие горизонты почвы заселяются лишь личинками отдельных ксерофильных видов долгоножек. Так, личинок *T. lesnei* Pierre чаще всего можно находить на глубине 5—15, а также ксерофильного *T. juncea* Mg. — даже на глубине 15—20 см от поверхности (Hemmingsen, 1958, 1959).

В поисках пищи и оптимальной влажности эндогеобионтные личинки долгоножек прокладывают в почве ходы, располагающиеся в ней обычно без всякого видимого порядка. Внутри ходов личинки могут сидеть и вверх, и вниз головой; они могут также поворачиваться в ходах, причем передняя и задняя половина их туловища, прижимаясь друг к другу, сначала принимают параллельное положение, а затем, при волнообразных сокращениях всего тела, голова и вершина брюшка меняются местами (Sellke, 1936).

Нормально личинки в почве движутся только вперед, причем очень медленно; пятиться назад они начинают лишь столкнувшись с каким-либо препятствием, а также при внезапном нападении врагов.

Способ передвижения эндогеобионтных личинок долгоножек в почве отличается большей примитивностью. В первом возрасте, благодаря своим незначительным размерам, они используют для передвижения естественную скважность почвы. В старших возрастах передвижение личинок, сопровождающееся активным раздвиганием частиц почвы, осуществляется по так называемому «гидравлическому» типу, подробно исследованному и описанному Гиляровым (1949).

Передвижение в почве личинки *T. paludosa* Mg. может быть расчленено, по Гилярову, на четыре фазы: 1) фиксация заднего конца туловища в прокладываемом ходе; 2) увеличение расстояния между передним и задним концами туловища путем активного выноса первого из них вперед; 3) фиксация положения переднего конца туловища и 4) подтягивание заднего конца туловища вперед с сокращением расстояния между ним и головой (рис. 86). На первой фазе за счет сокращения соответствующих мышц повышается гидростатическое давление внутриполостной жидкости в туловище личинки; задний конец его при этом утолщается, упирается спинными и боковыми выростами стигмального поля в свод, а подталкивателем — в дно хода, и оказывается как бы закрепленным в нем.

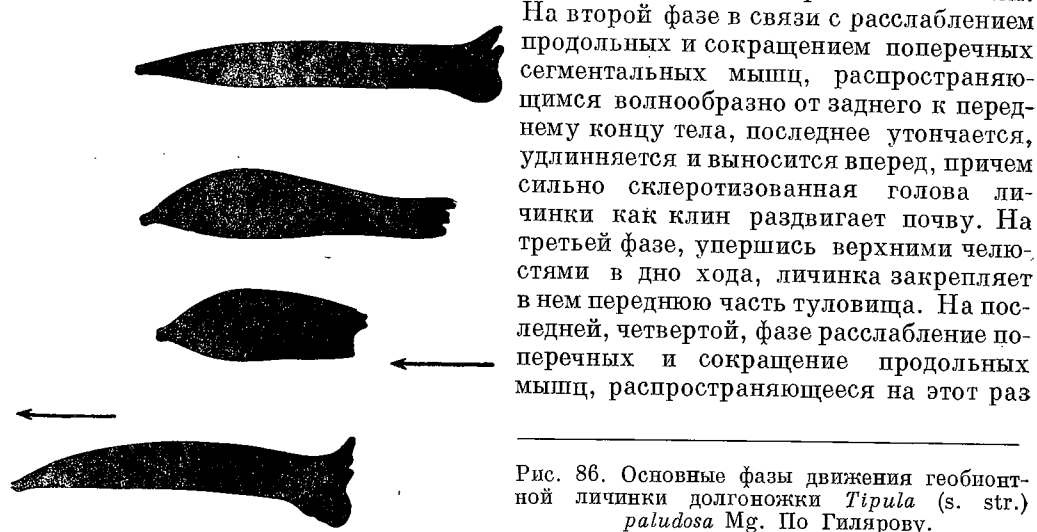


Рис. 86. Основные фазы движения геобионтной личинки долгоножки *Tipula* (s. str.) *paludosa* Mg. По Гилярову.

спереди назад, ведет сначала к утолщению переднетульи, расширяющего ход, а затем к подтягиванию вперед задней части туловища, что облегчается втягиванием циркумстигмальных выростов и подталкивателя в анальный сегмент. Далее весь процесс повторяется сначала. Движение личинки в почве осуществляется, таким образом, путем последовательных изменений длины и толщины разных участков ее туловища вследствие перемещения в нем внутриполостной жидкости.

Как указывает Гиляров, «гидравлический» способ передвижения позволяет эндогеобионтным личинкам долгоножек прокладывать ходы лишь в относительно рыхлых и влажных почвах, легко поддающихся деформации. Для сильно уплотненных и сухих почв он мало пригоден, чем отчасти и объясняется низкая численность эндогеобионтных личинок в почвах такого типа.

Роясь в почве и пропуская ее через кишечник, эндогеобионтные личинки долгоножек подобно дождевым червям тем самым способствуют лучшему дренированию, аэрации и улучшению структуры почвы; кроме того, они удобряют ее своими экскрементами (Brauns, 1953a). Имеются наблюдения, что в связи с этим в местах массового появления личинок эндогеобионтных долгоножек на следующий год происходит повышение плодородия почвы и улучшаются условия роста и развития растений (Силантьев, 1931).

Иногда верхний слой почвы настолько разрыхляется личинками долгоножек, что растения, потеряв связь с ней, уже не могут сохранить свое нормальное положение и падают на ее поверхность.

В старых литературных источниках (Кулагин, 1923; Bodenheimer, 1923a; Галахов, 1931, и др.) имеются указания, что ночью старшевозрастные личинки долгоножек якобы могут в массе выходить для питания на поверхность почвы. Все эти указания относятся, однако, к гусеницам озимой и других подгрызающих совков, с которыми личинок долгоножек нередко смешивают.

Как показали специальные круглосуточные наблюдения, проведенные Зельке (Sellke, 1937) в лабораторных и полевых условиях, даже при очень сильном перенаселении почвы личинками долгоножек (до 3000 особей на 1 м²), последние выходят на поверхность в обычных условиях лишь единично в количестве не более 2—4.8% от общей их численности.

Отдельных эндогеобионтных личинок долгоножек можно видеть на поверхности почвы в любое время суток, но чаще ночью, а днем — преимущественно в пасмурную, сырую погоду, а также после сильных ливневых дождей, когда избыток влаги, затрудняя аэрацию почвы, ухудшает условия дыхания личинок. В засуху и при недостатке пищи в почве эндогеобионтные личинки иногда в массе выходят на поверхность и предпринимает в поисках корма миграции с одних площадей на другие (Якушев, 1931). Подобные передвижения личинок болютной долгоножки неоднократно наблюдались на северо-западе европейской части СССР.

По поверхности почвы эндогеобионтные личинки ползают довольно быстро, несмотря на отсутствие ног. Передвижение их осуществляется тут следующим образом. В задней части туловища почти синхронно с сокращением продольных мышц начинается волнообразное сокращение поперечной сегментальной мускулатуры. Под влиянием продольных сокращений 3—4 каудальных сегмента туловища втягиваются друг в друга, тогда как поперечные сокращения, распространяющиеся до грудного отдела личинки, выдвигают вперед переднюю часть ее туловища. Существенно при этом, что каудально туловище личинки укорачивается, а в целом в связи с волнообразными сокращениями поперечных мышц становится тоньше и поэтому вытягивается вперед. Продольные мышцы грудного отдела и средней части туловища личинки не принимают участия в ее передвижении по поверхности почвы (Sellke, 1936).

Как эндо-, так и эпигеобионтные личинки долгоножек отрицательно фототропичны. Будучи случайно вывернуты на поверхность, они в большинстве случаев сейчас же стараются зарыться назад в почву или подстилку. У эндогеобионтных личинок этот процесс происходит так. Личинка проталкивается переднетульем в какую-нибудь небольшую щель между частицами почвы, закрепляется в ней верхними челюстями и приподнимает вверх среднюю часть туловища. При этом видно, как в области грудного отдела личинки вперед волнообразно распространяются сокращения поперечных мышц. Первоначально личинка опирается о землю брюшком, но, как только грудной отдел погрузится в почву, она сейчас же поднимает брюшко почти вертикально вверх, так что оно свободно торчит в воздухе на 20—25 мм. Более слабые особи иногда остаются в таком положении на некоторое время. Обычно же за 1/2—2 минуты личинка успевает целиком зарыться в луговую почву. Сейчас же после погружения грудного отдела волнообразные сокращения мышц начинаются также в задней части брюшка и распространяются постепенно на все туловище личинки. При торчащем в воздухе брюшке личинка зарывается в почву исключительно за счет поперечных удлинений и укорочений (соответственно утончения и утолщения) передних сегментов. Таким образом, весь процесс зарывания личинки в почву построен на механическом принципе клина, чем долгоножки отличаются, например, от проволочников, тело которых при этом винтообразно вращается вокруг своей продольной оси (Sellke, 1936). На том месте, где личинка зарылась в почву, обычно остается небольшое круглое отверстие, ведущее в ее норку; такие отверстия особенно хорошо заметны на влажной почве после дождя.

В почве личинки долгоножек встречаются обычно не в одиночку, а отдельными группами из большего или меньшего количества особей, занимающих, однако, каждая свой обособленный микроучасток; в связи с этим размещение их не имеет гнездового характера, какой свойствен, например, личинкам Bibionidae и Lycoriidae.

Литобионтные личинки, заселяющие прослойки земли между камнями в каменистых россыпях, известны лишь в немногих систематических группах, например, у некоторых *Vestiplex* (*Tipula excisa* Schum. и др.) и у ряда южно-

африканских видов рода *Longurio* (Alexander, 1931a; Wood, 1952). Личинок этого экологического типа следует, по-видимому, рассматривать как специализованную ветвь обычных геобионтов, характеризующуюся повышенной ксерофильностью. Факультативно каменистые россыпи по берегам горных речек и ручьев могут заселять также личинки отдельных гелобионтов (*Tipula vittata* Mg., *T. tenuicornis* Schum.) и геобионтов (*Tipula* s. str.) видов.

Ксилобионты — экологически наиболее специализованная группа личинок долгоножек. В нее входят личинки всех *Stenophorinae* и *Dendrotipula*, а также некоторых *Pterelachisus* и *Lunatipula*, например, *Tipula irrorata* Mcq., *T. pseudoirrorata* Goetgh. и *T. selene* Mg.

Браунс (Brauns, 1954a) делит ксилобионтных личинок долгоножек на две подгруппы: 1) обитателей разрушающейся древесины бука, в которую он включает *Tanyptera atrata* L., и 2) обитателей разрушающейся древесины всех вообще лиственных древесных пород, включающую остальных гребенчатоусых и *Tipula irrorata* Mcq.

Такая группировка ксилобионтов, однако, не оправдана, так как все они, независимо от их систематического положения, могут встречаться в разрушающейся древесине самых разнообразных твердых и мягких лиственных древесных пород, принадлежащих к ботаническим родам *Acer*, *Aesculus*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Castanea*, *Fagus*, *Populus*, *Platanus*, *Robinia*, *Prunus*, *Pirus*, *Quer-*

Т а б л и ц а 10

Древесные породы, в которых развиваются личинки ксилобионтных долгоножек

Вид	Древесная порода	Источник
<i>Tipula irrorata</i> Mcq.	Ольха, тополь, липа, граб и др.	Савченко, 1966a
<i>T. pseudoirrorata</i> Goetgh.	Ель	Ориг. данные
<i>T. selene</i> Mg.	Береза	Theowald, 1957a
	Ива	Chiswell, 1956
	Бук	Mannheims, in litt.
<i>T. flavolineata</i> Mg.	Клен, ольха, тополь, дуб	Theowald, 1957a
	Бук	Schmitschek, 1953
<i>Dictenidia bimaculata</i> L.	Береза, бук, дуб, ива	Theowald, 1957a
	Липа, осокорь, белая акация	Савченко, 1966a
	Береза	Beling, 1873
	Ива	Kaltenbach, 1874
<i>D. pictipennis</i> Portschi.	Ольха	Ориг. данные
<i>Phoroctenia vittata</i> Mg.	Береза	Lundström, 1907
	Ольха, тополь	Anthon, 1908
	Слива	Lovett, 1915
<i>Stenophora fastuosa</i> Lw.	Липа	Ориг. данные
<i>C. elegans</i> Mg.	Платан	Mannheims, 1950
	Яблоня	Theowald, 1957a; Scherf, 1958
<i>C. festiva</i> Mg.	Бук	Kaltenbach, 1874
<i>C. ornata</i> Mg.	Бук	Mannheims, 1950
	Яблоня	Theowald, 1957a; Scherf, 1958
<i>C. pectinicornis</i> L.	Тополь, ива	Kaltenbach, 1874
	Бук	Mannheims, 1950; Pasterjik, 1907
	Дуб, яблоня	Theowald, 1957a; Scherf, 1958
<i>C. flaveolata</i> F.	Клен	Zetterstedt, 1851
<i>C. guttata</i> Mg.	Конский каштан	Савченко, 1966a
<i>Tanyptera atrata</i> L.	Липа, тополь	Nördlinger, 1848
	Ольха	Rossi, 1882
	Бук	Brauns, 1954a; Mannheims, in litt.
	Бузина	Coe, 1941
	Береза	Theowald, 1957a
	Береза, слива	Gerbig, 1913
	Береза	Theowald, 1957a
<i>T. nigricornis</i> (Mg.)	Береза	Там же

cus, Sambucus, Salix, Tilia и Ulmus (табл. 10). В частности, личинки *Tanyptera atrata* L., которых Браунс связывает только с разрушающейся древесиной бука, заселяют древесину по меньшей мере еще семи древесных пород. Большинство ксилобионтных личинок долгоножек отдает, однако, явное предпочтение лиственным древесным породам перед хвойными. В еловой трухе до сих пор найдены, например, лишь личинки *Tipula psaeudoirrorata* Goetgh., а в гнилой древесине сосны личинки долгоножек, по-видимому, вообще не развиваются.²

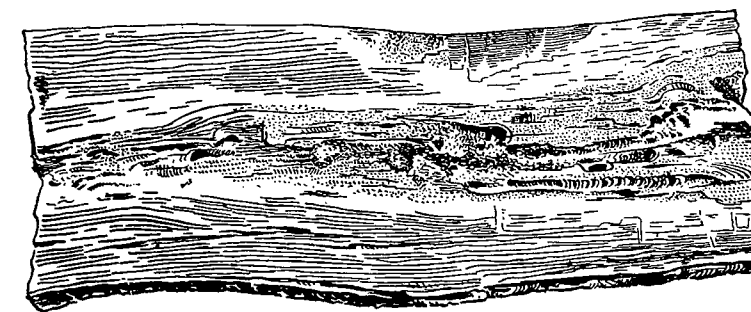
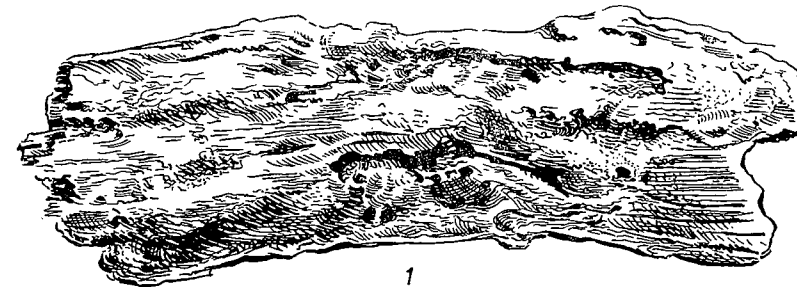


Рис. 87. Ходы сапроксилобионтных личинок долгоножек в древесине. По Браунсу.

1 — *Dictenidia bimaculata* L., 2 — *Tanyptera atrata* L.

Наблюдения автора и литературные данные (Мамаев, Соколов, 1960; Мамаев, 1961; Кривошеина, 1972a, 1972b, 1973, 1974) позволяют подразделить ксилобионтных личинок долгоножек на две подгруппы в зависимости от степени разрушения древесины, в которой они обитают. В первую подгруппу входят личинки, которые заселяют древесину, находящуюся в третьей (предельной), или, по терминологии Мамаева, «лумбрицидной», фазе разрушения, во вторую — обитатели древесины, находящейся во второй, или «луканидной», фазе разрушения, которая характеризуется присутствием, наряду с личинками долгоножек, личинок жуков-рогачей (Lucanidae) и шелкоунов (Elateridae), а также появлением многоножек-диплопод и муравьев.

Поскольку ксилобионтные личинки долгоножек, за исключением немногих видов, могут прокладывать свои ходы лишь в сравнительно мягкой древесине (рис. 87, 1), на первой, или «церамбицидной» фазе ее разложения могут факультативно встречаться только некоторые наиболее специализованные формы. Обычно заселение древесины личинками долгоножек начинается лишь после исчезновения из нее личинок жуков-дровосеков (Cerambycidae) и златок (Buprestidae), способных прогрызать ходы в достаточно твердом и плотном субстрате.

² Указания Остен-Сакена (Osten-Sacken, 1877) на нахождение личинок неарктического *Phoroctenia vittata angustipennis* Lw. в пнях секвойи не нашли в дальнейшем подтверждения (Alexander, 1920a).

В сильно разложившейся древесине, превратившейся в основном в гнилую аморфную труху («лумбрицидная» фаза) обитает подавляющее большинство ксилобионтных личинок долгоножек (Schimitschek, 1954). Они заселяют, например, старые 9—10-летние пни и колоды, которые не рассыпаются лишь потому, что их сдерживает снаружи, как чехлом, кора, а также гнилые дупла и заполненные трухой развилки древесных стволов. В гнилых пнях и колодах наиболее обычны *Tipula selene* Mg., *Dictenidia bimaculata* L. и *D. pictipennis* Portsch., в дуплах — различные *Stenophora* (*C. fastuosa* Lw., *C. ornata* Mg., *C. pectinicornis* L. и др.), а в развилках стволов — *Tipula irrorata* Msc. Личинки долгоножек, заселяющие древесину на «лумбрицидной» фазе ее разложения — наиболее примитивные ксилобионты, сравнительно мало уклонившиеся в сторону специализации от факультативных ксилобионтов из почвообитающих групп семейства. Некоторые из них, например *T. selene* Mg. и *Dictenidia bimaculata* L., могут даже развиваться не в самой древесине, а около гнилых пней в смешанной с древесной трухой земле, как это наблюдается и у ряда почвообитающих форм.

В древесине, которая уже подверглась частичному разложению и размягчению, но еще полностью не утратила своей обычной структуры («луканидная» фаза), обитают лишь немногие личинки долгоножек. Чаще всего их можно находить в 6—8-летних гниющих, насыщенных водой древесных пнях и колодах, а также в стоящих стволах погибших или даже еще живых, но сильно пораженных древесиноразрушающими грибами деревьев.

Для древесины в «луканидной» фазе очень характерны личинки *T. flavolineata* Mg. На Сев. Кавказе они весьма обычны в буковых пнях. В Центр. Европе Шмитчек (Schmitschek, 1953) находил их в ходах личинок жука-рогача *Platycerus caraboides* L. на нижней стороне буковых колод, обращенной к земле. Хорошим биологическим индикатором древесины бука, заселенной личинками *Tipula flavolineata* Mg., служит зеленая окраска, обусловленная жизнедеятельностью древесных грибов-дискомицетов *Chlorosplenium aeruginosum* D. W. и *Ch. aeruginosum* Kart.

В отмирающих, но еще стоящих на корню древесных стволах, а иногда и в пнях, чаще всего обитают личинки *Tanyptera atrata* L. В первом возрасте они встречаются обычно непосредственно под корой, а в старших — также и в более глубоких слоях древесины. По Браунсу (Brauns, 1951, 1954d), древесина заселяется личинками *T. atrata* L. главным образом в состоянии так называемого «белого гниения», биологическими индикаторами которого служат грибы-гименомицеты из родов *Polyporus* Mich., *Fomes* Gill. и некоторых других.

Характерной особенностью личинок *T. atrata* L. является то, что они, в отличие от большинства других ксилобионтов семейства, способны прокладывать ходы не только в размягченной гниением, но иногда также в отмирающей твердой древесине (Alexander, 1919a), которая еще только вступает в первоначальную «церамбицидную» фазу разложения (рис. 87, 2). Отмечены случаи повреждения личинками *T. atrata* L. свежизготовленных оконных рам и других древесных изделий (Zacher, 1927). Таким образом, их можно рассматривать как истинных ксилобионтов, тогда как остальные личинки долгоножек, обитающие только в более или менее сильно разложившейся древесине, являются собственно не ксило-, а сапроксилобионтами. Из всех ксилобионтных личинок долгоножек личинки *T. atrata* L. достигли, следовательно, наиболее высокого уровня специализации. Не исключено, что среди личинок других видов *Tanyptera*, биология которых не изучена, обнаружатся формы с еще более высокой специализацией, способные развиваться в твердой древесине не только в мертвых или отмирающих, но и живых листовенных древесных породах. Тенденция к переходу из размягченной древесины в твердую проявляется также у личинок *Tipula flavolineata* Mg. (Cuthbertson, 1926c), но в более слабой степени.

Поразительна способность безногих и тяжеловесных личинок долгоножек (исключая, по-видимому, ксилобионтных) свободно ползать по гладким вертикальным поверхностям. Личинки гидробионтного *Tipula saginata* Bergg.,

например, легко выползают из стеклянных аквариумов (Hemmingsen, 1965), а личинки гелобионтного *T. maxima* Poda без особого труда поднимаются по стеклу на высоту до 10 см (Höchstetter, 1963); хорошо ползают по стеклянным стенкам и личинки геобионтного *T. truncorum* Mg. Единственным условием является достаточная влажность покровов тела личинок. В сухой среде вертикальные препятствия становятся для них непреодолимыми.

Развитие и рост. В течение индивидуальной жизни личинки всех долгоножек проходят четыре возраста (II, III, IIII, LIV), отделенные друг от друга линьками. Линькам предшествуют изменения внешнего вида личинок: циркумстигмальные выросты у них делаются более короткими и тупыми, стигмальное поле выпячивается, а голова полностью втягивается в переднюю часть, так как грудной отдел позади нее вздувается; окраска груди становится более темной, почти черной. Перед самой линькой сквозь старую кожу начинают просвечивать щетинки, волоски и другие наружные образования личинки следующего возраста. В момент линьки передняя треть или половина туловища личинки начинает спазматически дергаться из стороны в сторону, голова все более и более смещается на брюшную сторону. Примерно через 2—3 минуты после начала этих движений кожа лопается вдоль середины спинки сразу же позади головы. Проходит еще несколько секунд и молодая, почти прозрачная и нежная личинка, вытащив голову из старой головной капсулы, выползает через образовавшийся разрыв шкурки наружу, освобождаясь от нее волнообразными движениями туловища. Сброшенная шкурка нередко тут же поедается. Общая продолжительность линьки в различных систематических группах семейства варьирует. У *Tipula paludosa* Mg. она равна 30—40 минутам (Sellke, 1936).

Продолжительность развития личинок разных возрастов неодинакова. Минимум времени обычно затрачивается на прохождение первого, а максимум — на прохождение последнего возраста. В целом можно считать, что каждый последующий возраст требует для развития больше времени, чем предыдущий. Личинки *T. lateralis* Mg. развиваются, например, в I возрасте 9, а во II — 10, в III — 13 и IV — 18 дней (White, 1951). Темпы развития личинок некоторых *Tipula* s. str. показаны ниже в табл. 11.

Таблица 11

Продолжительность развития (в днях) разновозрастных личинок некоторых *Tipula* s. str. (Maercks, 1939a)

Вид	Возраст			
	I	II	III	IV
<i>Tipula paludosa</i> Mg.	9—12	23—25	47—50	131—134
<i>T. oleracea</i> L.	9—12	18—21	26—29	60—63

У большинства долгоножек развитие личиночной фазы продолжается около 10—11 месяцев (все моновольтинные виды, кроме позднеосенних); реже общая продолжительность его равна округленно 4—5 (позднеосенние *Savtshenkia*, *Platytipula*, *Tipula* s. str.) и лишь в немногих случаях (поливольтинные виды группы *Tipula lateralis* Mg., некоторые бивольтинные *Savtshenkia* Mnhhs. и *Tipula* s. str.) — всего 1.5—3.5 месяца.

Растут личинки долгоножек очень быстро (рис. 88). Например, у *Tipula oleracea* L. вес личинок первых трех возрастов в среднем удваивается каждые 3—4 дня. Особенно интенсивен рост в начале каждого послеличного периода. В I—III возрастах личинки *T. oleracea* L. прибавляют в весе непрерывно, в IV же возрасте примерно за неделю до окукливания вес их уменьшается на 40—50% от достигнутого ранее максимума, что, по Лафлину (Laughlin, 1960),

по-видимому, связано со значительным расходом пластических резервов на формирование куколки.

Кроме общего увеличения веса и размеров тела личинок, в межлиночные периоды увеличивается также длина их головной капсулы. Ширина последней изменяется, однако, только во время линьки, оставаясь в течение всего межлиночного периода константной. Это позволяет использовать ширину головной капсулы как индекс для возрастной диагностики личинок (Hemmingsen, 1965). При каждой очередной линьке головная капсула удлиняется примерно в 1.4—

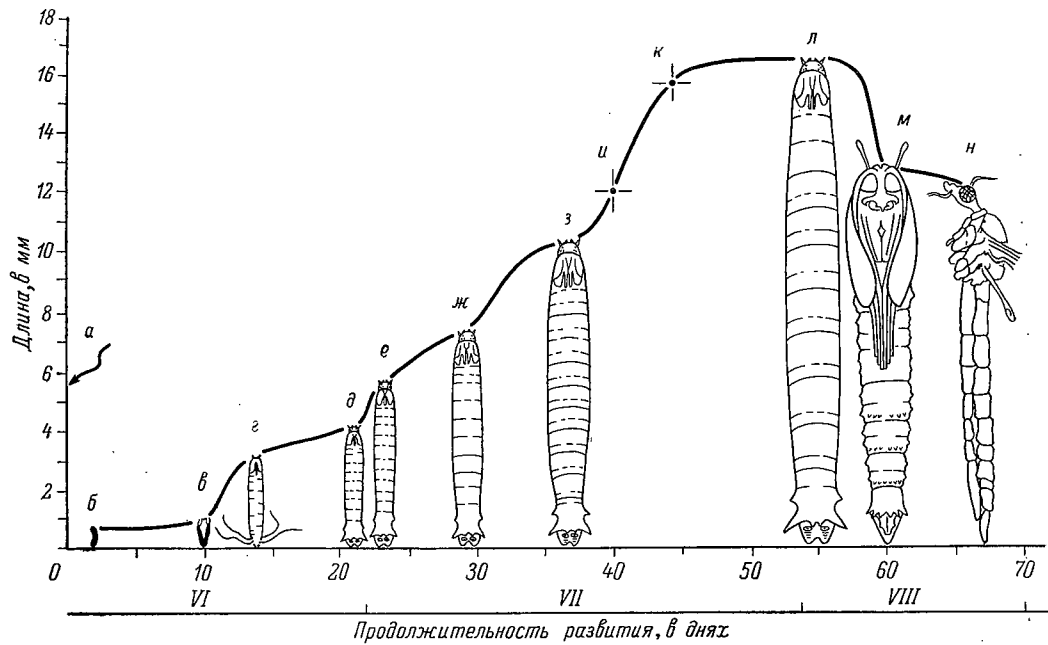


Рис. 88. Динамика роста и развития преимагинальных фаз долгоножки *Oropesa* sp. По Байерсу.

а — время откладки яйца, б — яйцо, в — отрождение личинки, г — личинка I возраста, д, е — личинки II возраста, ж — личинка III возраста, з — молодая личинка IV возраста, и, к — индикаторы роста, л — взрослая личинка IV возраста, м — куколка, н — взрослое насекомое (самка).

1.5 раза, подчиняясь в этом отношении правилу, установленному для закономерностей роста гусениц чешуекрылых насекомых еще Дайером (Dyar, 1890).

П и т а н и е. С быстрым ростом личинок долгоножек связана их большая прожорливость. Например, личинки *Tipula paludosa* Mg. при благоприятных условиях могут съедать за сутки значительно больше пищи, чем весят сами (Силантьев, 1931).

Питание личинок начинается сразу же после отрождения из яиц и продолжается в течение всей их жизни, прекращаясь временно на периоды линек и окончательно — за несколько дней до окукливания.

По типу питания личинки долгоножек — сапрофаги с преобладанием в одних случаях фито-, в других — зоосапрофагии. Зоофагия, характерная, например, для личинок лимоний из подсемейства Pediciinae, у личинок долгоножек наблюдается лишь как исключение.

Гидробионтные личинки долгоножек питаются как богатым органическими веществами донным илом и разлагающимися растительными остатками, так и живыми растениями, поедая различные водоросли и мхи; мелкие животные, которых Гиляров (1949) находил в экскрементах водной *Tipula* sp. из ручьев Ферганского хребта, поедаются личинками, по-видимому, лишь случайно вместе с растительной пищей и как корм не специфичны для них.

Условные гидробионты поедают главным образом болотную почву и ил, но при случае могут питаться и живыми растениями. Такой тип кормовых связей

отмечен, например, у личинок некоторых *Prionocera*, а также у личинок дальневосточного *Tipula conjuncta* Al., питающихся облигатно торфяной почвой, а факультативно — корешками риса (Мищенко, 1936).

Все облигатные бриобионты (*Dolichozeza*, *Oropeza*, *Savtshenkia* и др.) — типичные фитофаги, питающиеся за счет тех мхов, в подушках которых они живут. При этом они поедают лишь листочки своих кормовых растений, не трогая их стебельков. Мхам они отдают явное предпочтение перед печеночниками. Если, например, личинки неарктического *Dolichozeza americana* Needh. живут в сообществе мха *Mnium punctatum* с печеночником *Pellia epiphylla*, то поедают преимущественно первый, практически пренебрегая вторым (Byers, 1964). Разлагающиеся растительные остатки и почвенный перегной играют в кормовом рационе бриобионтных личинок второстепенную роль.

Для гелобионтов характерна преимущественно сапрофагия. По Криспу и Ллойд (Crisp, Lloyd, 1954), кишечник гелобионтных личинок содержит или один ил, или смесь его с различными разлагающимися растительными остатками, удельный вес которых нередко весьма значителен. В кишечнике личинок неарктического *Tipula abdominalis* Sav. Александер (Alexander, 1920a) находил также мелкие нитчатые и диатомовые водоросли (*Diatoma*, *Navicula* и др.), попавшие в него, очевидно, вместе с илом. Факультативно гелобионты питаются и живыми высшими растениями. Случаи фитофагии, отмеченные, например, Уайтом (White, 1951) у личинок *Tipula lateralis* Mg., а Куваймой (Kuwayama, 1946) у близко родственного этому виду *T. latemarginata* Al., наблюдаются у гелобионтов чаще всего в старших возрастах и обычно вызываются более или менее резкими отклонениями условий их существования от свойственного им экологического стандарта.

В соответствии с кормовыми ресурсами биотопа как у брио-, так и у гелобионтных личинок смена кормовых связей может иногда происходить и в направлении перехода их к факультативной зоофагии. Вайан (Vaillant, 1956) находил, например, в кишечнике личинок гелобионтного *T. lateralis* Mg. кроме диатомей, синезеленых водорослей и тканей цветковых растений также фрагменты личиночных и куколочных экзубиев бабочницы *Pericoma* sp. (сем. Psychodidae), а в кишечнике бриобионтного *T. goriziensis* Str. — головные капсулы личинок лимоний (сем. Limoniidae) и хирономусов (Chironomidae). Поедание личинкой *T. lateralis* Mg. жирового тела личинки лимоний из рода *Limnophila* Mcq. наблюдалось Бриндлом (Brindle, 1958a), а личинки хирономуса — Чизуэллом (Chiswell, 1956). Вайану (Vaillant, 1956) удавалось доводить до окукливания старшевозрастных личинок *T. lateralis* Mg., кормя их исключительно личинками хирономид.

Более специализированные гелобионты и все без исключения эпигеобионтные личинки долгоножек являются в основном сапрофитофагами, питаясь в древесных насаждениях гниющей листовенной подстилкой, а в тундрах — разлагающимся растительным детритом, обильно покрывающим тут почву. В опавших древесных листьях личинки выедают более мягкую ткань (рис. 89), часто оставляя нетронутой только ажурную сеть мелких жилок. Иногда листья поедаются личинками насквозь, причем поедается не только мякоть, но и жилки (Brauns, 1953), особенно часто при недостатке корма. Как показали наблюдения над *Tipula maxima* Poda, питаются одними жилками личинки не могут. В таких случаях они быстро теряют в весе и погибают (Priesner, 1961). Кормом для личинок могут служить листья различных древесных пород, которые поедаются, однако, не все одинаково охотно. Например, по Призеру (Priesner, 1961), личинки *T. maxima* Poda отдают явное предпочтение опавшим листьям грецкого ореха, ольхи, ясеня, ивы и граба, менее охотно поедают листья рябины и конского каштана и избегают листьев липы и ильма. Личинки *T. scripta* Mg. поедают листья ясеня и ольхи охотнее, чем листья дуба (Курчева, 1960).

При переваривании растительных остатков в кишечнике личинок долгоножек происходит биохимическое разрушение целлюлозы (Гиляров, 1939),

обеспечиваемое специальными целлюлозолитическими бактериями, обнаруженными в их слепой кишке. Папшон (Pachon, 1939) относит этих бактерий к виду *Plectridium spumaerum* Prév. et Poch., а Признер (Priesner, 1961), ссылавшийся на Бухнера, — к *Bacillus cellulosa fermentans* Werner. По мнению Признера, целлюлоза — основной продукт питания личинок *T. maxima* Poda. Наряду

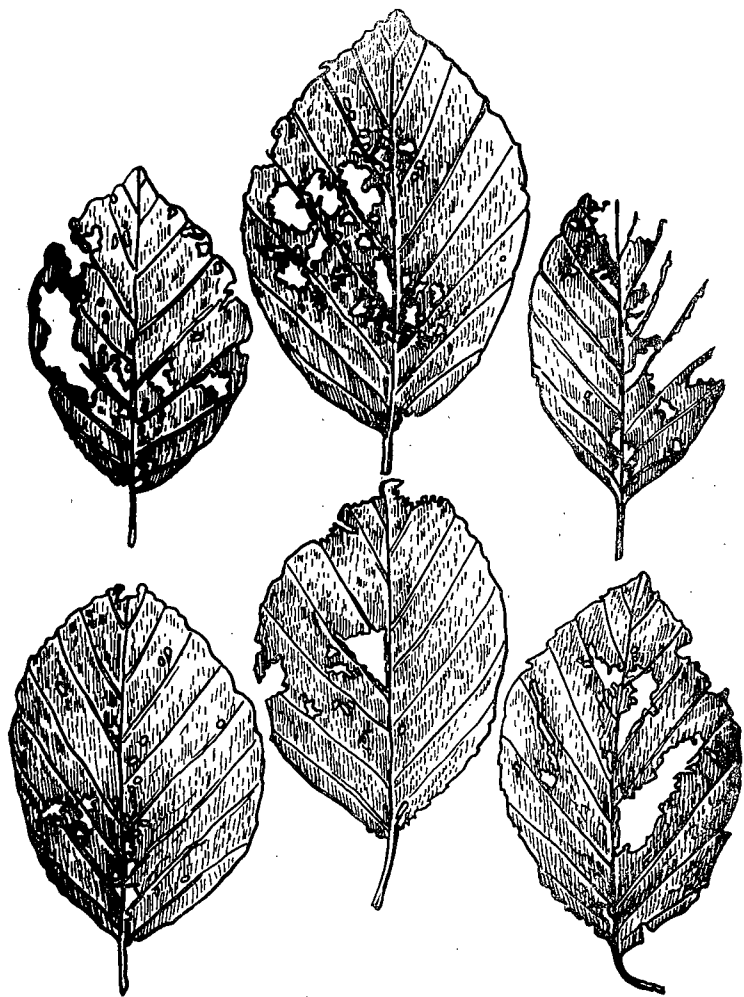


Рис. 89. Опавшие листья бука, выгрызенные личинками долгоножки *Tipula (Acutipula) maxima* Poda. По Браунсу.

с целлюлозой они переваривают, однако, и белки. Соответствующими анализами установлено, что белков, имевшихся в съеденных личинками *T. maxima* Poda листьях, в экскрементах личинки уже нет (Priesner, 1961).

В кишечнике личинок проходит процесс первоначальной минерализации древесного опада, сопровождающийся превращением его химических компонентов в бурые аморфные прогуминовые вещества. Это подтверждается тем, что вытяжки из экскрементов *T. scripta* Mg. при обработке их фтористым натрием — индикатором прогуминовых веществ — приобретают более темную бурю окраску, чем вытяжки из опада, которым личинки питались.

Перерабатывая полурасщепленную растительную пищу в гумус, геобинтные и эпигеобинтные личинки долгоножек, подобно личинкам *Vibionidae* (Травлев, 1961), способствуют обогащению почвы доступными для расте-

ний гуминовыми веществами (Franz, Leitenberger, 1948; Franz, 1950; Козловская, Жданникова, 1962; Perel, Karpachevsky, Yegorova, 1971; Строганова, 1975).

Насколько большое значение имеют личинки долгоножек в процессе разложения лесной подстилки и в обогащении почвы лесов органическими веществами, видно из следующих данных. В сырых лесах Центр. Европы местами на 1 м² насчитывается до 300—400 личинок *T. maxima* Poda, из которых каждая в течение жизни съела примерно по 20 листьев бука или по 36 листьев граба. Вся эта масса личинок может за год переработать из расчета на 1 м² площади до 6000—8000 листьев, что даже превышает средний годовой опад, равный 2000—3000 листьям на 1 м² (Priesner, 1961). Так же энергично перерабатывают опад личинки *T. scripta* Mg., съедающие каждая за сутки в среднем 10—15 мг, а за свою жизнь, продолжающуюся около 200 дней, — соответственно 2000—3000 мг дубового опада. По Курчевой (1960), в дубовых лесах центрально-черноземной зоны РСФСР личинкам *T. scripta* в разложении лесной подстилки принадлежит такое же важное место, как и дождевым червям, энхитреидам, кивсякам, мокрицам и некоторым другим представителям почвенной мезофауны.

Пожалуй, еще большее значение как гумификаторы почвы эпигеобинтные личинки долгоножек имеют в зоне тундр, где численность их нередко достигает 35 особей на 1 м², или 350 000 на 1 га. Тут их роль, если не качественно, то во всяком случае количественно, по-видимому, даже превосходит таковую дождевых червей (Фридолин, 1936).

По наблюдениям Стебаева (1958) в окрестностях Салехарда, в почвах кустарниковой тундры почти повсеместно можно находить большие количества выделенных эпигеобинтными личинками долгоножек экскрементов, имеющих вид вальковатых агрегатов длиной до 2 мм. На 1 м² почвы приходится около 5000 экскрементов, или 70 млн на 1 га. В них примерно в 12 раз больше бактерий из рода *Pseudomonas* Mig., разрушающих белки, чем в почве; богаче они, чем почва, также аммонифицирующими *Bacterium mesentericus* Trev. и бактериями, разрушающими крахмал. В связи с этим Стебаев считает, что экскременты эпигеобинтных личинок долгоножек «являются в тундровых почвах существенными центрами стимуляции микробиологических процессов», причем стимулирующее влияние их сказывается «в первую очередь в области наиболее дефицитного в условиях тундр азотного обмена».

В процессе обогащения почвы органическими веществами эпигеобинтные личинки долгоножек принимают активное участие часто не одни, а в комплексе с личинками других двукрылых. В частности, экскременты долгоножек в ряде случаев не прямо ассимилируются почвой, а предварительно поедаются личинками *Phaonia* sp. (сем. Muscidae), дополнительно биохимически обрабатывающими и гумифицирующими их (Brauns, 1955).

Параллельно с переработкой и гумификацией лесной подстилки некоторые эпигеобинтные личинки долгоножек (например, *Tipula scripta* Mg.) могут факультативно повреждать и молодые всходы естественного самосева различных древесных лесных пород.

Значительной сложностью отличаются кормовые связи эндогеобинтных личинок долгоножек. Они способны питаться и как сапрофаги, и как фитофаги, причем до сих пор еще окончательно не разрешен вопрос, какой из этих двух типов питания для них основной.

Большинство старых авторов считает типично эндогеобинтных личинок *Tipula paludosa* Mg. и *T. oleracea* L. сапрофагами, склонными к факультативной фитофагии. Эти личинки «Erdenfresser sind, die gelegentlich oder neben der an Pflanzenteilen gehen (питаются гумусом, но помимо него, а иногда и исключительно поедают части растений)» — пишет о них Боденгеймер (Bodenheimer, 1923a). По Яблоновскому (Jablonski, 1909), эндогеобинтные личинки *Nephrotoma maculata* Mg. тоже питаются в первую очередь мертвыми растительными остатками и лишь при недостатке их в почве поедают зеленые растения. Про-

тивоположной точки зрения придерживаются де Йонг (de Jong, 1925a) и Зельке (Sellke, 1936), рассматривающие личинок долгоножек из группы *T. oleracea* L. как облигатных фитофагов, не способных нормально жить и развиваться без растительной пищи.

Очевидно, эндогеобионтных личинок долгоножек следует все же считать облигатными сапрофагами, переходящими факультативно к фитофагии преимущественно тогда, когда их кормовой рацион недостаточно обеспечен разлагающимися растительными остатками или же когда последние в связи с дефицитом почвенной влаги находятся в трудно усваиваемом состоянии. В пользу этого говорит ряд фактов. Как экологический тип, эндогеобионтные личинки долгоножек выводятся непосредственно из гелобионтов, являющихся типичными сапрофагами. В естественных условиях эндогеобионты вредят растениям, но лишь при высокой численности их в почве, определяющей примерно несколькими десятками личинок в среднем на 1 м², тогда как таких облигатных фитофагов, как гусеницы озимой и других подгрызающих совков, для этого достаточно несколько особей на 1 м². Большинство эндогеобионтных личинок может жить и развиваться без растительной пищи. Еще Ренни (Rennie, 1917) удавалось воспитывать личинок *Tipula paludosa* Mg. в богатой перегноем почве при отсутствии живых растений. В последнее же время Лафлином (Laughlin, 1958b) и другими исследователями доказана возможность лабораторного воспитания личинок *T. oleracea* L. и некоторых других геобионтов на увлажненном порошке из высушенных травянистых растений, что едва ли удалось бы, если бы они были облигатными фитофагами, способными питаться только живыми зелеными растениями.

По сравнению с гелобионтами склонность к фитофагии выражена у геобионтных личинок долгоножек сильнее; этим объясняются частые случаи питания их растениями, которые в условиях перенаселения личинками почвы нередко приобретают ведущее значение. Не исключено, что в группе *T. oleracea* L. (а может быть, и в других геобионтных группах) склонность к фитофагии является прогрессивной тенденцией, что косвенно подтверждается большей активностью личинок, питающихся растительной пищей, по сравнению с личинками, не получающими ее (Sellke, 1936).

Для правильной оценки значения сапро- и фитофагии в жизни геобионтных личинок долгоножек важно отметить, что без земли некоторые из них вообще не могут нормально развиваться. Так, на одной растительной пище личинки *T. paludosa* Mg. способны заканчивать развитие лишь в последнем возрасте, а в младших возрастах погибают, не пережив по большей части двух линек (Sellke, 1936). Потребность геобионтных личинок в земле обуславливается, очевидно, еще и тем, что после отрождения из яиц в их кишечнике еще нет микроорганизмов, необходимых для такой же биохимической переработки растительных тканей, которая происходит при их разложении в почве. Заглотанные молодыми личинками с землей, эти микроорганизмы быстро размножаются на положении симбионтов в заднем отделе кишечника; по Зельке, уже на 7—9 день в слепой кишке развиваются интенсивные бродильные процессы, обеспечивающие переваривание личинками растительной пищи. У личинок, питающихся сравнительно слабо разложившимися органическими продуктами, эти процессы протекают значительно интенсивнее, чем у форм, поедающих продукты далеко зашедшего органического распада. Соответственно и слепая кишка, которую часто именуют «бродильной камерой», у первых развита гораздо сильнее (Höchstetter, 1863).

Крайняя неразборчивость в растительной пище — отличительная черта большинства геобионтных личинок долгоножек. Это широкие полифаги, стоящие на самом низком уровне специализации, что тоже указывает на факультативный характер их фитофагии. Для них отмечено питание более чем 50 видами травянистых одно- и двудольных растений, принадлежащих к 18 различным ботаническим семействам.

До настоящего времени различными исследователями (Силантьев, 1931; Штакельберг, 1932; Кипенварлиц, 1939; Maercks, 1939a; Попов, Николаева, 1958, и др.) в качестве кормовых растений личинок *Tipula paludosa* Mg., *T. oleracea* L., *T. czizeki* de Jong., *T. vernalis* Mg., *Nigrotipula nigra* L., *Nephrotoma maculata* Mg., *N. scalaris* Mg. и некоторых других зарегистрированы:

- сем. Коноплые — конопля, разные виды крапивы;
- сем. Гречишные — гречиха, гречишка развесистая, спорыш;
- сем. Маревые — свекла кормовая, сахарная и столовая, разные виды лебеды и мари;
- сем. Гвоздичные — звездчатка, гвоздика;
- сем. Лютиковые — лютик едкий;
- сем. Крестоцветные — капуста, сердечник луговой, турнепс, рапс;
- сем. Льновые — лен посевной;
- сем. Розоцветные — земляника, клубника, лапчатка;
- сем. Мотыльковые — вика (разные виды), горох, клевер (разные виды), конские бобы, люпин, люцерна, люцерна рогатый, сераделла;
- сем. Пасленовые — картофель, махорка, табак;
- сем. Подорожниковые — подорожник большой;
- сем. Мальвовые — алтей лекарственный, мальва, бамя;
- сем. Зонтичные — морковь;
- сем. Губоцветные — будра;
- сем. Тыквенные — огурец;
- сем. Сложноцветные — кок-сагыз, одуванчик обыкновенный, крестовик обыкновенный, ромашка, салат-латук, тысячелистник;
- сем. Злаковые — ежа, костер, мятлик (разные виды), полевица обыкновенная, овес, лисохвост, пшеница, пырей, райграсс пастбищный, рис, рожь, тимофеевка, ячмень;
- сем. Лилейные — лук, чеснок.

Из перечисленных травянистых растений личинки *Tipula oleracea* L. и *T. paludosa* Mg. лучше поедают двудольные и хуже однодольные, в частности злаки; среди двудольных особо предпочитают клевер и салат; льном личинки питаются менее охотно и при наличии более предпочитаемой пищи избегают его (Кипенварлиц, 1939).

Вовсе не поедают личинки *T. oleracea* L. и *T. paludosa* Mg. из широко распространенных двудольных растений щавель обыкновенный, сныть и подорожник морской, а из однодольных — просо и полевицу белую.

Наряду с травянистыми растениями геобионтные личинки долгоножек могут питаться и молодыми растениями ряда кустарниковых и древесных пород, принадлежащих к 15 различным ботаническим семействам. По Крышталю (1959), в полесских и лесостепных районах Украинской ССР их питание зарегистрировано на следующих кустарниковых и древесных породах:

- кустарники — барбарис, разные виды смородины, желтая акация, черемуха обыкновенная, боярышник, терн, бересклет и бузина;
 - древесные породы — разные виды ив и тополей, граб обыкновенный, ольха клейкая, дуб обыкновенный, вязы, шелковица белая, акация белая, клен обыкновенный и полевой, липа сердцелистная, ясень обыкновенный и орех грецкий.
- К числу кормовых растений геобионтных личинок из кустарников должны быть также отнесены: по Богданову-Катькову (1933), — малина, по Василькову (1950), — хмель, а из древесных пород, по Эшериху (Escherich, 1937), — сеянцы хвойных.

Питаются геобионтные личинки растениями только в темноте — поздно вечером и ночью. При этом они не покидают своих земляных норок, а только выставляют из них наружу переднюю треть или половину туловища. Личинки выгрызают в молодых листочках крупные дыры, а нередко подгрызают или даже надело перегрызают черешки листьев, отчего последние падают на землю. На более развитых растениях личинки выгрызают у корневой шейки довольно крупные ямки, очень напоминающие повреждения, причиняемые растениям

гусеницами подгрызающих совок. Растений с толстыми огрубевшими стеблями (полынь и др.) личинки обычно не трогают. Корнями они питаются реже, чем наземными органами. Указания на выгрызание личинками ходов внутри твердых корнеплодов свеклы, а также на питание их жидкой пищей в виде соков растений (Кулагин, 1923) ошибочны.

Личинки обгрызают растения при помощи зубцов внутреннего края верхних челюстей. Отгрызенные кусочки ткани попадают сначала на верхнюю (внутреннюю) поверхность подглоточника, а оттуда уже к ротовому отверстию; в него они активно проталкиваются при помощи протек, которые при этом просовываются назад между подушковидными вздутыми над- и подглоточника. Когда верхние челюсти размыкаются, все части ротового аппарата раздвигаются и устье пищевода расширяется наподобие отверстия мешка; при смыкании верхних челюстей происходит сближение частей ротового аппарата и пища, поступившая в пищевод из ротовой полости, заглатывается (Sellke, 1936).

Как эпи-, так и эндогеобинтные личинки долгоножек нередко обнаруживают тенденцию к факультативной копрофагии. Случаи их скопления в помете крупного рогатого скота отмечены, например, у широкошротного *Tipula carinifrons* Holm. (Чернов, Савченко, 1965) и высокогорного *T. kashkarovi* Stack. (Второв, Савченко, 1968), а также у *T. fascipennis* Mg., *T. cava* Ried. и *Nephrotoma quadrifaria* Mg. (Coe, 1941).

Вместе с почвой и растительными остатками геобинтные личинки долгоножек могут случайно поедать и почвенных нематод (Кораб, 1960). Однако неизвестно, перевариваются ли последние в кишечнике личинок или же выводятся из него наружу неповрежденными и жизнеспособными.

Ксилобионтные личинки долгоножек питаются гниющей древесиной, в которой они живут. При этом в качестве корма используются, по-видимому, не только продукты разложения самой древесины, но и различные грибы, обуславливающие ее гниение. Поэтому не исключено, что ксилобионтным личинкам долгоножек свойственна не только сапро-, но и мицетоксилофагия. Способность ксилобионтных личинок долгоножек переваривать и усваивать древесину обусловлена, как и у гелобионтных форм, наличием в слепом отрезке задней кишки особых экстрацеллюлярных симбионтных микроорганизмов, продуцирующих ферменты для сбраживания клетчатки (Schmitschek, 1954; Мамаев, 1960).

В лесном хозяйстве ксилобионтные личинки долгоножек выполняют полезную роль гумификаторов почвы, непрерывно обогащая ее продуктами разложения мертвой древесины, захламляющей лес.

В условиях оптимальной влажности личинки долгоножек могут переносить довольно продолжительное голодание. При этом они теряют в весе за счет убыли запасов жирового тела, постепенно расходуя его на поддержание жизни; Зельке находил в кишечнике голодающих личинок I возраста *Tipula paludosa* Mg. капельки жира, которые, рассасываясь, быстро исчезали. Голодание задерживает развитие личинок, а в дальнейшем часто ведет к получению из них биологически неполноценных куколок и имаго.

Помимо голодания, на темпы развития и биологическую полноценность личинок долгоножек большое влияние оказывает также качество пищи. Питание предпочтительно пищей способствует их ускоренному развитию и повышает их жизнеспособность. В опытах Меркса (Maercks, 1939a) на 25-й день жизни достигало III возраста при питании белым клевером 100%, а при питании рожью всего 24% личинок *Tipula paludosa* Mg.; из них через три месяца окуклилось при питании салатом 52%, а при питании луговой овсяницей всего 29%, при питании же тимофеевкой в это же время окукливание даже не начиналось. В тех же опытах личинки *T. paludosa* и *T. oleracea* L., питавшиеся двудольными растениями, достигали фазы куколки в значительно большем количестве, чем питавшиеся однодольными (табл. 12).

Самки *T. paludosa* Mg., личинки которых воспитывались на салате, имели размах крыльев 43—45 мм, а воспитывавшиеся на овсянице луговой — всего 23—30 мм. Условия питания сказались также на плодовитости самок: у *T. paludosa* при воспитании личинок на салате она равнялась 550, а при воспитании на ржи — всего 350 яйцам в среднем на одну самку.

К а н н и б а л и з м. Многие исследователи (Кипенварлиц, 1939, и др.) приписывают личинкам долгоножек склонность к каннибализму. Бриндл (Brindle, 1958), например, наблюдал, как личинки *Tipula hortulana* Mg., помещенные в небольшие сосуды с водой, хватали друг друга верхними челюстями сбоку туловища на границе между III и IV сегментами брюшка. Аналогично в искусственных условиях ведут себя личинки большинства долгоножек. Будучи извлечены из почвы или другой среды их обитания наружу, они хватают верхними челюстями не только себе подобных, но вообще любой твердый предмет: растительные остатки, комочки почвы и т. п. (Sellke, 1936). Хватательные движения верхних челюстей при этом возникают инстинктивно, так как они всегда имеют место у личинок, стремящихся под влиянием отрицательного фототропизма зарыться назад в почву. Если челюстями схвачена здоровая личинка с упругой кожей, то они обычно соскальзывают с ее тела, не причинив ей вреда. Напротив, дряблая кожа может быть легко прокушена, и тогда слабая личинка становится жертвой более сильной. В таких случаях личинки долгоножек, не будучи хищниками, могут поедать как ослабленных особей своего же вида, так и других насекомых. Выше уже отмечались случаи поедания личинками *T. lateralis* Mg. жирового тела механически поврежденной личинки лимониды и мелкой личинки хирономуса. В естественных условиях обитания даже в чрезвычайно уплотненных популяциях со средней численностью особей до 1000 на 1 м² каннибализм совершенно не свойствен личинкам долгоножек.

Э к с к р е ц и я (Höchstetter, 1963). Неусвоенные остатки переработанной в кишечнике пищи личинки долгоножек выводят наружу через анальное отверстие в виде экскрементов, которые, высыхая и затвердевая на воздухе, превращаются в так называемые копролиты. У форм, питающихся мягким кормом (большинство гидро- и гелобионтов), экскременты обычно имеют веретеновидную форму и выделяются отдельно, а у форм, поедающих твердый корм (например, у *Dictenidia bimaculata* L.), — более шаровидные и нередко объединены в цепочку, остающуюся позади личинки в проделанном ею ходе и указывающую на направление ее движения. При механическом раздражении личинок часто сначала выделяются жидкие каловые массы, а затем уже оформленные экскременты.

Своеобразный способ выделения экскрементов наблюдается у некоторых гелобионтных личинок (например, у *Tipula pruinosa* Wied. и *T. marginata* Mg.), которые выпрыскивают их через анальное отверстие на расстояние 1—2 см.

В связи с неполным перевариванием корма, экскременты личинок долгоножек обычно содержат значительный процент органических веществ, еще сохраняющих кормовую ценность. Поэтому, как говорилось выше, они могут в свою очередь служить кормом для некоторых других насекомых. Хехштеттер указывает, что молодые личинки долгоножек способны некоторое время жить, питаясь экскрементами более взрослых личинок.

Таблица 12

Влияние кормовых растений на жизнеспособность личинок *Tipula s. str.* (Maercks, 1939a)

Растение	Окуклилось личинок (в %)	
	<i>T. paludosa</i> Mg.	<i>T. oleracea</i> L.
Салат	62	73
Белый клевер	61	53
Рожь	49	36
Пшеница	35	—
Овес	—	—
Овсяница луговая	20	19
Тимофеевка	12	10

Зимовка. У подавляющего большинства видов семейства зимуют личинки. Исключения составляют позднеосенние виды (*Tipula luteipennis* Mg., *T. autumnalis* Lw., *T. czizeki* de Jong, большинство *Savtshenkia*), зимующие в фазе яйца. Обычно зимовать остаются личинки старших (III—IV), реже младших (I—II) возрастов (*Tipula conjuncta* Al., некоторые *Tipula* s. str.). Последние у геобионтных форм очень плохо переносят даже сравнительно высокие отрицательные температуры и в течение зимы по большей части вымирают. Что касается средневозрастных и взрослых геобионтных личинок, то они отличаются высокой холодостойкостью, обеспечивающей им выживание даже в условиях весьма суровой зимы. Так, 22 декабря 1949 года автор выставил на двор литровую банку с торфяной землей, в которой находилось 25 средневозрастных личинок *Nephrotoma scalaris* Mg. В конце декабря—начале января минимальные температуры воздуха колебались в Киеве от $-14,5$ до $-16,3^\circ$ при среднесуточных от $-9,6$ до $-12,5^\circ$. Все личинки пережили период холодов, длившийся около недели. Между 8 и 13 января 1950 года минимальные температуры воздуха снизились до $-20,6$ — $-31,1^\circ$ при среднесуточных в пределах $-11,6$ — $-25,5^\circ$. И на этот раз из 25 личинок погибли только 2 (8%), а остальные выжили и в дальнейшем нормально закончили развитие. Аналогичные данные Зельке (Sellke, 1936) приводит также для средневозрастных личинок *Tipula paludosa* Mg. Замороженные до твердого состояния, они после оттаивания снова оживают. Резкая смена температур им тоже не вредит. Выдержанные в течение 45 минут при температуре -6° , через 12 минут после оттаивания они полностью восстанавливают свою жизнеспособность.

Свойство оставаться жизнедеятельными при сравнительно низких температурах вообще характерно для личинок многих геобионтных долгоножек, чем они отличаются от большинства других почвообитающих насекомых. Так, личинки *T. paludosa* Mg. выходят из состояния холодого оцепенения уже при температуре таяния снега, т. е. при 0° (Sellke, 1936). Автор наблюдал в окрестностях Киева на торфяниках поймы р. Ирпень активно передвигающихся и питающихся личинок *Nephrotoma lindneri* Mnnhs. уже в первые весенние дни, когда толщина оттаявшего поверхностного слоя почвы не превышала 1—1,5 см, а глубже торф был еще скован сплошной прослойкой льда.

В связи с такими умеренными требованиями к теплу личинки *T. paludosa* Mg. в условиях относительно теплого атлантического климата сев.-зап. Европы не прекращают активного питания даже зимой, когда во время оттепелей минимальные температуры на поверхности почвы достигают 2— 5° выше нуля (de Jong, 1925a; Maercks, 1941a). В зимние оттепели иногда наблюдается также массовый выход личинок *T. paludosa* Mg. на поверхность снега, где они встречаются вместе с различными мелкими жуками: жужелицами (Carabidae), земляными блошками (Halticini), личинками жуков-мягкотелок (*Cantharis*) и некоторыми другими «зимними» насекомыми. Такой случай наблюдался, например, в январе 1953 года в Фастовском районе Киевской обл. Как и другие аналогичные случаи, он был обусловлен затоплением микропонижений рельефа талой снеговой водой, в связи с чем условия дыхания личинок в местах их зимовки ухудшились и они были вынуждены выползти на снег.

Наряду с геобионтными личинками долгоножек, с низкими температурами легко мирятся некоторые мохообитающие и водные формы их. Например, личинки *T. maxima* Poda остаются активными в проточной воде даже зимой (Priesner, 1961), а личинки *T. cheethami* Edw. могут нормально жить и развиваться в очень холодных горных ключах (Bruce, 1956). То же касается и личинок *T. saginata* Bergg. С другой стороны, известны и случаи заселения личинками долгоножек горячих ключей. Нильсен (Nielsen et al., 1954) находил в Исландии личинок *Prionocera turcica* F. в источниках, температура которых 32° .

Как правило, зимуют личинки долгоножек в местах своего питания. Бриобионтные *Oropeza* при этом углубляются в почву или гнилую древесину не более чем на 10 мм (Byers, 1961), а геобионты, в отличие от большинства других

почвообитающих насекомых, на зиму обычно не покидают верхнего слоя почвы, который может промерзнуть и в годы со сравнительно мягкой зимой. Вопреки указаниям Боденгеймера и Ренни, они не делают перед зимовкой каких-либо специальных пещерок в почве.

Зимняя диапауза личинок долгоножек факультативна: она наследственно не закреплена и определяется исключительно сезонным ходом температур, путем повышения которых ее легко прервать. В опытах автора личинки *Nephrotoma lindneri* Mnnhs. и *Tipula lucifera* Sav., перенесенные поздней осенью из природных условий в лабораторию, продолжали нормально развиваться, окукливались и давали примерно в середине января взрослых насекомых. Так же вели себя в опытах Кишенварлиц (1939) личинки *Nephrotoma crocata* L. и *N. scurra* Mg., развитие которых заканчивалось в лаборатории при 20 — 24° соответственно в начале декабря (8 XII) и в середине февраля (15 II).

Судя по ряду наблюдений, у личинок некоторых долгоножек, кроме зимней, имеется и летняя диапауза. Например, личинки *Tipula autumnalis* Lw. достигают в окрестностях Киева предельных размеров уже к концу мая—началу июня, а затем развитие их как бы приостанавливается, и окукливаются они лишь во второй половине сентября. Летнее оцепенение и задержка окукливания до осени характерны также для личинки *T. pagana* Mg. (Butterfield, 1976) и ряда других позднеосенних видов подрода *Savtshenkia*. Чем она обусловлена — режимом влажности или температуры, или и тем и другим вместе — необходимо еще выяснить экспериментальным путем. Теовальд (Theowald, 1957a), называющий летнее оцепенение личинок *T. marmorata* Mg. «Trockenruhe», объясняет его недостатком влаги, что весьма правдоподобно, так как эти личинки принадлежат к числу типичных бриобионтов, большинство которых характеризуется высокой гигрофильностью. В пользу решающего значения влаги в летней диапаузе личинок долгоножек говорит также то, что многие виды семейства скорее заканчивают развитие на севере их ареала, где их биотопы подвергаются летом значительно меньшему иссушению, чем на юге. Беттерфилд (Butterfield, 1976) видит, однако, причину летней диапаузы в фотопериодичности.

На угрожающую опасность личинки долгоножек обычно реагируют танатозом. Туловище их при этом утолщается и укорачивается на 40—50%, а голова и стигмальное поле втягиваются внутрь. В состоянии танатоза большинство личинок лежит на спинке или на боку; продолжительность его может колебаться у разных видов и в различных условиях от 2 секунд до 45 минут. Защитная реакция личинок, взятых в руки, — резкие змеевидные изгибы туловища и выбрасывание из анального отверстия бурых полужидких экскрементов.

Наиболее общей биологической особенностью личинок долгоножек Пеус (Peus, 1952) считает то, что они всю свою жизнь проводят в субстрате (воде, почве, мхе, древесине) в противоположность родственным им личинкам цилиндротомид (сем. *Cylindrotomidae*), живущим на субстрате. Это различие не является, однако, абсолютным, так как личинки некоторых долгоножек, как отмечалось выше, если и не всю жизнь, то во всяком случае часть ее тоже могут проводить на поверхности твердого субстрата, куда они выползают для питания. В силу иного направления специализации долгоножек эта особенность, которую следует, очевидно, рассматривать как атавистическую, развита у них меньше, чем у цилиндротомид.

Колебания численности личинок долгоножек по годам в природе тесно связаны с климатическими условиями. В связи со свойственной всему семейству гигрофильностью, личинки всегда многочисленнее в сырые периоды. После засушливых периодов численность их резко снижается (Rogers, 1942); снижение это иногда достигает таких размеров, что даже массовые виды становятся редкими. Резкое снижение численности личинок *Tipula paludosa* Mg. в результате засухи наблюдал в 1955 году в Англии Мильн (Milne, 1957). Там же в 1906 году в связи с засухой из почвы на поверхность в массе выползали

и погибали личинки капустной долгоножки *T. oleracea* L. (Patterson, 1908). Весьма показательный случай снижения численности личинок долгоножек под влиянием засухи наблюдал в Пеннингах (Англия) Коулсон (Coulson, 1962). Там в период откладки долгоножкой *T. subnodicornis* Ztt. яиц и развития ее молодых личинок в 1955 году выпало всего 24 мм осадков против примерно 55 мм в 1954 году, в связи с чем влажность торфяников снизилась до 3,5% против нормы в 6%, а верхний слой их пересох. Интенсивность яйцекладки (соответственно 18 000 и 17 000 яиц на 1 м²) и отрождения личинок (72 и 78%) *T. subnodicornis* Ztt. была в 1955 и 1954 году более или менее одинаковой. Однако если летом 1954 года конечная численность личинок составляла от 111 до 145 особей на 1 м², то в 1955 году уже в период развития личинок I—II возрастов она снизилась до 0—14 особей на 1 м². При этом падение численности шло в первую очередь за счет личинок I возраста, которые особенно чувствительны к различным внешним воздействиям и даже в оптимальные для их развития годы всегда гибнут в более или менее значительном количестве.

Воспитание. Техника лабораторного воспитания личинок долгоножек описана Роджерсом (Rogers, 1937, 1959) и Лафлином (Laughlin, 1958b). Воспитание брио-, гео- и ксилобионтных форм обычно не вызывает затруднений; гелобионтные формы хуже переносят лабораторные условия, а гидробионты поддаются воспитанию лишь с большим трудом, так как искусственно очень трудно воспроизвести все особенности водной среды, к которым они адаптированы.

КУКОЛКА

Пронимфа. Примерно за неделю до окукливания личинки долгоножек перестают питаться и, как отмечалось выше, резко уменьшаются в весе; окраска их при этом обычно приобретает водянистый желтоватый оттенок. За день до окукливания они превращаются в пронимфу (рис. 90), теряют подвижность и укорачиваются в среднем на 25% от своей нормальной длины. Пронимфа отвечает на раздражение уже не обычными для личинки движениями, а реакциями куколки, находящейся во вполне сформированном состоянии внутри личиночной шкурки.

Окукливание. Гидробионтные личинки архаического южноамериканского *Megistocera longipennis* Mcq. окукливаются в тех же водоемах, где развивались, и куколки их остаются в воде, касаясь ее поверхности вершинами своих необычайно длинных среднегрудных дыхательных трубочек, вплоть до отрождения взрослых насекомых (Rogers, 1949). По-видимому, так же ведут себя и некоторые неарктические *Prionocera*, имеющие в фазе куколки очень длинные дыхательные трубочки на среднегрудях. В воде встречаются и куколки некоторых восточноазиатских *Tipulodina*.

Все прочие гидробионты, включая гидробионтных *Savtshenkia*, а также факультативно гидробионтные формы, перед окукливанием выходят из воды на сушу и зарываются для превращения в куколку в мокрую прибрежную землю.

В почве происходит окукливание также всех гело-, гео- и литобионтных личинок. Бриобионты окукливаются в мхе или печеночнике, где они жили, или непосредственно под ними в почве, а ксилобионты — в гнилой древесине или древесной трухе. Бриобионтные личинки неарктических *Oropeza* перед окукливанием устраивают из остатков переваренной пищи и отгрызенных кусочков мха подобие кокона в виде трубочки, расположенной параллельно поверхности подушки мха и загнутой на конце наружу (Byers, 1961); такая трубочка обычно в 1,5 раза длиннее, чем сама личинка. Ксилобионтные личинки *Tanyptera atrata* L. возвращаются перед окукливанием из более глубоких слоев древесины к ее поверхности, устраивают тут себе куколочную камеру и подобно личинкам многих жуков прогрызают в коре выходное отверстие, которое забивают для защиты от врагов отгрызенными волокнами коры.

Непосредственно перед сбрасыванием личиночной шкурки молодая куколка, заключенная в пронимфу, делает ряд внезапных вращательных движений брюшком. При одном из них участок кожи позади головы пронимфы, под которым находится выпуклая переднеспинка куколки, лопается медиально вплоть до основания I сегмента брюшка, и куколка при помощи винтообразных движений освобождается от экзuvia. Экзувий, однако, никогда не сбрасывается полностью, а остается в виде сохшегося чехлика на вершине брюшка куколки. Обычно от экзувия освобождается голова, грудь и четыре проксимальных сегмента брюшка. У *Megistocera longipennis* Mcq. куколка остается целиком в экзувии, как в ложном коконе, и через его разрыв наружу выступают лишь ее длинные дыхательные трубочки. В задней части сброшенного экзувия сохраняется ненарушенной хитиновая интима всего заднего отдела кишечника

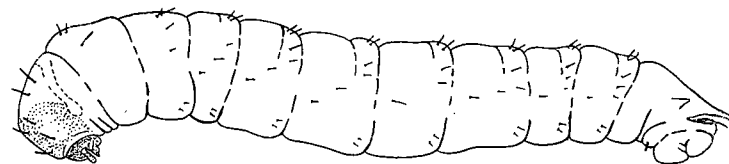


Рис. 90. Пронимфа долгоножки *Oropeza* sp. По Байерсу.

личинки (до пилоруса включительно), заполненная каловыми массами. В дальнейшем экзувий обычно быстро уничтожается клещами и коллемболами.

У личинок группы *Tipula oleracea* L. на окукливание при 22,5° затрачивается от 16 до 20 минут. Молодая куколка сначала желтовато-белая, шипы на ее брюшке не пигментированы, и только среднегрудные трубочки окрашены несколько темнее. При высоких температурах (порядка 27—30°) покровы куколки твердеют и приобретают темную окраску за несколько часов; при более низких температурах этот процесс затягивается и полная пигментация нередко наступает лишь незадолго до выхода имаго из куколки (Sellke, 1936).

В большинстве случаев вполне сформировавшаяся куколка весит не более 50% от максимального веса личинки. Потеря в весе относится в основном за счет резервных веществ, израсходованных на формирование куколки, и в меньшей мере — за счет личиночной шкурки и содержимого кишечника, вес которых у *T. oleracea* L. не превышает соответственно 5—10%, а суммарно 15—20% от общего веса личинки (Laughlin, 1960).

Куколки долгоножек остаются обычно неподвижными в течение всего своего развития, которое, по данным для тропического *Brachypremna dispellens* Walk., проходит без резко выраженного гистолиза (Kellog, 1901). У гело- и геобионтных форм они размещаются вблизи поверхности почвы на глубине 2—5 см, а у ксилобионтов — у поверхности гнилой древесины или в древесной трухе. Как довольно редкое исключение, гело- и геобионтные формы могут наполовину высовываться из почвы наружу. Это наблюдается преимущественно по ночам или при чрезмерном насыщении среды их обитания водой, например после выпадения сильных дождей. Вывернутые на поверхность почвы, геобионтные куколки, подобно личинкам, стараются как можно скорее уйти от света и зарыться назад, что им обычно и удается; при этом они как бы ввинчиваются в почву с помощью поперечных рядов шипиков на брюшке; на поверхности же почвы их ждет неминуемая гибель от высыхания.

Продолжительность развития куколки в пределах семейства варьирует сравнительно мало: в зависимости от вида и температурных условий она равна минимум 6—8 и максимум 14—16, очень редко 17—20 дням (табл. 13).

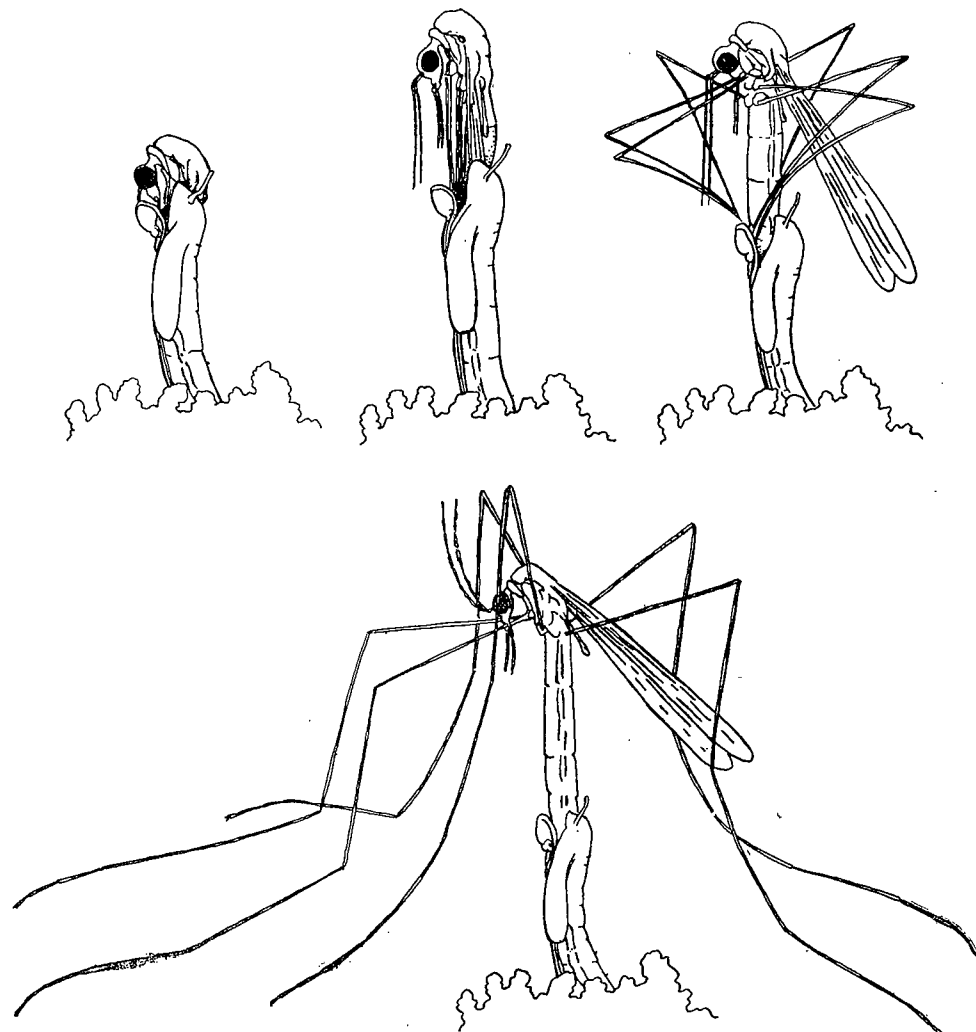
Насколько известно, фаза куколки у всех долгоножек приходится на более теплое время года, начиная с конца марта—начала апреля до конца сентября—начала октября. В отличие от яиц и личинок, диапаузы у куколок, по-видимому, никогда не бывает.

Таблица 13

Продолжительность развития куколок палеарктических видов долгоножек

Вид	Срок развития (в днях)		Источник
	минимум—максимум	средний	
<i>Dolichozepe albipes</i> Ström	—	6	Beling, 1886
<i>Prionocera subserricornis</i> Ztt.	—	около 6	Höchstetter, 1963
<i>Tipula luteipennis</i> Mg.	—	» 10	Там же
То же	10—14	—	Савченко, 1966а
<i>T. autumnalis</i> Lw.	8—10	—	Там же
<i>T. variicornis</i> Schum.	—	9	Höchstetter, 1963
<i>T. rufina</i> Mg.	8—10	—	Mik, 1882
<i>T. signata</i> Staeg.	10—11	—	Савченко, 1966а
<i>T. benesignata</i> Mnnhs.	10—12	—	Савченко, 1963
<i>T. odontostyla</i> Sav.	14—21	16—18	Савченко, 1965б
<i>T. conjuncta</i> Al.	10—12	—	Мищенко, 1936, 1940
<i>T. solstitialis</i> Westh.	6—8	—	Höchstetter, 1963
<i>T. lateralis</i> Mg.	—	7	White, 1951
То же	8—12	—	Höchstetter, 1963
<i>T. pruinosa</i> Wied.	10—12	—	Савченко, 1966а
<i>T. lucifera</i> Sav.	8—12	—	Там же
<i>T. fulvipennis</i> Deg.	8—10	—	»
То же	7—10	—	Beling, 1886
»	9—11	—	Höchstetter, 1963
<i>T. maxima</i> Poda	10—14	12	Beling, 1886
То же	8—11	—	Höchstetter, 1963
<i>T. luna</i> Westh.	8—12	—	Савченко, 1966а
То же	8—12	—	Höchstetter, 1963
<i>T. bidens</i> Bergr.	14—15	—	Савченко, 1966б
<i>T. oleracea</i> L.	10—16	13	Maercks, 1939а
То же	7—8	—	Del Guercio, 1914
<i>T. paludosa</i> Mg.	9—15	—	Maercks, 1939а
<i>T. czizeki</i> de Jong	17—21	—	Савченко, 1966а
<i>T. hortulana</i> Mg.	8—10	—	Там же
<i>T. pseudovariipennis</i> Cz.	—	около 7	Höchstetter, 1963
<i>T. cinereocincta</i> Lund.	—	9	Там же
<i>T. irrorata</i> Meq.	7—12	—	»
<i>T. truncorum</i> Mg.	8—10	—	»
То же	7—14	—	Beling, 1886
<i>T. rabulina</i> Mg.	7—8	—	Höchstetter, 1963
То же	14—18	—	Beling, 1886
<i>T. scripta</i> Mg.	12—14	—	Савченко, 1966а
То же	7—9	—	Höchstetter, 1963
<i>T. nubeculosa</i> Mg.	11—14	—	Савченко, 1966а
<i>T. saginata</i> Bergr.	10—15	—	Hemningsen, 1965
<i>T. livida</i> v. d. Wulp	12—14	—	Савченко, 1966а
<i>T. lunata</i> L.	10—14	—	Там же
<i>T. soosi</i> Mnnhs.	12—15	—	Erhan, Theowald, 1959
<i>T. vernalis</i> Mg.	10—15	—	Савченко, 1966а
<i>Nephrotoma quadrifaria</i> Mg.	8—10	—	Höchstetter, 1963
<i>N. lunulicornis</i> Schum.	—	7	Beling, 1878
<i>N. maculata</i> Mg.	7—8	—	Зорина, 1955
<i>N. flavescens</i> L.	—	7	Beling, 1878
<i>N. cornicina</i> L.	11—12	—	Савченко, 1966а
<i>N. analis</i> Schum.	8—12	—	Beling, 1886
<i>N. pratensis</i> Mg.	8—10	—	Кипенварлиц, 1939
<i>N. scalaris</i> Mg.	9—14	—	Савченко, 1966а
<i>N. crocata</i> L.	—	около 15	Кипенварлиц, 1939
То же	—	7	Höchstetter, 1963
<i>Dictenidia bimaculata</i> L.	10—16	—	Савченко, 1966а
То же	—	7	Beling, 1873
»	8—10	—	Höchstetter, 1963
<i>Phorocentia vittata</i> Mg.	—	10	Lovett, 1915
<i>Ctenophora pectinicornis</i> L.	—	10	Mannheims, 1951

В ы л е т и м а г о. Перед вылетом взрослого насекомого гидробионтные куколки *Megistocera longipennis* Meq. наполовину высовываются из экзувия, так чтобы спинка находилась на одном уровне с поверхностью воды или несколько выше его. Вышедшие из куколок имаго остаются сидеть на поверхности воды до полного отвердения их покровов, для чего обычно требуется 3—5 минут, а затем улетают (Rogers, 1949).

Рис. 91. Основные этапы выхода долгоножки *Orpiza* sp. из куколки. По Байерсу.

У гело- и геобионтных форм куколка перед отрождением имаго наполовину высовывается из земли наружу, чтобы ничто не мешало молодой долгоножке освободиться от экзувия (рис. 91). Реже вследствие слишком резких поступательных движений она целиком вываливается на поверхность почвы.

Экзувий куколки лопается дорсально от затылка до I сегмента брюшка в виде продольной медиальной щели, из которой наружу выступает грудной отдел молодого имаго. Последнее сначала освобождает из экзувия голову, которая при этом переходит из вентрального положения, занимаемого ею у куколки, в обычное фронтальное, свойственное взрослому насекомому; одновременно с головой из цератотек освобождаются усики. Примерно через 4 минуты после этого имаго вытаскивает из птеротек крылья, которые, как и жужжальца,

остаются прижатыми к телу до полного выхода насекомого из куколки и раздвигаются лишь через несколько часов после окончания этого процесса. Крыловые пластинки расправляются по мере извлечения их из птеротек, эластичные края которых разглаживают на крыльях все складки. Ноги в это время находятся еще в педотеках. Они, как и брюшко, извлекаются из экзувия последними; обычно вершинные членики лапок освобождаются одновременно с дистальной частью брюшка. Поэтому нормально выход комаров из куколок происходит без помощи ног.

Ноги извлекаются из педотек постепенно, отдельными рывками, обусловленными короткими спазматическими сокращениями коксальных мышц. При этом уже свободные, но прижатые к туловищу бедра и голени постепенно расправляются, что связано, по-видимому, с притоком в них внутрисполостной жидкости; у *Tipula paludosa* Mg., например, полностью расправленные задние ноги становятся вчетверо длиннее соответствующих педотек. Извлечение брюшка тоже сопровождается маленькими боковыми толчками и облегчается экзувальной жидкостью, уменьшающей его трение о куколочную шкурку. Выдупление *T. paludosa* Mg. продолжается, по Зельке (Sellke, 1936), при 22° 14 минут; у других видов семейства оно может затягиваться до 1—1.5 часов (Brauns, 1954b).

Через 30—40 секунд после отрождения молодое насекомое выделяет из анального отверстия несколько крупных капель светлой полупрозрачной жидкости. Это так называемый меконий — остаточный продукт экскреторных процессов, протекающих в куколке в течение ее развития; он содержит свободный аммиак и минеральные включения в виде тупоконических кристаллов, растворимых в разведенной уксусной кислоте. Часть мекония выделяется внутрь экзувия еще до окончания выхода взрослого насекомого из куколки.

У только что отродившегося молодого имаго окрашены лишь глаза, вся же остальная поверхность тела мягкая и светлая, почти белая; брюшко сильно утолщено и вздуто, так что на нем хорошо видны выпяченные межсегментальные перепонки; сквозь полупрозрачные покровы брюшка часто просвечивают внутренние органы, в частности нервная цепочка, мальпигиевы сосуды и аорта. Брюшко вскоре укорачивается, что сопровождается втягиванием межсегментальных перепонки внутрь; затвердение и пигментация покровов идут, однако, медленнее и заканчиваются у *T. paludosa* Mg. обычно не раньше чем через 5, а иногда только через 7 часов после отрождения комаров. Все это время последние спокойно сидят где-либо на поверхности почвы или висят, прицепившись коготками передних ног, в траве. Пустые куколочные экзувии остаются в местах отрождения комаров, пока их не растащат другие насекомые, не сдует и не разнесет ветром или не засыпет землей.

У большинства долгоножек отрождение взрослых насекомых из куколок приурочено главным образом к ночным, а отчасти к вечерним и раннеутренним часам. У *T. paludosa* Mg. оно происходит, например, между 17 и 7 часами с максимумом около 21 часа, причем ритм его, прочно наследственно зафиксировавшийся, не нарушается при искусственном изменении влажности и температуры окружающей среды. *T. lateralis* Mg. может отрождаться, однако, и во второй половине дня (Sellke, 1936), а *T. subnodicornis* Ztt. отрождается главным образом днем около 12 часов (Coulson, 1961). Первыми начинают и заканчивают выход из куколок самцы долгоножек; отрождение самок идет обычно с опозданием на 2—4 дня (рис. 78), но иногда может задерживаться и на целую неделю.

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ

В своей основной массе долгоножки — насекомые моновольтинные, развивающиеся в течение года лишь в одном поколении. Бивольтинность свойственна немногим видам семейства, например, некоторым *Yamatotipula* (группа *Tipula aino* Al.), *Tipula s. str.* (*T. oleracea* L., *T. orientalis* Lack.) и *Savtshenkia*.

У большинства бивольтинных видов долгоножек второе поколение успевает появиться за счет резкого укорочения продолжительности развития их старшевозрастных личинок по сравнению со сроками развития личинок моновольтинных видов. Это особенно наглядно видно на примере близкородственных видов *Tipula paludosa* Mg. и *T. oleracea* L. У первого, имеющего одно поколение в году, на развитие личинок III и IV возрастов требуется минимум 106—111 дней, а у второго, дающего два поколения, — всего 39—45 дней.

Некоторые виды долгоножек могут иметь на юге своего ареала бивольтинный, а на севере его — моновольтинный цикл развития. Так, *T. rufina* Mg., развивающийся в большей части Центр. и Южн. Европы в двух поколениях, в Исландии имеет всего одно поколение (Nielsen et al., 1954); одно поколение у него также в горных районах сев. Англии (Пеннины), которые, несмотря на их сравнительно небольшую абсолютную высоту (525—615 м) над уровнем моря, в климатическом, фаунистическом и флористическом отношении напоминают север Скандинавского полуострова (Coulson, 1959). В некоторых типично моновольтинных систематических группах долгоножек, например, у *Vestiplex*, на севере ареала возможно даже полное выпадение единственного поколения каждый второй год, в связи с чем формируется двухлетний (гемивольтинный) цикл развития. Геммингсен и Енсен (Hemmingesen, Jensen, 1957) предполагают наличие такого двухлетнего цикла развития у арктического *Tipula arctica* Curt., массовый лёт которого в Гренландии наблюдается строго периодически — раз в два года. То же отмечено Хофсвангом (Hofsvang, 1972) для *T. excisa* Schumm. в Норвегии. Аналогичная периодичность у ряда высокоширотных *Pterelachisus* и *Oreomyza*,³ вероятно, также обусловлена удлинением цикла их развития с одного до двух лет.

Во всех описанных случаях выпадение второго поколения за счет удлинения развития первого связано с недостаточностью температурного фактора. В высокоширотных и высокогорных условиях из-за дефицита тепла личинки долгоножек в год отрождения из яиц, по-видимому, не успевают за короткий летний период пройти старшие возрасты, и поэтому развитие их заканчивается не в следующем году, как обычно у моновольтинных видов, а лишь через сезон. На это косвенно указывают результаты работ в Таймырской тундре, где на следующий год после массового лёта долгоножек встречаются в почве почти исключительно их личинки младших и средних возрастов (Чернов, 1975).

Экспериментально влияние температуры на цикличность развития долгоножек доказано Кипенварлиц (1939), которой удалось в лабораторных условиях, устранив зимнюю диапаузу, получить в течение года два полных поколения такого типично моновольтинного вида семейства, как *Tipula paludosa* Mg.

В естественных условиях *T. paludosa* Mg. и другие сходные с ним по циклу развития моновольтинные виды дают, однако, одно поколение даже на крайнем юге их ареала, где годовая сумма эффективных температур значительно превышает таковую на севере его. Причиной этого, очевидно, является балансирующее влияние других факторов среды и в первую очередь недостаточной влажности, сильно задерживающей развитие личинок долгоножек. По наблюдениям автора в окрестностях Киева, в засушливые годы лёт *T. paludosa* Mg. начинается в среднем на 1.5—2 недели позже, чем в сырые, и ежегодно запаздывает в среднем на 3—4 недели по сравнению с Ленинградом, где режим влажности значительно благоприятнее для развития этого вида.

У некоторых поливольтинных видов долгоножек одно из поколений (обычно осеннее) может быть факультативным. Например, у типично бивольтинного *T. lateralis* Mg. иногда успевает развиваться и частичное третье поколение, чему способствует продолжительное сырое лето. По-видимому, всегда факультативным бывает второе поколение у *T. oleracea* L., которое в связи с этим, как правило, значительно малочисленнее первого (Pinchin, Anderson, 1936a). Причину

³ Наблюдения Ю. И. Чернова в бассейне р. Пясины (Таймырская тундра), частично опубликованные по *Tipula carinifrons* Holm. (Чернов, Савченко, 1965).

этого установил Лафлин (Laughlin, 1960), экспериментально показавший, что у части (около 10%) взрослых личинок *T. oleracea* L. развитие внезапно приостанавливается, вследствие чего окукливание их начинается с 4-недельным, а иногда и более продолжительным опозданием против нормы. Температурный режим при этом никакой роли не играет, так как личинки *T. oleracea* L. воспитывались Лафлином в константных условиях при 21°. По-видимому, здесь имеет место уже частично закрепившаяся наследственно тенденция к выпадению второго поколения из цикла развития первоначально бивольтинного вида. Это тем более вероятно, что *T. oleracea* L. в таксономическом и географическом отношении занимает промежуточное место между бивольтинными средиземноморскими и эфиопскими видами подрода *Tipula* s. str., с одной стороны, и его моновольтинными бореальными представителями — с другой.

Тенденция к превращению бивольтинного цикла развития в моновольтинный за счет удлинения сроков развития личинок первого поколения, которые в силу тех или иных обстоятельств не успевают достигнуть зрелости в течение одного сезона и остаются зимовать, отмечена Байерсом (Byers, 1961) также у неарктических *Oreopeza* Needh. И в этом случае полному выпадению второго поколения, очевидно, предшествует его превращение из облигатного в факультативное, как и во многих других группах насекомых (например, у подрывающих совок).

По-видимому, из бивольтинного может быть выведен и моновольтинный цикл развития позднеосенних видов семейства (большинство *Savtshenkia*), зимующих в фазе яйца со зрелым зародышем внутри (Theowald, 1957a). В условиях более теплого климата личинки этих видов, вероятно, отрождались в обычные сроки — вскоре после откладки самками яиц — и успевали закончить развитие следующей весной. С изменением климата в сторону похолодания сроки отрождения личинок, остающихся зимовать под защитой яйцевой оболочки, сместились на весну, а на развитие их потребовалось дополнительное время за счет следующего сезона, что и обусловило выпадение из цикла развития осенних видов второго поколения. Этому в значительной мере могла способствовать также наметившаяся у них летняя диапауза взрослых личинок под влиянием недостатка влаги. Поэтому не исключено, что переход от би- к моновольтинному был связан с выпадением первого, а не второго поколения, причиной которого явилось смещение заключительных этапов развития личинок на более поздние сроки в связи с их летней диапаузой (Савченко, 1966а).

Таким образом, в эволюционном аспекте би- (и вообще поли-) вольтинные циклы развития, очевидно, являются более древними и примитивными, а моновольтинный — более современным и специализованным типом развития долгоножек. Это подтверждается тем, что первый свойствен по большей части более архаическим, а второй — более молодым и прогрессивным группам семейства. Например, в пределах подрода *Tipula* s. str. в двух поколениях развиваются только архаические виды группы «*oleracea*», тогда как специализованные виды из групп «*paludosa*» и «*czizeki*» имеют лишь одно поколение в году. Точно так же в группе «*nova*» подрода *Yamatotipula* бивольтинным циклом обладает архаический *T. nova* Walk., а у более специализованного европейского *T. fenestrata* Schum. цикл развития моновольтинный. Аналогичные примеры можно привести и для других подродов рода *Tipula*.

Судя по предварительным наблюдениям, в экстремальных условиях высокогорий эволюция циклов развития долгоножек идет в том же направлении, что и в высоких широтах, т. е. в направлении смены моновольтинизма гемивольтинизмом. Это отмечено, например, у верхнего предела вертикального распространения *T. leucoprocta* Mik, причем у этого вида цикл развития также изменяется за счет дифференциации отдельных популяций на группы с нормальным и заторможенно развивающимися личинками (Второв, Савченко, 1968).

Продолжительность развития одного поколения (от откладки яйца до вылета из куколки взрослого насекомого) равна у моновольтинных видов долгоножек округленно 11—11.5 месяца, а у бивольтинных — для первого (летнего) поко-

ления 3.5—4, а для второго (зимующего) поколения — 5.5—6.5 месяца. При наличии у *T. lateralis* Mg. факультативного третьего поколения на развитие одной летней генерации затрачивается немногим более 2 месяцев (White, 1951).

АДАПТАЦИИ ДОЛГОНОЖЕК

Единство организма и среды — основное положение современной биологии. Любые устойчивые и длительно действующие изменения среды обитания неизменно сопровождаются соответствующими изменениями организмов. Поэтому все формообразовательные процессы, определяющие характер и направление эволюции органического мира, в основном адаптивны. Адаптивный характер носят как совокупность признаков, специфических для той или иной систематической группы организмов, так и каждый из этих признаков, взятый в отдельности.

Смысл формообразовательных процессов заключается в утверждении максимальной гармонии между организмом и средой, в достижении наибольшей «прилаженности» первого ко второй. Право на существование имеют лишь те биологические, физиологические, морфологические и другие особенности организмов, которые достаточно полно и совершенно приспособлены к окружающей среде. Всякая особенность организма, ставшая бесполезной для него, а тем более вступившая в конфликт со средой, рано или поздно обречена на регресс и исчезновение.

Чтобы новые условия существования получили достаточно глубокое и прочное отражение в организме, необходимо известное время. Адаптивная изменчивость должна, следовательно, неизбежно отставать от изменений в окружающей среде, обуславливающих ее. Это отставание распространяется как на выработку и закрепление новых полезных, так и на редукцию старых адаптаций, ставших ненужными организму. При этом темп, которым идет смена одних адаптивных признаков другими, зависит, очевидно, не только от продолжительности и интенсивности воздействия окружающей среды, но и от геологического возраста организмов, вовлеченных в формообразовательный процесс. Геологически более старые организмы, обладающие прочно зафиксированной консервативной наследственной основой, должны дольше сохранять первичные адаптации и медленнее вырабатывать новые, чем геологически более молодые организмы с еще недостаточно устоявшейся наследственной основой, которая, благодаря своей лабильности, легче и скорее отвечает новообразованиями на изменения условий существования.

Таким образом, у каждого организма могут быть одновременно две качественно различные группы адаптивных признаков: адаптации первичные, или регрессивные, возникшие на ранних этапах его филогенеза, и вторичные, или прогрессивные, — более позднего происхождения. Первые целесообразно назвать палео-, а вторые — неoadаптациями.

Как наследственно устойчивые проявления атавизма, палеоадаптации переходят к современным организмам от их анцестральных форм, живших в условиях более или менее отличных от нынешних. За немногими исключениями их происхождение не может быть объяснено с точки зрения современных взаимоотношений организмов со средой. Поэтому палеоадаптивные признаки часто рассматриваются как «генетические», спонтанно присущие организму, в искусственном разрыве их исторической связи со средой. Такая точка зрения лежит, например, в основе концепции «преадаптаций» (Huxley, 1942), по которой приспособительные признаки возникают не в результате прямого или косвенного воздействия среды на организм, а путем отбора ставших случайно полезными признаков, «предсуществовавших» как тенденция к эволюции в определенном направлении в популяциях организмов независимо от характера их связей с средой обитания. В последнее время теория «преадаптаций» широко используется применительно к комарам-долгоножкам Геммингсеном (Hemmingesen, 1956а, 1958, 1959 и др.).

Неоадаптации сравнительно легко вычлениаются из общего комплекса признаков организма путем элементарного экологического анализа, и приспособительный характер их обычно не вызывает сомнений. Нередко в группах близкородственных организмов еще существуют непрерывные эволюционные ряды, позволяющие проследить переход палеоадаптаций в неоадаптации, как один из этапов реально протекающего формообразовательного процесса.

Имея более общее систематическое значение, палеоадаптивные признаки характерны преимущественно для таксонов родового и более высокого ранга, тогда как значение неоадаптаций ограничивается чаще видами и подвидовыми таксономическими единицами.

Многочисленные и совершенные приспособления, выработавшиеся исторически в семействе комаров-долгоножек, четко подразделяются на первичные и вторичные. Характер их определяется двумя основными этапами в развитии долгоножек и их архаических анцестральных форм. На первом этапе сложился комплекс различных палеоадаптаций гидрофильного типа, обусловленных тесными связями, существовавшими между древними типулоидными и водной средой. Для второго этапа характерно формирование комплекса неоадаптаций мезо- и даже ксерофильного типа, обусловленных переходом преимагинальных фаз развития долгоножек из водной среды на сушу, а также тенденцией к аридизации среды, которая, начиная с неогена, предопределила общее направление эволюции фауны и флоры Голарктики в целом.

И м а г о

Несомненной адаптацией гидрофильного типа, свойственной не только долгоножкам, но и вообще всем Tipuloidea, является их длинноноготь.⁴

Очень длинные и тонкие ноги, сходные с таковыми типулоидных, имеются среди насекомых еще у клопов-водомерок из сем. Hydrometridae, живущих на поверхности воды. Благодаря наличию на лапках гидрофобных волосков, не смачиваемых водой, водомерки способны не только сидеть на водной пленке, но и двигаться по ней, как по твердой поверхности, не погружаясь в воду и не смачивая ею тела, которое у них при этом высоко приподнято над поверхностью воды, на длинных и тонких ногах.

По-видимому, у долгоножек и других Tipuloidea длинноноготь тоже выработалась исторически как приспособление к жизни на поверхности воды, с которой теснейшим образом были связаны их архаические анцестральные формы. Приспособительный характер длинноноготь наглядно проявляется у ряда архаических представителей семейства. Например, примитивные тропические *Megistocera* Wied., выйдя из куколки, остаются сидеть на поверхности воды, приподняв тело на широко расставленных ногах, пока их покровы окончательно не окрасятся и не затвердеют; они опускаются на поверхность воды также для отдыха и откладки яиц, принимая во всех этих случаях примерно такую же позу, как и клопы-водомерки. По наблюдениям Коулсона (Coulson, 1959), примитивные *Dolichopeza albipes* Curt., летая с вытянутыми ногами у самой поверхности воды, используют лапки как поплавки, тогда как крылья их одновременно выполняют функцию своеобразных воздушных рулей.

Позволяя долгоножкам по меньшей мере сидеть на воде, длинноноготь дает им, очевидно, и известные преимущества с точки зрения сохранения вида. Взрослые долгоножки часто поедаются тритонами, лягушками и другими земноводными, проводящими часть жизни в воде. Комар, сидящий на поверхности воды, высоко приподняв тело на длинных ногах, подвергается риску быть схваченным и съеденным земноводными значительно меньше, чем если бы

его тело непосредственно соприкасалось с водой. В частности самка, потеряв одну или даже несколько ног, еще сохраняет способность откладывать яйца в воду, обеспечивая тем самым воспроизведение потомства.

С защитным характером длинноноготь в историческом аспекте, возможно, связана и чрезвычайная хрупкость ног у типулоидных. Свойство их легко отламываться в месте сочленения вертлуга с бедром, очевидно, также выработалось параллельно с длинноноготью как адаптация, уменьшающая риск уничтожения типулоидных земноводными и хищными водными насекомыми, когда комары опускаются на поверхность воды с целью отдыха или откладки яиц.

По мере ослабления связи долгоножек с водной средой длинноноготь их, в отличие от некоторых других палеоадаптаций, не теряет своего адаптивного характера, а лишь приобретает иное назначение. Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1943) считает, например, что длинные ноги нужны долгоножкам для того, чтобы последние могли висеть на них, сидя в траве. Несколько наивная, такая трактовка вопроса не может быть принята хотя бы уже потому, что долгоножки в историческом аспекте связаны экологически больше с древесными, чем с травянистыми растительными формациями. В данном случае длинные ноги служат не только для удержания отдыхающего комара на твердой опоре, но и для придания ему определенной и притом динамичной позы.

Ряд исследователей (Cuthbertson, 1929a; Hemmingsen, 1952, и др.) отмечают, что многие Tipuloidea в состоянии покоя совершают телом более или менее ритмические качательные движения наподобие шпильки, причем ноги их, попеременно сгибающиеся и выпрямляющиеся, играют роль амортизаторов, ограничивающих размах отдельных качаний. Эти качания, по-видимому, не имеют сексуального назначения, так как воспроизводятся не только самками, но и самцами вне всякой связи с размножением (Coe et al., 1950). Интересно, что качающиеся комары в проходящем свете удивительно напоминают пауков, сидящих в колеблемой ветром паутине. Это сходство делает правдоподобным предположение, что длинноноготь в связи с качательными движениями имеет миметическое значение и обеспечивает типулоидным, благодаря их сходству с некоторыми видами пауков, большую безопасность от поедания птицами, хищными насекомыми и другими врагами.

Сочетание длинноноготь с шпилькоподобными раскачиваниями дает очень своеобразный защитный эффект у тех видов долгоножек (многие Dolichopezinae, большинство *Tipulodina* и др.) и прочих типулоидных, на ногах которых имеются снежно-белые или кремовые пояски. При раскачивании тело и ноги этих комаров обычно сливаются с окружающей их средой и заметными остаются лишь мелькающие на общем фоне светлые пятна поясков. Последние, по Геммингсену (Hemmingsen, 1952), сначала действуют отпугивающе, а затем, концентрируя на себя внимание, очевидно, дезориентируют врагов, стремящихся схватить преимущественно светлые участки легко отламывающихся ног, а не самих комаров, которые благодаря этому избегают гибели.

Как предположительная адаптация защитного назначения, наличие светлых поясков на длинных и тонких ногах выработалось конвергентно не только у типулоидных, но и у некоторых других членистоногих. Длинные и тонкие ноги с белыми поясками свойственны, например, одному или двум видам клопов из сем. Reduviidae, а также ряду пауков семейства Pholcidae, заселяющих на острове Самоа те же биотопы, что и габитуально сходные с ними типулоидные (Buxton, 1928).⁵

Свой адаптивный характер длинноноготь сохраняет у долгоножек, откладывающих яйца в почву. При мелкой откладке яиц длинные ноги, функционируя в качестве амортизаторов, позволяют самкам не только производить шпиль-

⁵ Шерфф (Scherff, 1970) считает, что белые пояски на ногах некоторых типулоидных выполняют еще и «сигнальные» функции, облегчая самцам и самкам в период размножения взаимонаблюдение.

⁴ Биологическое значение длинноноготь долгоножек детально рассматривается в работе Стабса (Stubbs, 1972).

кообразные движения, но и держать брюшко в почти вертикальном положении, что было бы невозможным при коротких задних ногах. Поэтому ампутация задних ног делает самок гело- и геобионтных видов семейства неспособными к нормальной откладке яиц. Самкам глубококладущих видов долгоножек длинные ноги обеспечивают не только погружение брюшка в почву, но и извлечение его наружу, которое при коротких ногах было бы затруднено (Hemmingsen, 1952).

Значение длинных ног типулоидных как дополнительного летательного приспособления еще не исследовано, хотя и кажется весьма вероятным. Возможно, что в полете они помогают сохранять определенное направление. Во всяком случае, правильность полета долгоножек с ампутированными задними ногами обычно резко нарушается.

Кроме длинноногости, к числу палеоадаптаций гидрофильного типа у долгоножек относится еще наличие в некоторых систематических группах макротрихий на крыловой пластинке. Опушение крыловой пластинки гидрофобными макротрихиями, делающими крылья несмачиваемыми водой, обычно связано у насекомых панорпоидного комплекса, к которому принадлежат долгоножки, с развитием в водной среде (Мартьянова, 1950). По-видимому, у типулоидных (или, скорее, еще у их панорпоидных предков) оно выработалась как приспособление к гидробионтному образу жизни на преимагинальных этапах развития. Сильно опушенной крыловой пластинкой характеризуются, например, примитивные тропические *Megistocera*, имаго которых отрождаются из куколок, свободно плавающих в воде. Обильные макротрихии на крыле имеются и у примитивных *Trichotipula* Al., а также у некоторых *Platytipula* и *Savtshenkia*, тесно связанных в развитии с водой или сильно переувлажненной средой.

У более специализованных мезо- и ксерофильных долгоножек (некоторые *Lunatipula*, *Nephrotoma* и *Dictenidia* Brul.) редкие случаи опушения крыловой пластинки, по-видимому, являются атавистическим признаком, утратившим свое первоначальное приспособительное значение, но еще не успевшим редуцироваться. Не исключено, однако, что у специализованных высокогорных *Vestiplex* из Вост. Азии, крылья которых иногда снабжены макротрихиями (например, *Tipula subtestata* Al.), произошла конвергентная смена функции и опушение защищает крылья уже не от непосредственного смачивания водой, а от капелек воды, образующихся при выпадении росы или таянии снежинок, как это отмечено, например, Капуром (Kapur, 1958) для гималайской совки *Steipolia acrophila* Hamps., на крыльях которой чешуйки вторично модифицированы в макротрихии.

Большим разнообразием отличаются у долгоножек неадаптации ксерофильного типа. Почти непрерывный эволюционный ряд таких адаптаций, связанных с размножением, прослеживается, например, в способах откладки долгоножками яиц и особенностях строения их яйцекада, которые в различных систематических группах семейства целиком определяются экологическим типом последних. Корреляция при этом настолько велика, что по строению яйцекада всегда можно точно сказать, в каких экологических условиях обитает и как откладывает яйца соответствующий вид.

В гело- и геобионтных группах долгоножек глубина откладки яиц в почву, как правило, возрастает по мере аридизации среды обитания их потомства. Так, гелобионты (*Platytipula*, *Yamatotipula*, *Acutipula*) и умеренно мезофильные геобионты (*Tipula* s. str., многие *Pterelachisus*), потомство которых развивается в условиях достаточно высокого увлажнения, откладывают яйца мелко, погружая при этом в почву лишь самый кончик брюшка. Более мезофильные и умеренно ксерофильные геобионты (многие *Pterelachisus* и *Oreomyza*), потомство которых развивается при пониженной влажности, откладывают яйца глубже, погружая в почву не только вершину, но и почти всю дистальную часть брюшка. Наконец, ксерофильные формы (большинство *Vestiplex* и *Odonatisca*, многие *Lunatipula*), обитающие в сухих биотопах, откладывают яйца на максимальную возможную глубину, погружая с этой целью в почву все брюшко.

Глубокой откладкой яиц снижается риск их гибели от высыхания, который при всех условиях всегда больше у поверхности почвы, чем в глубине ее. Как адаптация ксерофильного типа, глубокая откладка яиц выработалась у долгоножек конвергентно (Hemmingsen, 1956b). В других группах насекомых она известна, например, у прямокрылых, ксерофильные формы которых кладут яйца в почву тоже глубже, чем мезофильные (Зимин, 1938).

Интересно, что мелкокладущие долгоножки размещают яйца в почве обычно в одиночку или самое большее группами из нескольких штук, тогда как боль-

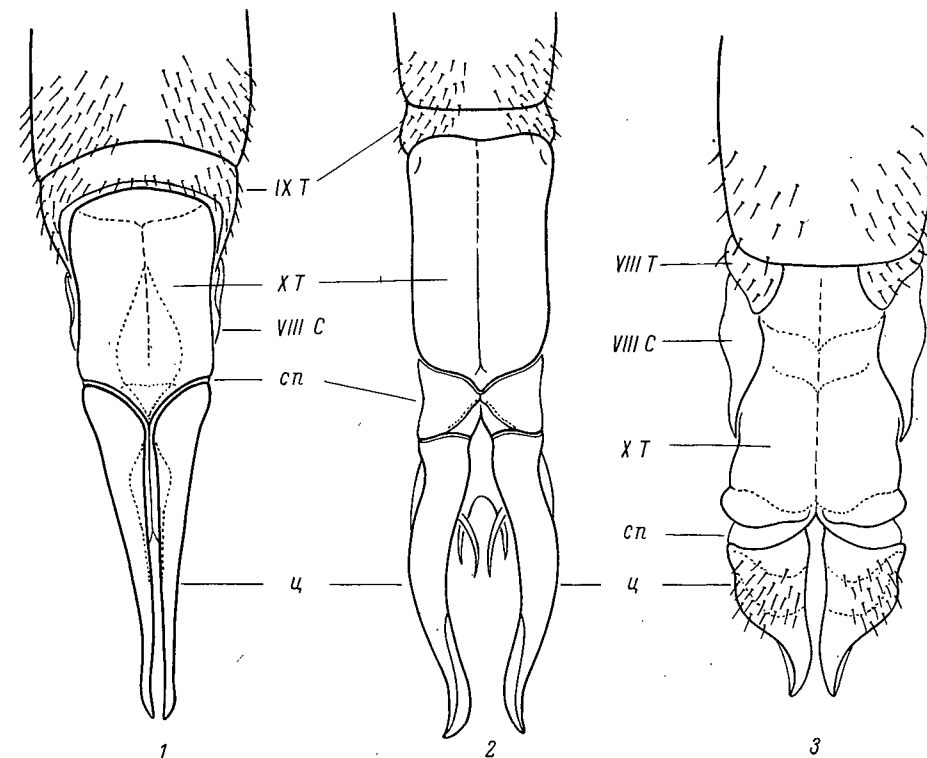


Рис. 92. Вершина брюшка и яйцекад самок долгоножек из рода *Tipula* L., вид сверху. По Маннгеймсу, с изменениями (2), по Савченко (3).

1 — *T. (Acutipula) fulvipennis* Deg., 2 — *T. (Lunatipula) livida* v. d. Wulp, 3 — *T. (Odonatisca) juncea* Mg. *cn* — соединительная перепонка. Остальные обозначения как на рис. 24, 39.

шинство глубококладущих видов откладывают яйца, так сказать, «гнездовым» способом, крупными скоплениями из нескольких десятков штук, слившихся нередко в компактный яйцевой комок. В таком типе яйцекада, служащем хорошим примером внутривидовой взаимопомощи, следует, очевидно, видеть дополнительное приспособление, обеспечивающее более полное выживание яиц в условиях дефицита влаги. В комке они, естественно, лучше противостоят высыханию, чем в одиночку. Особенно это касается яиц, находящихся внутри комка, которые медленнее теряют влагу благодаря мульчирующей роли его периферического слоя.

Строение яйцекада самок долгоножек весьма совершенно адаптировано к способам откладки яиц, а также к влажности среды, в которую последние откладываются (Hemmingsen, 1952, 1956a, 1960 и др.).

В систематических группах семейства, для которых характерна мелкая откладка яиц, церки имеют вид длинных и узких склеритов, способных слегка размыкаться в горизонтальной плоскости благодаря тому, что их сочленение с X тергитом осуществляется посредством узких поперечных перепонки, су-

женных мезалью и расширенных наружу (рис. 92, 1). При уколе яйцекладом в почву церки, размыкаясь, немного раздвигают частички последней и в образовавшуюся щель посредством вальв, имеющих вид склеротизованного членковидного образования, вводится яйцо.

Изгиб вершины брюшка на вентральную сторону, которым у мелкокладущих видов сопровождается яйцекладка, обеспечивается нормальным развитием у их самок VIII и IX брюшных тергитов, которые в состоянии покоя частично втянуты в полость брюшка, а при изгибе выдвигаются наружу.

При углубленной откладке яиц строение яйцеклада в целом не изменяется, но перепончатое сочленение между церками и X тергитом становится шире (например, *Tipula truncorum* Mg.), что связано с необходимостью более широкого размыкания церок для выдавливания в почве щели, достаточно просторной для введения в нее дистальной части брюшка. Как заметил еще Пьер (Pierre, 1934a), особенно сильной модификации яйцеклад долгоножек подвергается в наиболее специализованных ксерофильных группах долгоножек, адаптированных к глубокой откладке яиц. При этом изменяется не только строение яйцеклада, но происходит и смена функций его отдельных частей.

Так, у ксерофильных *T. lesnei* Pierre и *T. livida* v. d. Wulp, самки которых при откладке яиц погружают брюшко в почву почти целиком, но яйца размещают еще в одиночку, наблюдается расширение и укорочение церок, а перепонка между церками и X тергитом достигает такой ширины (рис. 92, 2), что церки при погружении брюшка в почву могут размыкаться под прямым углом к продольной оси тела; вальвы у этих видов долгоножек, наоборот, недоразвиты и модифицированы в две пары толстых щетинок (рис. 93, 4—6). Укорочение и утолщение церок обусловлено у *T. lesnei* и *T. livida* необходимостью увеличить их прочность, так как во время яйцекладки самки обоих видов погружают в почву брюшко с растопыренными церками, на которые в связи с этим ложится дополнительная механическая нагрузка; редукция же вальв связана с тем, что они уже не выполняют в этом случае функции приемника для яйца, а лишь придерживают его снизу и сбоку в начале яйцекладки, причем так, чтобы не стереть с яйца лишней секрет, которым оно покрыто (рис. 84, 2). В канал, выдавленный в почве брюшком, яйцо вводится уже не при помощи вальв, утративших у *T. lesnei* и *T. livida* свои первоначальные функции, а при помощи церок, которые, загибаясь вниз, выталкивают его из развилка, образованного редуцированными вальвами, и в связи с этим в проксимальной части лировидно выгнуты наружу соответственно кривизне прилегающей к ним поверхности яйца (рис. 92, 2). В группе *T. livida* v. d. Wulp имеются все переходы от обычного яйцеклада мелкокладущих к модифицированному яйцекладу ширококладущих форм долгоножек. Например, у *T. circumdata* Siebke — наиболее примитивного представителя этой группы — церки лишь слабо выгнуты, а тенденция к редукции и раздвоению вальв только намечена в виде небольшой насечки, расположенной дорсально перед их вершиной (рис. 93, 1). У *T. fuscicosta* Mnnhs. и *T. saltatrix* Sav. вальвы вооружены на вершине каждая соответственно 2 или 3 зубчиками (рис. 93, 2—3), а у *T. bimaculata* Ried. — уже модифицированы дистально в 3 толстые щетинки, которые, однако, еще не достигают такой длины (рис. 93, 4), как у *T. livida*, *T. lesnei* и наиболее близких им видов (рис. 93, 5—6).

Наиболее высокой степени специализации яйцеклад самок достигает при глубокой «гнездовой» откладке яиц, характерной для большинства *Vestiplex* и *Odonatisca*. В этих группах церки, активно расширяющие у многих видов в процессе яйцекладки почвенный канал и выдавливающие в нижней части его яйцевую камеру, достигают особенно мощного развития, причем форма их становится черпаковидной, а нижний край часто зазубрен. В связи с непосредственным сбрасыванием яиц из гениталий самки на дно яйцевой камеры редукция вальв, ставших функционально бесполезными, достигает в этих систематических группах семейства предела: обычно они имеют вид двух толстых щетинок (рис. 94, 4—6) или коротких зубцов (рис. 94, 3), а иногда прак-

тически и вовсе не выражены (некоторые *Odonatisca* и *Vestiplex* из группы «*virgatula*»).

Так как при глубокой откладке яиц вершина брюшка все время сохраняет более или менее вертикальное положение и не загибается вентрально, у самок

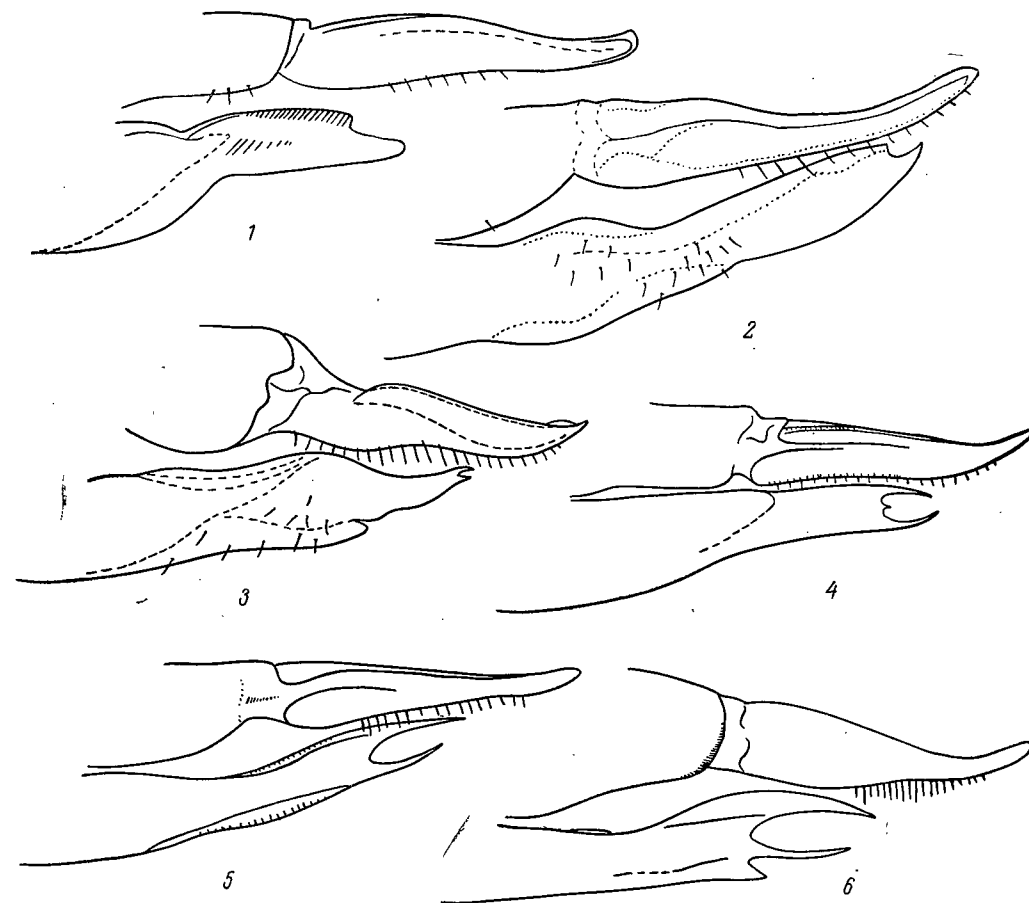


Рис. 93. Основные этапы ксероморфной модификации яйцеклада самок долгоножек группы «*livida*» из подрода *Lunatipula* Edw. рода *Tipula* L. По Маннгеймсу (1, 4—6) и Савченко (2, 3).

1 — *T. (L.) circumdata* Siebke, 2 — *T. (L.) fuscicosta* Mnnhs., 3 — *T. (L.) saltatrix* Sav., 4 — *T. (L.) bimaculata* Ried., 5 — *T. (L.) pandora* Mnnhs., 6 — *T. (L.) pseudocinerascens* Str.

глубококладущих видов долгоножек функционально бесполезными становятся также VIII и IX тергиты брюшка. В связи с этим первый из них обычно редуцируется до двух латеральных пластинок, а второй — до узкой поперечной перемычки или нередко даже целиком (рис. 92, 3).

Своеобразная неадаптация ксерофильного типа имеет место в строении яйцеклада у видов группы *Tipula fascipennis* Mg. (подрод *Lunatipula*), самки которых непосредственно сбрасывают яйца на поверхность почвы, вовсе не погружая в нее яйцеклад. У них редуцируются не только вальвы, но и церки, переставшие выполнять какие бы то ни было механические функции, а яйцеклад в целом сильно укорачивается и внешне становится больше похожим на гипопигий самца (рис. 95, 1). В яйцекладе этого типа сильно редуцируется также X тергит, а редуцированные створки, утратив нормальную для них подвижность в отношении друг к другу и к генитальному сегменту, обнаруживают тенденцию к частичному срастанию.

Поскольку виды группы *T. fascipennis* Mg. обитают обычно в биотопах с плотной и часто довольно сухой почвой, глубокая откладка яиц в которую связана с большими механическими усилиями, то характерное для этой группы простое сбрасывание яиц на поверхность почвы и обусловленная им редукция

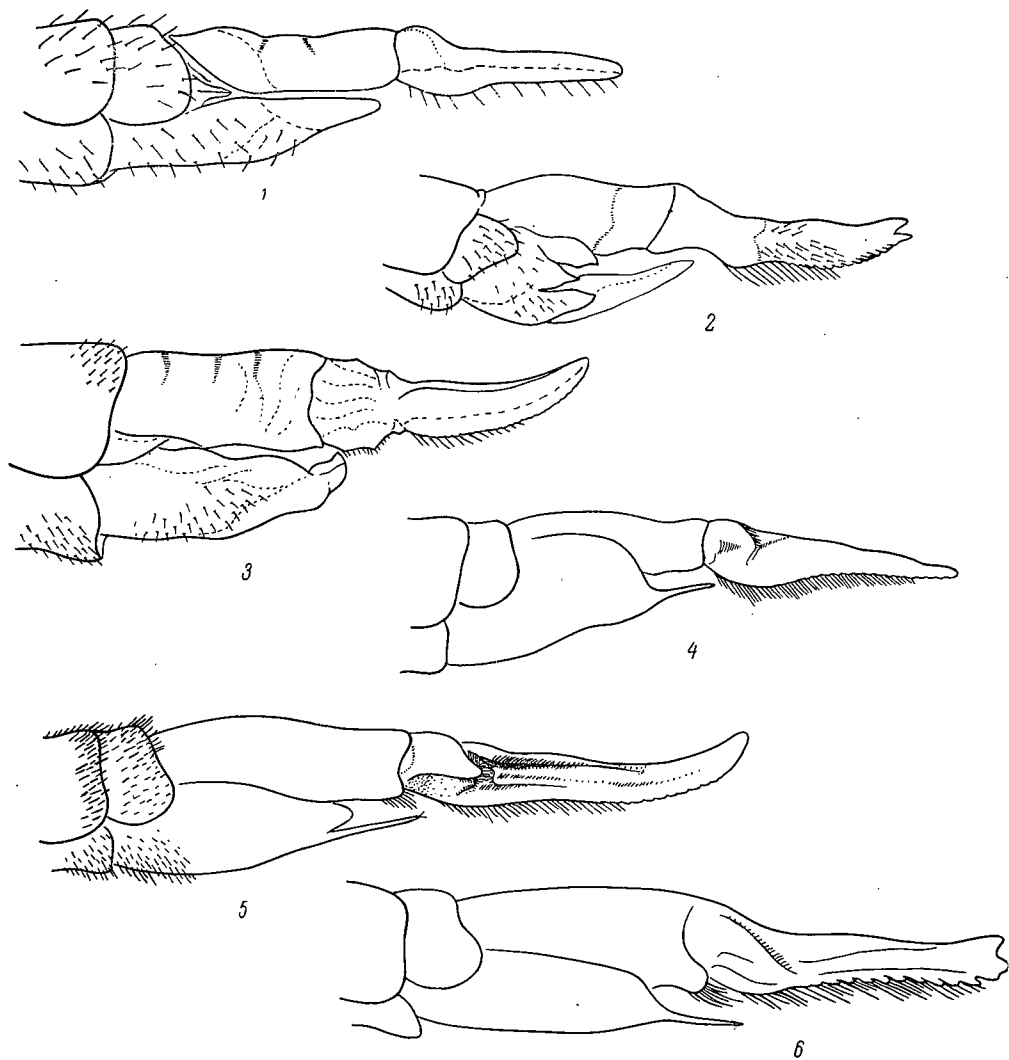


Рис. 94. Основные этапы ксероморфной модификации яйцеклада самок долгоножек из подрода *Vestiplex* Bezzi рода *Tipula* L. По Маннгеймсу (4—6), Савченко (2).

1 — *T. (V.) verecunda* Al., 2 — *T. (V.) ambigua* Sav., 3 — *T. (V.) virgatula* Ried., 4 — *T. (V.) transbaicalica* Al., 5 — *T. (V.) pallidicosta* Pierre, 6 — *T. (V.) excisa* Schaum.

яйцеклада являются, очевидно, адаптациями по принципу «наименьшего сопротивления среде», тогда как гипертрофию церок в систематических группах семейства с глубокой откладкой яиц можно рассматривать как адаптацию по принципу «преодоления сопротивления среды».

Редукция яйцеклада в связи с отсутствием нагрузки на него во время яйцекладки характерна также для некоторых бриобионтных долгоножек, откладывающих яйца в рыхлый водный мох (*T. saginata* Berggr. и др., рис. 95, 2). Судя по архаическому *Megistocera filipes* F., первичным гидробионтам был

свойствен, однако, хорошо развитый склеротизованный яйцеклад с дуговидной загнутыми вниз вальвами, облегчавшими откладку яиц в воду самкам, сидящим на ее поверхности (рис. 96). Поэтому все случаи редукции как яйцеклада в целом, так и отдельных его частей следует, очевидно, рассматривать в качестве вторичных адаптаций, обусловленных преимущественно ксероморфной эволюцией более молодых и специализованных систематических групп семейства.

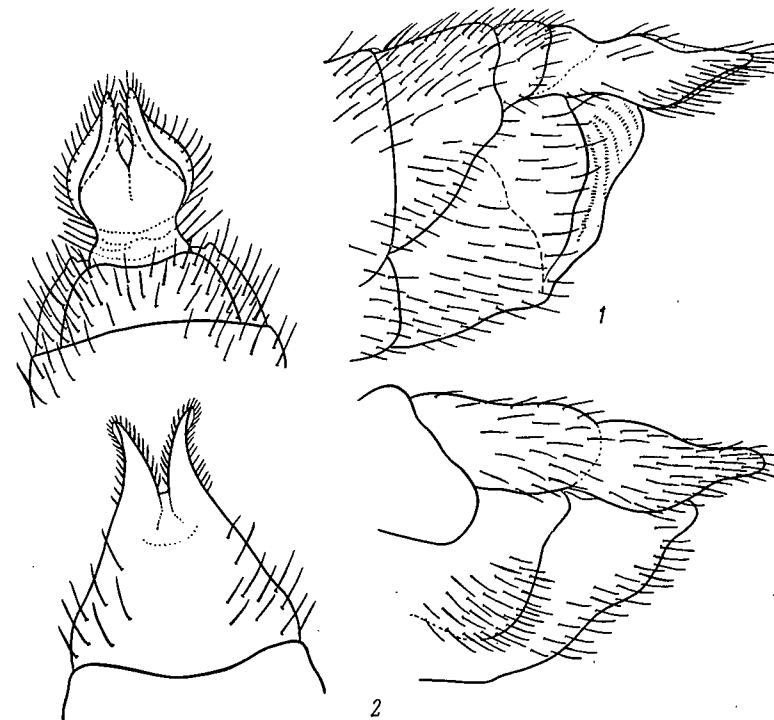


Рис. 95. Яйцеклады самок долгоножек из рода *Tipula* L. (слева — вид сверху, справа — вид сбоку). По Савченко.

1 — *T. (Lunatipula) fascipennis* Mg., 2 — *T. (Emdotipula) saginata* Berggr.

К различным способам откладки яиц, связанным с неодинаковой обеспеченностью почвы влагой, адаптированы, по-видимому, не только строение яйцеклада и верхних сегментов брюшка самок, но и длина последнего. Во многих ксерофильных группах геобионтных долгоножек явственно проявляется тенденция к удлинению брюшка по отношению к общей длине тела, что должно обеспечивать размещение самками яиц в почве на максимальной глубине. В палеарктической фауне брюшко особенно сильно удлинено у *Tipula juncea* Mg. и *T. pribilofensis* Al., самки которых кладут яйца в сыпучий песок, часто погружая в него кроме брюшка и часть грудного отдела. Менее резко, но все же четко удлинение брюшка проявляется у ряда глубококладущих видов подрода *Vestiplex* Bezzi, например, у *T. rubripes* Schum., *T. excisa* Schum., *T. nubeculosa* Mg., *T. sexspinosa* Str., *T. arctica* Curt. и *T. pallidicosta* Pierre. В этом ряду данная тенденция постепенно ослабевает от первого вида к последнему, причем у более мезофильного *T. scripta* Mg. из того же подрода относительная длина брюшка самок уже почти не отличается от таковой в мелкокладущих группах рода *Tipula* L. (Hemmingsen, Jensen, 1960).

Очевидно, адаптацией к ксерофильным условиям существования и глубокой откладке яиц является также необычайное удлинение брюшка у самок ряда южноафриканских видов рода *Longurio*, личинки которых живут в сухой почве под защитой каменистых россыпей на горных плато (Wood, 1952).

Интересно, что в случаях крайней физиогастрии у самок (*Tipula rubripes* Schum., *T. juncea* Mg.) удлинение брюшка наблюдается и у самцов тех же видов. Адаптивный признак, имеющий первоначально вторичнополовой характер, становится при этом видовым, что лишней раз подчеркивает большое формообразующее значение процесса адаптаций, оказывающего глубокое влияние на генетическую структуру вида в целом.

Редукция яйцеклада в связи с утратой им его обычных механических функций сопровождается у долгоножек противоположной тенденцией к уменьшению относительной длины брюшка. Например, у самок *T. saginata* Bergr., откладывающих яйца в водный мох, брюшко явственно короче, чем обычно в семействе, и далеко не достигает вершин крыльев, тогда как у видов, кладущих яйца в почву, оно по меньшей мере достигает вершин крыльев или даже явственно выступает за них.

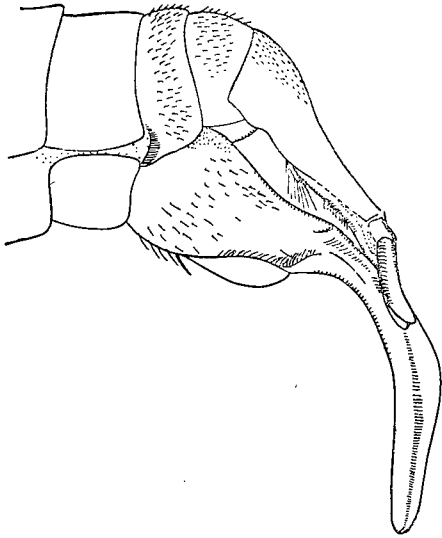


Рис. 96. Яйцеклад самки эфиопского *Megistocera filipes* F. По Маннгеймсу.

Укорочение брюшка имеет место также у видов группы *T. fascipennis* Mg., самки которых свободно разбрасывают яйца на поверхности почвы.

Изменение индекса относительной длины брюшка у долгоножек различных экологических типов в связи со способами откладки ими яиц показано в табл. 14.

Очень распространенной среди комаров-долгоножек неадаптацией является тенденция к редукции крыльев.⁶ В палеарктической фауне в настоящее

Таблица 14

Индексы¹ относительной длины брюшка самок в различных экологических группах долгоножек

Вид	Экологический тип	Способ откладки яиц	Индекс
<i>Tipula kiritshenkoi</i> Sav.	Ксерофильный гео- (или лито-) бионт	Глубокий	5.3
<i>T. longitudinalis</i> Niels.	То же	То же	4.9
<i>T. coquilletiana</i> Al.	»	»	4.5
<i>T. laccata</i> Lund.	»	»	3.8—3.9
<i>T. tristriata</i> Lund.	Ксерофильный геобионт	Углубленный	4.1—5.4
<i>T. carinifrons</i> Holm.	Мезофильный геобионт	То же	4.3
<i>T. mitophora</i> Al.	То же	?	4.0
<i>T. luteibasalis</i> Sav.	»	?	3.8
<i>T. hirsutipes</i> Lack.	»	Углубленный	3.5
<i>T. peliostigma</i> Schum.	Ксерофильный геобионт	Мелкий	4.1
<i>T. lunata</i> L.	Мезофильный геобионт	То же	3.5
<i>T. gimmerthali</i> Lack.	Гигрофильный бриобионт	»	3.4
<i>T. pagana</i> Mg.	Мезофильный бриобионт	»	3.3
<i>T. vernalis</i> Mg.	Мезофильный геобионт	Поверхностный	2.9
<i>T. affinis</i> Schum.	То же	То же	2.6
<i>T. fascipennis</i> Mg.	Ксерофильный геобионт	»	2.4
<i>T. mellea</i> Schum.	То же	»	2.3
<i>T. saginata</i> Bergr.	Гидробионт	»	2.4

¹ За индекс принято частное от деления абсолютной длины брюшка на абсолютную длину груди.

⁶ Проблема редукции крыльев у долгоножек детально рассмотрена Байерсом (Byers, 1969).

время известно около 40 видов семейства с более или менее укороченными крыльями; имеются они также в неарктической, ориентальной и эфиопской фаунах, где количество их нуждается, однако, в уточнении.

Наиболее богаты короткокрылыми формами роды *Tipula* и *Longurio*; значительно меньше их в роде *Nephrotoma* и других систематических группах семейства.

Следуя классической дарвиновской концепции, многие исследователи рассматривают короткокрылость как адаптацию к существованию в биотопах, подверженных постоянному воздействию сильных ветров, которые обрекают окрыленных долгоножек, являющихся вообще плохими летунами, на снос в несвойственные им биотопы, где они погибают, не оставив потомства.

Чаще всего ветровой (эоловой) теорией объясняют редукцию крыльев у долгоножек небольших океанических островов. С этой точки зрения Александер (Alexander, 1923) рассматривает, например, возникновение короткокрылых популяций *Tipula pribilofensis* Al. на островах Прибылова в Беринговом море, а Гессе (Hesse, 1924) — то же явление у *T. septentrionalis* Lw. на арктических островах западного полушария и какой-то ближе не определенной *Tipula* sp. с Фолклендских островов. В континентальных условиях все эти долгоножки нормально окрылены.

Нитхамер (Niethamer, 1958) распространяет ветровую теорию происхождения короткокрылости у долгоножек не только на острова, но и на морские побережья континентов, расположенные в зонах постоянных сильных ветров. Для примера он приводит *Tipula modesta* Meq., имеющего в большей части своего ареала, охватывающего Алжир и Тунис, нормально развитые крылья, но обнаруживающего тенденцию к их редукции в прибрежной полосе полуострова Кап-Бон, где в течение большей части года дуют сильные ветры. Редукция крыльев у *T. modesta* Meq. связана, по Нитхамеру, с жизнью этого вида на открытых, ничем не защищенных пространствах в непосредственной близости от береговой линии. Встречающийся на том же полуострове *T. mediterranea* Lask. имеет нормально развитые крылья, так как местом его обитания служат заболоченные участки, защищенные от ветра высоким камышом.

Противоветровое приспособление, обеспечивающее виду прочную связь со свойственными ему биотопами, Бецци (Bezzi, 1924) видит также в короткокрылости *T. cisalpina* Vz. и некоторых других долгоножек, обитающих в горах выше верхней границы лесного пояса на незащищенных от ветра открытых альпийских лугах.

Удовлетворительно объясняя причины редукции крыльев у долгоножек в ряде частных случаев, эоловая теория, однако, недостаточна для понимания этого явления в целом, так как короткокрылость в семействе имеет место не только у островных и литоральных, но также и у равнинных форм. Из них некоторые (например, *T. autumnalis* Lw.) обитают даже под пологом древесных насаждений, где селекционирующая роль ветра если и не сводится совсем на нет, то во всяком случае сильно ослабляется. Поэтому короткокрылость долгоножек следует, очевидно, рассматривать как адаптацию, возникшую не только и даже не столько в связи с ветровым, сколько с другими факторами.

Как видно из табл. 15, и в Палеарктике, и в других зоогеографических областях большинство короткокрылых видов долгоножек связано в своем распространении либо с высокогорьями, либо с высокими широтами. В пределах Палеарктики к числу высокогорных относится, например, около 15 (38%), а к числу высокогорных — около 8 (20%) из общего числа короткокрылых видов долгоножек региональной фауны. В Неарктике короткокрылые долгоножки известны, по-видимому, лишь из высоких широт (Аляска, острова Прибылова), а в Восточной и Эфиопской областях — только из высокогорных районов сев.-вост. Бирмы, южн. Китая, Танзании, Кении и Уганды.

Связь между широтным и высотным положением мест обитания, с одной стороны, и степенью редукции крыльев — с другой, наглядно прослеживается у ряда близко родственных и политипических видов долгоножек. Например,

Эколого-географическая характеристика короткокрылых видов долгоножек из рода *Tripila* (К — коэффициент редукции крыльев, равный отношению общей длины тела к длине крыльев)

Вид	К	Экологический тип	Распространение		Биотоп
			горизонтальное	вертикальное (м над ур. м.)	
П а л е а р к т и ч е с к а я ф а у н а					
<i>T. orilionimorpha orilionimorpha</i> Sav., ♀	23—25	Ксерофильный геолитобионт	Китай: пров. Цинхай	4100	Сухие высокогорные пу- стыни
<i>T. orilionimorpha aligera</i> Sav., ♀	13—14	То же	Китай: пров. Цинхай	4100	То же
<i>T. aptera</i> Lack., ♂	23—26	»	Кашир	3300—3700	»
<i>T. mitophora</i> Al., ♀	11.4	Мезофильный геобионт	Китай: Сикан	4000	Широколиственные леса
<i>T. scarpinosa</i> St., ♀	10—12	Ксерофильный геолитобионт	Южн. Приморье.	500	Альпийские луга
<i>T. kashkarovi</i> Stack., ♀	10	То же	Альпы	1750	Холодные высокогорные пу- стыни
<i>T. aestiva</i> Sav., ♀	9.3	»	Тянь-Шань	2800—3600	То же
<i>T. virgatula virgatula</i> Ried., ♀	9.2	»	Китай: Цинхай, Сикан	3200—4200	Сухие высокогорные степи
<i>T. virgatula montivaga</i> Sav., ♀	8.6	»	Юго-вост. Сибирь, Мон- голия	2000—3400	То же
<i>T. lesnei</i> Pierre, ♀	8.7	»	Тянь-Шань	1000—2800	Сухие горные степи
<i>T. longitudinalis</i> Niels., ♀	8.2	»	Канарские о-ва	500—1800	Сухие горные склоны
<i>T. ebneri</i> Mnnhs., ♀	8.4	»	Южн. Сибирь, Монголия	1000—3400	Сухие горные степи
<i>T. kiritschenkoi</i> Sav., ♀	8.0	»	Альпы	1750	Альпийские луга
<i>T. autumnalis</i> Lw., ♀	7.9	»	Монголия, Тува	2000—2400	То же, лес у верхней гра- ницы
<i>T. cisalpina</i> Ried., ♀	7.5—8.0	»	Альпы	1200—2000	Альпийские луга
<i>T. hemapterandra</i> Bezzi, ♀	7.5	»	Альпы	1400—1850	То же
<i>T. saccii</i> Mnnhs., ♀	7.4—7.5	»	Альпы	1800	То же
<i>T. ambigua</i> Sav., ♀	6.5—6.6	»	Корякский нац. округ	400	Тундра
<i>T. carinifrons gympatera</i> Al., ♀	6—6.7	Ксерофильный геобионт	Анадырь	200	То же
<i>T. tristriata</i> Lund., ♀	5.1—7.1	Геолитобионт	Крайний север Сибири	800	Тундра
<i>T. coccinellifrons</i> Al., ♀	6—6.6	Умеренноксерофильный геобионт	Центр. Европа, Зап. Си- бирь	200	Заболоченные леса
<i>T. carinifrons carinifrons</i> Holm., ♀	5.8—6	То же	Юго-вост. Сибирь, Са- халин, север Японии	800—1200	Тайга
<i>T. hispida</i> Sav., ♀	6.2	Ксерофильный геолитобионт	Крайний север Сибири	800	Щебнистая тундра
<i>T. laccata</i> Lund., ♀	6.0	»	Китай: пров. Цинхай	4100—4300	Сухая высокогорная пу- стыня
<i>T. nubila</i> Sav., ♀	5.7	То же	Чукотка	500	Щебнистая тундра
	5.3	»	Китай: пров. Цинхай	4200—4300	Сухая высокогорная пу- стыня

Т а б л и ц а 15 (продолжение)

Вид	К	Экологический тип	Распространение		Биотоп
			горизонтальное	вертикальное (м над ур. м.)	
<i>T. franzi</i> Mnnhs., ♀	5.3	Ксерофильный геолитобионт	Тавр	2000—2400	Альпийские луга
<i>T. hirsutipes spinifera</i> Sav., ♀	4.2	То же	Сев.-вост. Сибирь	200	Щебнистая тундра
<i>T. fragilicornis</i> Ried., ♀	4.0	»	Аленнины	1300—1800	Альпийские луга
<i>T. gimmerthali</i> Lack., ♀	3.5	Гигрофильный бриобионт	Сев. Европа, Карпаты	до 1400	Заболоченная лесотундра и тайга
<i>T. pagana</i> pagana Mg., ♀	3.0	Мезофильный бриобионт	Сев. и Центр. Европа	200	Влажные луга и лесные поляны
<i>T. carinifrons gympatera</i> Al., ♂	2.6—3.1	Ксерофильный геобионт	Анадырь	200	Тундра
<i>T. wangeliana</i> Al., ♀	2.6	Ксерофильный геолитобионт	Чукотка, о-в Врангеля	700	То же
<i>T. carinifrons violovitshi</i> Sav., ♀	2.2—2.5	Мезофильный геобионт	Южн. Курилы	700	Побережье (зона приобя) Тихого океана
<i>T. cressa</i> Mnnhs., ♀	2.3	Ксерофильный геобионт	О-в Крит	1500—1800	?
<i>T. hemiptera</i> Mnnhs., ♀	2.3	Ксерофильный геолитобионт	Вост. Карпаты	1400—2100	Альпийские луга
<i>T. luteobasalis</i> Sav., ♀	2.1—2.2	То же	Закавказье	1800—3000	То же
<i>T. flavolutescens</i> Pierre, ♀	2.0	? Мезофильный геобионт	Казахские о-ва	500	?
<i>T. scandens</i> Edw., ♀	1.8	Ксерофильный геолитобионт	Тибет	3350—4800	Высокогорная пустыня
<i>T. kamchatkana</i> Al., ♀	1.5—1.6	То же	Камчатка, Алтай, Мон- голия	1200—2000	Альпийские луга
<i>T. modesta</i> Mg., ♀	1.5—1.6	Ксерофильный геобионт	Алжир (п-ов Кап-Бон)	?	Открытые сухие простран- ства
<i>T. paludosa</i> Mg., ♀	1.5	Мезофильный геобионт	Европа (кроме юга)	до 900	Влажные луга
<i>T. nigdaensis</i> Bish., ♀	?	Ксерофильный геобионт	Аравийский п-ов	?	?
<i>T. bergrothiana</i> Al., ♀	8.5	Ксерофильный геолитобионт	фауна	1000	Тундра
<i>T. septentrionalis</i> Lw., ♀	?	То же	Аляска	?	То же
<i>T. pribilofensis</i> Al., ♀	?	»	Лабрадор	?	»
<i>T. halteroptera</i> Al., ♀	6.8—7.2	Ксерофильный геолитобионт	О-ва Прибылова	?	»
<i>T. subapterogyna</i> Al., ♀	3.4	То же	фауна	4300	Альпийские ассоциации ро- додендрона
<i>T. tardigrada</i> Edw., ♀	2.9	?	Китай: о-в Тайвань	3000	То же
<i>T. bisentis</i> Al., ♀	1.5	?	Китай: пров. Юньнань	2750	»
			Сев.-вост. Бирма	3600—4000	»
<i>T. lobeliae</i> Al., ♂♀	8.7—10.0	Ксерофильный геолитобионт	Кения	3500—4300	Альпийские луга
<i>T. subaptera</i> Green., ♂♀	7.3—15.3	То же	Килиманджаро	4290	То же
<i>T. curtipennis</i> Mnnhs., ♂	11.0—14.0	Мезофильный бриобионт	Уганда	3500	»

у *T. erectiloba* Al., обитающего в Сычуани на высотах порядка 3300 м над ур. м. т. е. лишь немного выше субтропического пояса, крылья еще нормально развиты; у близкого к нему *T. pauxilla* Sav., обитающего в Сикане и Цинхэе на высотах от 3900 до 4300 м над ур. м. в высокогорных степях намечается уже тенденция к редукции крыльев, а у *T. aptera* Lask. из Сикана, который встречается на высотах более 4000 м над ур. м., крылья практически совсем редуцированы и не пригодны для полета (Савченко, 1960б). У самок *T. carinifrons violovitshi* Sav., встречающегося на острове Итуруп Курильской гряды в зоне приобья Тихого океана, крылья лишь сильно укорочены, а у поминативного подвида этого же вида, распространенного на крайнем севере Сибири и на ряде островов Ледовитого океана, почти полностью редуцированы. Помимо широтного, клины короткокрылости носят у долгоножек нередко и долготный характер. Так, в сев.-зап. Сибири *T. hirsutipes* Lask. и *T. laccata* Lund. представлены нормально окрыленными, а на северо-востоке ее — короткокрылыми формами.

Высокогорные степи и полупустыни, с одной стороны, и различные варианты высокоширотных тундр — с другой, являются в известной мере экологическими аналогами, хотя, конечно, и не тождественны друг другу. И тем, и другим свойствен достаточно суровый климат с резко выраженной недостаточностью температурного фактора и не менее резкими сезонными и суточными колебаниями его. В связи с этим ряд исследователей считает, что короткокрылость высокогорных и высокоширотных форм долгоножек — это прежде всего адаптация к существованию в условиях стабильного дефицита тепла (Bezzi, 1916; Штакельберг, 1944, и др.).

У многих крупных, плохо летающих насекомых полету обычно предшествует соответствующая подготовка крыловых мышц в направлении повышения их температуры, которая обеспечивается путем быстрой вибрации крыльев (Krogh, Zeuthen, 1942). Последняя, как в дальнейшем и сам полет, возможна лишь при температурах, превышающих определенный порог, различный для разных видов насекомых. Если температура воздуха ниже пороговой, насекомые не летают. Поэтому при постоянном преобладании низких температур из цепи экологических связей совершенно выпадает фактор, создающий стимул к полету. С другой стороны, по Штакельбергу (1944), при недостаточности температурного фактора, стремясь максимально использовать наличные тепловые ресурсы, наземные насекомые обычно сосредотачиваются у поверхности почвы, где нагрев в дневные часы всегда больше, чем в других ярусах обитания. Это, а также сильное охлаждение поверхности почвы вследствие интенсивного лучеиспускания в ночные часы тоже ограничивает роль полета в жизни долгоножек, направляя их эволюцию в сторону редукции крыльев, достигающей предела у насекомых, имагинальная фаза которых появляется зимой (*Boreus*, *Chionea* и др.).

Дефицит тепла создает, очевидно, не только прямые, но и косвенные предпосылки к развитию короткокрылости у долгоножек, причем вторые, возможно, часто играют даже большую роль, чем первые. Дело в том, что непосредственным результатом постоянного преобладания низких температур является устойчивая низкая физиологическая влажность воздуха. В связи с недостатком тепла и на высокогорьях и в высоких широтах воздух содержит очень небольшие количества паров воды, причем относительная влажность еще больше уменьшается днем при повышении температуры. В это время условия влажности становятся особенно неблагоприятными для таких гигрофильных насекомых, как долгоножки, а следовательно, создаются дополнительные предпосылки к выработке защитных приспособлений против высыхания. Таким приспособлением Гиляров (1949) считает тенденцию к вторичному переходу наземных насекомых к жизни у поверхности почвы или даже в ее поверхностных слоях, где опасность гибели от высыхания значительно меньше, чем в воздушной среде. Таким образом, низкая влажность воздуха, подобно недостатку тепла, должна вызывать у долгоножек тенденцию к сосредоточению в более влажном при-

земном ярусе обитания, и даже, может быть, к тому, чтобы прятаться под различными укрытиями на поверхности почвы или уходить в ее поверхностный горизонт. При таких условиях, одинаково возможных как в арктической тундре, так и в высокогорных степях и полупустынях, функция полета у долгоножек также должна затухать (Савченко, 1955б).

Большое, а в ряде случаев, может быть, и решающее значение влажности среды обитания в развитии короткокрылости у долгоножек подтверждается тем, что эта адаптация вырабатывается конвергентно не только в условиях недостаточности, но и при избытке тепла, когда последнее, очевидно, уже теряет значение основного селекционирующего фактора. Так, наряду с крайним севером и большими высотами, короткокрылые долгоножки имеются и на небольших высотах в Средиземноморье. Таковы, например, *Tipula lesnei* Pierre с Канарских островов, *T. modesta* Mcq. из сев.-зап. Африки, *T. cressa* Mnchs. с острова Крит и *T. nigdeensis* Bisch. из Аравии. Все они обитают в биотопах, которые достаточно обеспечены теплом, и короткокрылость их может быть объяснена лишь крайним недостатком влаги, количество которой, например, на Канарских островах вне мест обитания *T. lesnei* Pierre снижается до такого минимума, что там перестают встречаться вообще какие бы то ни было долгоножки.

На то, что короткокрылость долгоножек является в основном адаптацией ксерофильного типа, указывает ряд фактов:

1) за немногими исключениями все короткокрылые долгоножки палеарктической фауны принадлежат к ксеро- или реже к мезофильному экологическому типу; в основном это гео- и литобионты, избегающие чрезмерного увлажнения и давно уже утратившие способность к факультативному развитию в водной среде;

2) биотопы, в которых обитает большинство короткокрылых долгоножек, характеризуются соответственно более или менее четко выраженным дефицитом влаги в течение значительной части или даже всего вегетационного периода;

3) короткокрылые долгоножки относятся преимущественно к геологически более молодым и морфологически более специализованным систематическим группам семейства (подроды *Pterelachisus*, *Oreomyza*, *Vestiplex* и *Lunatipula* рода *Tipula*), сформировавшимся либо достигшим значительного расцвета лишь в неогене или даже в четвертичном периоде, когда направление эволюции всей вообще наземной энтомофауны умеренных широт определялось в основном ее адаптацией к прогрессирующей аридизации среды обитания;

4) основная масса короткокрылых долгоножек известна из более сухих умеренных широт, во влажных же тропиках и субтропиках (если не считать высокогорий) их нет.

Теоретически наряду с дефицитом тепла и влаги редукции крыльев у долгоножек в отдельных случаях могут, очевидно, способствовать и другие неблагоприятные факторы среды, нарушающие нормальное течение биохимических процессов в организме. Еще Девитц (Dewitz, 1902) экспериментально показал, что к числу таких факторов относятся, например, нарушения солевого обмена, кислородное голодание, которое обычно на больших высотах, и пр. Такое же действие может, несомненно, оказывать естественная радиация, которая в сухих горных местностях бывает (постоянно или спорадически) более интенсивной, чем нормально, и может играть роль достаточно активного формообразующего фактора (Кузин, Передельский, 1956). А то, что облучение нередко вызывает появление короткокрылых мутантов в популяциях насекомых, доказано многочисленными экспериментами с дрозофилой (Müller, 1930).

Геммингсен (Hemmingen, 1956a) связывает короткокрылость ксерофильных долгоножек с откладкой ими яиц глубоко в почву путем погружения в нее всего брюшка. Так как при глубокой откладке яиц, носящей стационарный характер, отпадает необходимость как в частых перелетах самки с места на место, так и в шпулькообразных движениях, которыми сопровождается мелкая откладка яиц, переход долгоножек к этому типу яйцекладки ведет, по Гемминг-

сену, к затуханию функции полета и редукции крыльев, которая тем больше, чем глубже погружается в почву брюшко при откладке яиц. Редукция крыльев имеет место, однако, и у мелкокладущих видов (*Tipula autumnalis* Lw.), и у видов, откладывающих яйца в рыхлый мох (*T. gimmerthali* Lack., *T. pagana* Mg.). Поэтому логичнее рассматривать ее не как следствие глубокой откладки яиц в почву, а как особенность, которая в ряде случаев выработалась коррелятивно с глубокой яйцекладкой в результате приспособления долгоножек к аридным условиям.

На первый взгляд оценке короткокрылости как преимущественно ксерофильной адаптации противоречит редукция крыльев у некоторых гигрофильных видов долгоножек, например, у гелобионтного *T. autumnalis* Lw. и брисбионтного *T. gimmerthali* Lack., живущих в настоящее время в условиях достаточного увлажнения под пологом древесных насаждений. Оба они принадлежат, однако, к числу специализованных форм с осенним периодом лета и летней диапаузой у личинок, которая, по-видимому, выработалась исторически в квартере как приспособление к недостатку влаги. Поэтому в историческом аспекте короткокрылость *T. autumnalis*, *T. gimmerthali* и некоторых других сходных с ними видов следует, очевидно, рассматривать тоже как приспособление ксерофильного типа, которое, однако, в связи с последующим повышением влажности в местах обитания этих видов превратилось из нео- в палеоадаптацию, утратив свой первоначальный приспособительный характер.

Редукция крыльев у долгоножек, по-видимому, способствует чрезвычайно узкая экологическая специализация многих видов семейства, находящая выражение в их территориально крайне ограниченных ареалах.

Очень локально распространены, например, многие альпийские *Vestiplex* (Hemmingsen, 1956a), а из равнинных видов долгоножек — *Tipula pagana* Mg. (Riedel, 1913) и *T. autumnalis* Lw. (Loew, 1864). За всю свою продолжительную диптерологическую практику Лёв нигде не находил *T. autumnalis*, кроме одного богатого ключами и заросшего кустарниками участка в окрестностях Мезерица в Познани. Несколько известных автору настоящей работы мест обитания *T. autumnalis* в окр. Киева занимают также каждая площадь не более нескольких сот квадратных метров, за пределами которой, в, казалось бы, сходных условиях обитания, этот вид отсутствует.

Аналогичные данные Браун (Brown, 1947) приводит для условий нахождения *T. gimmerthali* Lack. в Шотландии. Этот вид обнаружен в окрестностях Эдинбурга около речья на заболоченном прибрежном участке длиной около 90 м и нигде больше вне его. Такая же локальность характеризует распространение *T. gimmerthali* в Советской Прибалтике; количество подобных примеров можно было бы значительно приумножить.

Совершенно очевидно, что для экологически узко специализованных видов насекомых, особенно если они плохие летуны, активный полет и расселение на больших площадях, где нет пригодных для их жизни биотопов, с точки зрения сохранения вида так же нежелательны, как и снос островных форм ветром в море. Напротив, ограниченная подвижность стеногопного вида, обеспечивающая ему наибольшие возможности размножения в занятой им узкой нише, будет в то же время способствовать сохранению его популяции в условиях, наиболее соответствующих требованиям вида к среде обитания. Поэтому вполне естественно, что эволюция экологически узко специализованных видов долгоножек должна сопровождаться отбором менее склонных к полету особей, ослаблением крыловых мышц, развитием короткокрылости и, наконец, полной редукцией крыльев и полным угасанием функции полета.

Все эти процессы у локально распространенных стеногопных видов долгоножек еще ускоряются свойственной последним высокой плотностью и стабильностью популяций, которая в связи с инбридингом и крайне ограниченными возможностями для прогрессивной изменчивости ведет к накоплению рецессивных признаков (каким, по-видимому, является короткокрылость). В этом отношении процесс развития короткокрылости идет, очевидно, сходно как

у островных, так и у локальных континентальных форм долгоножек, так как географическая изоляция в первом и экологическая во втором случае в одинаковой мере способствует формированию замкнутых в себе, мало динамичных популяций.

Снижение в определенных условиях динамичности вида является, очевидно, у долгоножек основным условием развития короткокрылости, которое идет по схеме: затухание функции полета — атрофия летательного аппарата, а не наоборот. Косвенно на это указывает поведение высокоширотного *T. carinifrons* Holm., имеющего короткокрылых самок и полиморфных самцов. Несмотря на то что самцы номинативной формы этого вида еще нормально окрылены, они почти не летают и, разыскивая самок, подобно последним, неуклюже ползают по растениям и земле (Чернов, Савченко, 1965). Вполне естественно поэтому, что в части ареала с пессимальными условиями существования самцы местной формы *T. carinifrons* (подвид *gynaptera* Al.) не только потеряли способность летать, но и утратили крылья, превратившиеся в функционально бесполезные чешуевидные образования.

Первой фазой редукции крыльев у долгоножек, по-видимому, является тенденция к сужению крыловой пластинки, которая наблюдается, например, на самых начальных этапах редукционного процесса у *T. rubripes* Schum. и *T. juncea* Mg. (Hemmingsen, 1960), а у таких видов семейства, как *T. modesta* Mcq. и *T. pribilofensis* Al. уже вполне четко выражена (Alexander, 1923; Niethamer, 1958); укорочение крыльев, очевидно, уже вторая фаза их редукции.

Как и у жуков (Tietz, 1963), редукция крыльев сопровождается у долгоножек редукцией крыловых мышц. Например, у короткокрылых самок *T. gimmerthali* Lack. уже полностью отсутствуют дорсолатеральные (косые) крыловые мышцы, которые у нормально окрыленных самцов этого же вида еще хорошо развиты (Hackmann, 1964).

Редукция крыльев и крыловых мышц влечет за собой у долгоножек изменение формы и скульптуры груди. Например, у *T. mitophora* Al., *T. aptera* Lack. и *T. opilionimorpha* Sav., характеризующихся очень высоким коэффициентом редукции крыльев, грудной отдел явственно укорочен и уплощен, а скульптура его упрощена. Кроме того, у этих видов заметно укорочены и утолщены ноги, причем 1-й членик лапок не длиннее или даже короче соответствующих голеней, у нормально же окрыленных форм он, как правило, длиннее последних.

На первых этапах редукции крыльев жужжальца сохраняются у долгоножек в неизменном виде, в дальнейшем же редукция распространяется и на них. Поэтому редуцированные жужжальца имеются лишь у тех видов, короткокрылость которых выражена особенно резко (например, у *T. cisalpina* Ried., *T. hemapterandra* Bezzi, *T. mitophora* Al. и некоторых др.). По-видимому, редукция жужжалец имеет у долгоножек не адаптивный, а коррелятивный характер.

У самок долгоножек, отличающихся от самцов более медленным и тяжелым полетом и меньшей подвижностью вообще, процесс редукции крыльев, очевидно, начался раньше и шел быстрее, чем у самцов. На это, в частности, указывает сравнительно небольшое количество известных видов с короткокрылыми самцами при значительном количестве их, имеющих короткокрылых самок. В палеарктической фауне, например, первых всего три (*T. carinifrons gynaptera* Al., *T. aptera* Lack., *T. opilionimorpha* Sav.), а вторых — около сорока.

Редукция крыльев у долгоножек, по-видимому, не распространяется на крыловые чехлики куколок. Судя по *T. pagana* Mg. (Theowald, 1957a), *T. lesnei* Pierre (Hemmingsen, 1958) и ряду других видов, принадлежащих к различным систематическим группам, куколки короткокрылых форм характеризуются нормально развитыми крыловыми чехликами. Это дает основание считать короткокрылость долгоножек сравнительно недавним явлением, так как в случаях более старого возникновения она сопровождается у насекомых обычно и редукцией крыловых чехликов на фазе куколки (Imms, 1957).

Как относительно недавно возникшая особенность, короткокрылость у ряда видов долгоножек лишь намечена. Для примера можно привести *T. luteipennis* Mg., *T. subnodicornis* Ztt., *T. variipennis* Mg. и *Nigrotipula nigra* L., в популяциях которых наряду с особями, имеющими нормально развитые крылья, нередко встречаются и особи с несколько укороченными крыльями и утолщенными ногами (Riedel, 1913; Bezzi, 1923).

У других видов семейства развитие короткокрылости еще не пошло дальше значительного сужения или укорочения крыльев, сохраняющих в миниатюре свой обычный вид и нормальное жилкование. Таковы, например, *Tipula anormalipennis* Pierre (Mannheims, 1952) и *T. pribilofensis* Al. (Alexander, 1923), у которых крылья часто явственно сужены, а продольные жилки в связи с этим сближены, и *T. scandens* Edw., у которого крылья достигают лишь середины длины брюшка (Edwards, 1928).

Известны, наконец, и такие виды, в популяциях которых имеются особи как с нормально развитыми, так и с более или менее редуцированными крыльями, что характерно, например, для эфиопского *T. lobeliae* Al. (Alexander, 1956). В этих случаях редукция крыльев как видовой признак наследственно еще недостаточно прочно зафиксирована, в связи с чем вследствие расщепления признаков и при различных условиях существования у одного и того же вида могут появляться то короткокрылые, то нормально окрыленные формы, что, будучи обусловлено генотипической несбалансированностью вида, характерно именно для первоначальных этапов формообразовательного процесса.

Как уже говорилось выше, в тропических и субтропических фаунах, если исключить специфические фауны высокогорий, долгоножек с редуцированными крыльями нет. Поскольку же современные тропическая и субтропическая фауны сравнительно слабо изменились в течение четвертичного периода и в основном сохранили свой более древний третичный облик, постольку можно думать, что и среди долгоножек третичного периода короткокрылых форм тоже не было или было очень мало и только в высокогорных местностях.

По современным воззрениям, климат умеренных широт Евразии начал особенно быстро изменяться в сторону похолодания и аридизации с конца миоцена—начала плиоцена, когда в связи с этим произошли особенно резкие смены фаунистических и флористических аспектов. По-видимому, уже в конце плиоцена и в нижнем плейстоцене сложились условия, благоприятствующие развитию не только умеренно теплолюбивых, но даже повышено холодостойких и ксерофильных типов фауны. Эта тенденция особенно усилилась в бореальные эпохи плейстоцена, когда в значительной части Европы и Сибири сложились особенно жесткие климатические условия, причем многие малоподвижные насекомые и в том числе долгоножки, не способные к активным дальним миграциям, оказались перед альтернативой: или вымереть, или видоизмениться, приспособившись к новым условиям.

Таким образом, тенденция к редукции крыльев, наметившаяся у долгоножек, по-видимому, еще в плиоцене, могла получить максимальное развитие лишь в бореальные эпохи плейстоцена, когда в равнинных районах Палеарктики, вероятно, сложился ряд короткокрылых форм семейства. Развитию короткокрылости особенно благоприятствовало резкое сокращение ареалов ряда видов долгоножек, которые в умеренных широтах Евразии могли пережить это критическое для них время только в разобщенных, пространственно ограниченных рефугиумах, где локально сохранились соответствующие микроэкологические условия, т. е. в обстановке экологической изоляции, способствующей затуханию функции полета у насекомых (De Graessa, 1954).

В конце плиоцена или скорее в плейстоцене произошло также формирование короткокрылых форм долгоножек в высоких широтах Палеарктики, населенных в основном молодой фауной позднетретичного и раннечетвертичного происхождения.

По-видимому, более древней является короткокрылость долгоножек высокогорных фаун. Древние высокогорья юго-зап. Китая и прилегающих к нему

горных районов сев. Бирмы и сев. Вьетнама существуют еще с конца мезозоя—начала кайнозоя. Поэтому не исключено, что местные виды долгоножек с укороченными крыльями имеют палеогеновый возраст. Поднятие Тибета и Гималаев началось лишь в неогене и продолжалось в квартере, а поднятие Альпийской системы, включая горы Кавказа, относится к миоцену. В связи с этим формирование короткокрылых форм долгоножек центральноазиатской и альпийской фаун, обусловленное поднятием их анцентральных форм на большие высоты орогенными процессами, могло начаться не раньше неогена, когда горные системы, где они обитали, достигли уже значительной высоты.

На Тибетском нагорье и в ряде других горных районов, где поднятие суши над уровнем моря не прекратилось до сих пор, редукция крыльев как одно из направлений адаптивной эволюции долгоножек, возможно, продолжается и ныне. То же, очевидно, имеет место как в высоких широтах, так и в сухих районах юга Средиземноморья, где количество известных короткокрылых форм неуклонно возрастает даже у видов, считавшихся ранее нормально окрыленными (например, у арктического *Tipula tristriata* Lund.). Что касается более гумидной бореальной зоны Палеарктики, в которой короткокрылость в настоящее время, по-видимому, в значительной мере утратила свой приспособительный характер, то тут редукция крыльев у долгоножек, вероятно, сохраняется в связи с необратимостью регрессивной эволюции лишь как палеоадаптация.

Наряду с редукцией крыльев, адаптации ксерофильного типа находят у долгоножек выражение также в тенденциях к усилению темной пигментации и гипертрофии волосяного покрова тела.

Для ряда групп насекомых давно установлено, что с продвижением с юга на север и из равнин в горы, как правило, возрастает число темно окрашенных форм. Большое количество последних характерно, например, для фауны двукрылых Исландии (Nielsen et al., 1954), для энтомофауны Гималаев (Кариг, 1958) и т. п. Аналогичная закономерность хорошо прослеживается также среди долгоножек.

В умеренных широтах Палеарктики в окраске долгоножек преобладают желтые и коричневые тона, тогда как на севере и высоко в горах они сменяются серыми и бурными тонами. Хороший пример широтной смены окраски дает *Nigrotipula nigra* L. На севере бореальной зоны Евразии этот вид представлен практически только черно-бурой номинативной формой, а рыжая форма (var. *rufopicea* Westh.) встречается как большая редкость. К югу бореальной зоны примесе рыжей формы постепенно нарастает, и в степных районах Украины она нередко уже преобладает. Наконец, в Предкавказье и Ср. Азии черная форма почти полностью вытесняется рыжей, которая тут становится господствующей, в связи с чем Лакшевиц (in litt.) рассматривал ее как географически достаточно дифференцированный подвид (*N. nigra dagestanica*). Сходное изменение окраски в зависимости от широт имеет место также у полиморфного *Nephrotoma scalaris* Mg., представленного на севере своего ареала темно окрашенной номинативной формой, а на юге и юго-востоке его — более светлыми подвидами *N. scalaris bispinosa* Al. и *N. scalaris terminalis* Wied., тогда как в промежуточной зоне (юг УССР, южн. Поволжье, Кавказ) одновременно встречаются и те, и другие, но в различном соотношении в зависимости от широты местности.

Особенно четко проявляется широтная смена окраски в Арктике, где светло окрашенных долгоножек, характерных для умеренных климатических зон, почти нет (Штакельберг, 1944), но зато много темно-серых и темно-бурых форм, редких в умеренной зоне.

В Сев. Сибири, кроме широтной, имеет место и долготная клина окраски, выражающаяся в усилении темной пигментации в популяциях отдельных полиморфных видов долгоножек по мере продвижения с запада их ареала на восток его. На северо-западе Сибири *Tipula middendorffi* Lack. и *T. stackelbergiana* Lack. представлены, например, формами со светлым коричневато-желтым

брюшком, а на северо-востоке Сибири, где климат значительно суровее, — меланистическими расами с шиферно- или буровато-серым брюшком (*T. mid-dendorffi unicolor* Sav., *T. stackelbergiana cinereoabdominalis* Sav., *T. s. tundrensis* Al.).

Высотные клины окраски хорошо выражены в фауне долгоножек Кавказа и Альп. На Кавказе темно окрашенные формы подродов *Vestiplex* (*T. pallidicosta pullata* Sav.), *Savtshenkia* (*T. nivalis* Sav.) и *Lunatipula* (*T. hybrida altivagans* Sav.) характерны для высокогорий, а на умеренных высотах те же систематические группы семейства представлены исключительно или преимущественно (*Lunatipula* Edw.) светло окрашенными формами (Савченко, 1964а). В Альпах серая окраска свойственна также только высокогорным формам долгоножек (например, *Tipula franzi* Mnsh., *T. excisa* var. *cinerea* Str.).

В отдельных группах семейства клина окраски может быть и комбинированной, широтно-высотной. Это наглядно видно на близкородственных видах группы *T. coquilletiana* Al., в частности на *T. hirticeps* Sav., *T. arctica* Curt. и *T. nubila* Sav. У первого из них, встречающегося в юго-вост. Сибири и являющегося, возможно, анцестральной формой двух остальных, брюшко коричневатое-желтое, а у широкоширотного *T. arctica* Curt. и высокогорного *T. nubila* Sav. (Джагин-гол, 4290 м над ур. м.) — соответственно синевато- и шиферно-серое.

По Эдер (Eder, 1940), наличие темного пигмента в кутикуле насекомых сильно уменьшает интенсивность транспирации. Поэтому темная окраска долгоножек высокогорной и широкоширотной фауны должна обеспечивать им лучшую защиту от высыхания в условиях дефицита влаги. Кроме того, она способствует более полному лучепоглощению, а следовательно, и более эффективному использованию тепла в условиях, где последнее обычно в минимуме (Штакельберг, 1944). Возможно, что темная окраска защищает долгоножек также от вредного действия ультрафиолетовых лучей на больших высотах и света длинного арктического дня в высоких широтах, значение чего для других насекомых показано Кальмусом (Kalmus, 1941).

Подобно темной окраске, гипертрофия волосяного покрова свойственна тоже главным образом высокогорным и широкоширотным видам долгоножек (рис. 19б). Особенного развития он достигает у ряда арктических *Prionocera* и *Arctotipula*, а также у некоторых высокогорных *Tipula* из подрода *Vestiplex*. Например, у *T. setigera* Sav., обитающего на Амдосском нагорье (около 3400 м над ур. м.), длинными косматыми волосками покрыты не только голова и грудь, но и отдельные сегменты брюшка, что не отмечено более ни для одного палеарктического вида семейства.

По аналогии с растениями можно думать, что гипертрофированный волосяной покров, как и темная окраска, предохраняет организм долгоножек от чрезмерного испарения, что позволяет им заселять недостаточно обеспеченные влагой биотопы, в том числе широкоширотные тундры и их высокогорный вариант — полупустыни гор Центр. Азии.

Гипертрофия волосяного покрова у долгоножек является наглядным примером конвергентной эволюции далеких в систематическом отношении групп насекомых, адаптировавшихся к сходным ксерофильным условиям существования. Известно, например, что очень сильное развитие волосяного покрова свойственно, с одной стороны, некоторым арктическим шмелям (Friese, 1902) и гусеницам арктической бабочки *Dasychira rossi* Curt., а с другой — также ряду полупустынных и пустынных саранчовых (Huxley, 1942).

Как неоадаптация ксерофильного типа, темная окраска и гипертрофированное опушение тела развивались в ряде групп долгоножек параллельно с редуциацией крыльев. Поэтому все эти признаки обычно проявляются у самок раньше и резче, чем у самцов.

Кроме внешнего строения и окраски, ряд ксерофильных адаптаций прослеживается также в поведении долгоножек и, в частности, в суточном ритме их лёта. Как несомненные адаптации, обеспечивающие долгоножкам максимальную автономность от влажности среды их обитания, следует рассматривать

сумеречный и ночной лёт многих видов семейства, а также спаривание предпочтительно в вечерние и ночные часы, когда влажность воздуха даже в наиболее сухое время года все же выше, а опасность гибели долгоножек от чрезмерной транспирации значительно меньше, чем днем.

Яйцо

Многие долгоножки откладывают яйца в мокрую заболоченную почву и сырой мох по берегам различных водоемов, т. е. в биотопах, которые нередко на более или менее продолжительный срок заливаются водой. При затоплении возможно вымывание яиц из почвы и мха с последующим сносом их водой в биотопы, мало или даже совсем не пригодные для развития как яиц, так и отрождающихся из них личинок.

Как приспособление, препятствующее вымыванию и сносу яиц из мест их откладки, в ряде систематических групп семейства эволюционно выработалось специальное закрепительное образование в виде более или менее длинного жгутика на заднем полюсе яйца (Sellke, 1936; White, 1951).

При откладке яиц жгутик плотно прилипает к субстрату. В связи с этим при затоплении яйца не теряют связи с субстратом и всплывают в воде лишь на длину жгутика, удерживаясь на нем, как на своеобразном якоре. Закрепление препятствует также механическому выпадению яиц из таких пространственно ограниченных микробиотопов, как отдельные подушки мхов или печеночников (Coulson, 1959).

Функционально жгутик долгоножек аналогичен такому же закрепительному приспособлению на яйцах многих поденок (*Ephemera*, *Heptagenia* и др.; Morgan, 1913; Robinson, 1956). Как адаптация гидрофильного типа, он особенно характерен для долгоножек. Несмотря на очень высокую гидрофильность многих лимонид и цилиндротомид, у них жгутика никогда не бывает.

Жгутиком снабжены яйца всех гелобионтных и большинства бриобионтных, а также некоторых наиболее гидрофильных геобионтных долгоножек (табл. 16). С переходом последних от гело- к геобионтному образу жизни он становится функционально бесполезным и редуцируется. Это особенно наглядно видно на примере близко родственных друг другу *Tipula czizeki* de Jong и *T. paludosa* Mg., которые морфологически и экологически являются типичными переходными звеньями от гело- к геобионтам. Первый из них обитает преимущественно на низовых торфяниках, которые не только в осенне-зимний и весенний периоды, но нередко и летом затопляются водой; второй — характерный обитатель верховых торфяников и луговых террас второго яруса, лишь очень редко подвергающихся длительному затоплению. Соответственно у *T. czizeki* de Jong жгутик на яйцах еще хорошо развит, а у *T. paludosa* Mg. — полностью редуцирован; яйца первого вида при затоплении развиваются нормально, а второго — обычно в массе погибают.

По Байерсу (Byers, 1961), хороший эволюционный ряд, иллюстрирующий постепенную редуциацию жгутика в связи с приспособлением к более аридным условиям существования, образуют неарктические представители бриобионтного рода *Oropeza*. Из одиннадцати видов его, встречающихся в Сев. Америке, четыре гидрофильных имеют хорошо развитый и один умеренно мезофильный — сильно редуцированный жгутик, а шесть более ксерофильных вообще лишены его.

У подавляющего большинства геобионтов, а также у всех лито- и ксилобионтов жгутика, как правило, не бывает. Указания на то, что он имеется у геобионтных *Tipula irrorata* Mcq. (Robinson, 1956) и *Nephrotoma maculata* Mg. (Bodenheimer, 1924а), либо ошибочны, либо могут быть объяснены факультативным развитием его в частных и редких случаях, как проявлением атавизма (de Jong, 1925а).

Таблица 16

Типы яиц в различных экологических группах долгоножек
(обозначения: яйцо с жгутиком +, без него —)

Вид долгоножки	Тип яйца	Источник
Гидробионты (включая водных бриобионтов)		
<i>Tipula saginata</i> Bergr.	+	Савченко, 1966а
<i>T. simulans</i> Sav.	+	Ориг. данные
<i>T. goriziensis</i> Str.	+	Там же
<i>Prionocera turcica</i> F.	+	Hemmingsen, 1952
Гелобионты		
<i>Tipula luteipennis</i> Mg.	+	Hemmingsen, 1952
<i>T. melanoceros</i> Schum.	+	Coulson, 1959
<i>T. couckeii</i> Tonn.	+	Hemmingsen, 1952
<i>T. solstitialis</i> Westh.	+	Там же
<i>T. montium</i> Egg.	+	»
<i>T. lateralis</i> Mg.	+	White, 1951
<i>T. coerulescens</i> Lack.	+	Coulson, 1959
<i>T. pruinosa</i> Wied.	+	Hemmingsen, 1952
<i>T. fulvipennis</i> Deg.	+	Там же
<i>T. maxima</i> Poda	+	Sellke, 1936
<i>T. luna</i> Westh.	+	Hemmingsen, 1952
<i>T. tenuicornis</i> Schum.	+	Ориг. данные
<i>T. conjuncta</i> Al.	+	Мищенко, 1936
Наземные бриобионты		
<i>Dolichopeza albipes</i> Ström	+	Coulson, 1959
<i>Tipula rufina</i> Mg.	+	Hemmingsen, 1952
<i>T. marmorata</i> Mg.	+	Там же
<i>T. alpium</i> Bergr.	+	Coulson, 1959
<i>T. staegeri</i> Niels.	+	Robinson, 1956
<i>T. limbata</i> Ztt.	+	Coulson, 1959
<i>T. gimmerthali</i> Lack.	+	Там же
<i>T. macrocera</i> Ztt.	+	»
<i>T. subnodicornis</i> Ztt.	—	»
<i>T. odontostyla</i> Sav.	+	Савченко, 1965б
<i>T. bidens</i> Bergr.	+	Там же
Геобионты		
<i>Tipula oleracea</i> L.	+	Hemmingsen, 1956с
<i>T. orientalis</i> Lack.	+	Там же
<i>T. czizeki</i> de Jong	+	»
<i>T. paludosa</i> Mg.	—	»
<i>T. varipennis</i> Mg.	—	Coulson, 1959
<i>T. pseudovaripennis</i> Cz.	—	Ориг. данные
<i>T. hortulana</i> Mg.	—	Там же
<i>T. truncorum</i> Mg.	—	»
<i>T. scripta</i> Mg.	—	Hemmingsen, 1952
<i>T. nubeculosa</i> Mg.	—	Robinson, 1956
<i>T. lunata</i> L.	—	Там же
<i>T. livida</i> v. d. Wulp	—	Hemmingsen, 1958
<i>T. lesnei</i> Pierre	—	Там же
<i>T. helvola</i> Lw.	—	Hemmingsen, 1960
<i>T. truncata</i> Lw.	—	Там же
<i>T. caudatula</i> Lw.	—	»
<i>T. vernalis</i> Mg.	—	»
<i>T. fascipennis</i> Mg.	—	»
<i>T. affinis</i> Schum.	—	»
<i>T. mellea</i> Schum.	—	»

Таблица 16 (продолжение)

Вид долгоножки	Тип яйца	Источник
<i>Nigrotipula nigra</i> L.	—	Robinson, 1956
<i>Nephrotoma maculata</i> Mg.	—	Ориг. данные
<i>N. flavescens</i> L.	—	Hemmingsen, 1952
<i>N. analis</i> Schum.	—	Там же
<i>N. pratensis</i> Mg.	—	»
<i>N. lindneri</i> Mnhhs.	—	»
Литобионты		
<i>Tipula excisa</i> Schum.	—	Coulson, 1959
<i>T. hemiptera</i> Mnhhs.	—	Ориг. данные
Ксилобионты		
<i>Tipula flavolineata</i> Mg.	—	Hemmingsen, 1952
<i>Dictenidia bimaculata</i> L.	—	Там же
<i>Tanyptera atrata</i> L.	—	»

Большим разнообразием отличаются у яиц долгоножек неадаптации ксерофильного типа.

Наиболее простой их формой является изменение размеров яиц в связи с различной обеспеченностью влагой среды, в которой они развиваются. Как отметил Геммингсен (Hemmingsen, 1956а), у более ксерофильных видов семейства яйца обычно крупнее, чем у мезо- или гигрофильных форм. Так, в пределах подрода *Tipula* s. str. длина яиц таких требовательных к влаге видов, как *T. oleracea* L. и *T. czizeki* de Jong, не превышает соответственно 0.8—0.98 мм, тогда как у *T. paludosa* Mg., который легче переносит недостаток влаги, она достигает 1.05 мм. Яйца мезофильного *T. scripta* Mg. и ксерофильного *T. juncea* Mg. имеют в длину соответственно 1.0—1.4, а гигрофильного *T. lateralis* Mg. — всего 0.72—0.78 мм. Известно, что с увеличением размеров выпуклых тел удельная поверхность их уменьшается. Поэтому увеличение размеров яиц у мезо- и ксерофильных форм семейства по сравнению с гигрофильными, очевидно, служит приспособлением, уменьшающим опасность их высыхания путем уменьшения испаряющей поверхности хориона.

По-видимому, ту же цель преследует и изменение формы яиц долгоножек. Удлиненная в гигрофильных и мезофильных, в ксерофильных группах семейства она все более и более приближается к шаровидной, так как из всех геометрических тел шар имеет наименьшую удельную поверхность. Яйца ксерофильного средиземноморского *T. caudatula* Lw., например, имеют почти правильную шаровидную форму, обеспечивающую им минимальную потерю влаги.

В процессе ксерофилизации у яиц долгоножек выработались и другие неадаптации, защищающие их от высыхания при дефиците влаги в окружающей среде. Одна из них — это изменение толщины хориона, обычно возрастающая с увеличением сухостойкости яиц. Так, у гигрофильных и мезофильных видов семейства, откладывающих яйца поверхностно в достаточно увлажненный субстрат, толщина хориона колеблется обычно в пределах 1—4, а у ксерофильных глубокоокладущих видов — в пределах 3—5 мкм; у ксерофильного *T. livida* v. d. Wulp она достигает 7—10 мкм. Необычайно толстый хорион (от 10—14 до 20 мкм) характерен для западносредиземноморского *T. lesnei* Pierre, обитающего на Канарских островах в условиях предельного дефицита влаги (Hemmingsen, 1958). У этого вида хорион в 2—2.5 раза толще, чем, например, у умеренно мезофильного *T. oleracea* L. (Hemmingsen, 1965). Благодаря такому

сильному утолщению хориона, яйца *T. lesnei* Pierre не теряют на воздухе нормального тургора и свойственной им формы в течение недели, тогда как у большинства других долгоножек они в тех же условиях теряют воду, деформируются и сохнут в течение нескольких десятков минут или самое большее нескольких часов. Не исключено, конечно, что сравнительная влагопроницаемость оболочек яиц долгоножек зависит не только от толщины, но также от других физических и биохимических свойств хориона; однако этот вопрос еще не исследован.

Наряду с гипертрофией хориона, у яиц *T. lesnei* Pierre выработалось еще одно оригинальное приспособление к выживанию в очень сухой среде. Яйца этого вида при выходе из яйцевода самки покрываются слоем липкой слизи, которая не стирается с них и при прохождении через яйцеклад. Поэтому к ним сейчас же прилипают мелкие частицы почвы, которые, цементируясь липким секретом, образуют на яйцах чрезвычайно прочную вторичную скорлупу, предохраняющую их от высыхания. Прочность этой скорлупы настолько велика, что ее практически невозможно удалить с поверхности яйца. Возможно, что защитная скорлупа из прилипших частиц почвы свойственна не только яйцам *T. lesnei* Pierre, но и другим видам группы «*livida*», к которой *T. lesnei* принадлежит.

Физиологической адаптацией ксерофильного типа является летняя диапауза яиц, имеющая место у некоторых *Lunaticipula* и *Nephrotoma*. Их свежее отложенные яйца обнаруживают чрезвычайно высокую устойчивость к высыханию, которую сохраняют в течение всего периода покоя, продолжаясь свыше двух месяцев. Лишь в конце лета, когда в яйцах начинается развитие зародыша, сухостойкость их резко понижается (Maercks, 1941b), и тогда они погибают от высыхания так же быстро, как и яйца тех видов, у которых нет летней диапаузы.

Л и ч и н к а

Характер адаптаций, выработавшихся в процессе эволюции личиночной фазы у долгоножек, в основном тот же, что и у других фаз их развития. Вторично водный и земноводный образ жизни, по-видимому унаследованный архаическими долгоножками от их предков, определил наличие у них в личиночной фазе ряда палеоадаптаций гидрофильного типа, которые на более поздних этапах эволюции семейства, сопровождавшихся переходом ряда групп от гидро- и гелобионтного к гео- и ксилобионтному образу жизни, сменились неоадаптациями мезо- и ксерофильного типов.

Наиболее характерной для личинок долгоножек палеоадаптацией гидрофильного типа является редукция у них всех пар дыхалец, кроме задней брюшной, т. е. метапнейстичность, которая свойственна подавляющему большинству типулоидных⁷ и наряду с длинноногостью и другими специфическими особенностями, по-видимому, выработалась в процессе становления этого надсемейства длинноусых двукрылых еще задолго до дифференциации его на современные семейства.

Метапнейстичность личинок долгоножек обусловлена характером воздушного дыхания их гидро- и гелобионтных форм. Для пополнения запаса кислорода в трахейной системе гидробионтные личинки время от времени всплывают на поверхность воды, выставляя наружу уплощенное стигмальное поле, на котором находится единственная пара их дыхалец. Гелобионтные личинки, если места их обитания, как это часто случается, затоплены тонким слоем воды, проводят большую часть жизни в вертикальном положении, зарывшись головой в ил и выставив на поверхность задний конец брюшка.

Как приспособление к трахейному дыханию на разделе вода/воздух у личинок долгоножек выработался весьма совершенный механизм, защищающий стигмальное поле от смачивания водой, которая иначе, образуя на стигмаль-

⁷ В некоторых группах лимонид (род *Antocha* O.-S.) личинки вообще апнейстичны.

ном поле тонкую пленку, нарушала бы нормальный газообмен вследствие изоляции дыхалец от воздуха. Элементами такого механизма служат циркумстигмальные выросты анального сегмента и бахромка гидрофобных щетинок вокруг стигмального поля, хорошо развитая у всех гидробионтных (рис. 63, 2) и несколько слабее — у подавляющего большинства гелобионтных и бриобионтных долгоножек (рис. 62, 2; 63, 4).

В тот момент, когда личинка выставляет на поверхность воды стигмальное поле, циркумстигмальные выросты под влиянием сил поверхностного натяжения, действующих в разделе вода/воздух, расправляются звездообразно наподобие лепестков раскрывающегося цветка, а гидрофобные щетинки образуют сплошную перегородку, препятствующую смачиванию стигмального поля водой; кроме того, они также фиксируют личинку у поверхности воды в «подвешенном» состоянии. Личинка располагается при этом чаще под почти прямым, реже под более или менее острым углом к водному зеркалу, что зависит от топографии ее стигмального поля. Вертикальное положение личинки обычно наблюдается, если ее стигмальное поле размещено более или менее перпендикулярно к продольной оси тела, косое — при соответствующем смещении стигмального поля. В первом случае все три пары циркумстигмальных выростов практически одинакового размера, во втором — имеет место тенденция к удлинению брюшной пары их (*Tipula cheethami* Edw., *T. simulans* Sav., *Arctotipula* Al. и др.), к которой в основном переходит функция фиксации личинки у поверхности воды.

При втягивании и сближении циркумстигмальных выростов, осуществляемом специальными мышцами, личинка отрывается от поверхностной пленки и погружается в воду. При этом она уносит с собой пузырек воздуха, основание которого охвачено сближенными циркумстигмальными выростами и бахромкой щетинок. Наличие этого пузырька, внутри которого, благодаря разности парциальных давлений, может диффундировать кислород, растворенный в воде, по-видимому, обеспечивает погруженной личинке возможность продолжать трахейное дыхание. В связи с этим Гиляров (1949) называет его «физической жаброй», выполняющей у типулоидных личинок такую же функцию, как, например, кокон водяного паука или слой воздуха на брюшке водяных клопов.

Вторым приспособлением личинок долгоножек к дыханию в воде служат так называемые жаберные мешки (анальные жабры), достигающие у многих гидро- и гелобионтных форм значительного развития (рис. 62, 2; 63, 1—3). Стенки жаберных мешков, как правило, значительно тоньше, чем остальные покровы тела, в частности покровы циркумстигмальных выростов. Внутри каждого жаберного мешка имеется большая трахея, у живых личинок непрерывно омываемая полостной жидкостью, поступающей в полость мешка при пульсации спинного сосуда. Дыхание, осуществляемое через жаберные мешки, дополняет воздушное дыхание посредством дыхалец. В опытах Гербига (Gerbig, 1913) личинки долгоножек, имеющие жаберные мешки (*Tipula maxima* Poda, *T. lateralis* Mg.), жили в воде, не имея доступа к воздуху, до трех недель, тогда как формы, лишённые жаберных мешков, уже через двое суток погибали.

По сравнению с дыханием через дыхальца жаберное дыхание имеет у личинок долгоножек, очевидно, второстепенное значение. По крайней мере личинки некоторых типулоидных (например, *Pedicia rivosa* Latr. из сем. Limoniidae) в течение продолжительного времени могут нормально жить при условии выключения у них жаберных мешков путем покрытия их слоем воздухонепроницаемого лака (Oldham, 1925).

В последнее время некоторые исследователи (Chiswell, 1956; Theowald, 1957a) вообще подвергают сомнению дыхательные функции жаберных мешков, считая, что последние приспособлены не к газообмену, а к адсорбции из окружающей среды ионов хлора, как это имеет место у личинок кулицид.

Важное значение как адаптация гидрофильного типа у личинок долгоножек имеет кожное дыхание, которое в ряде случаев играет даже большую роль в покрытии потребности организма в кислороде, чем дыхальца (Гиляров, 1947).

С этим связан явно приспособительный характер строения наружных покровов личинок и, в частности, степень развития эпикутикулярного слоя их гиподермы, являющегося основным барьером, который регулирует проницаемость кожи насекомых для газов, паров воды и различных электролитов (рис. 97).

По Семеновой (1959, 1960), у водной личинки *Tipula* sp. в жизни которой кожное дыхание играет значительную роль, кожные покровы тела характеризуются довольно тонкой экзокутикулой и полным отсутствием эпикутикулы, что вообще характерно для водных насекомых. Эпикутикулярный слой отсутствует и у ксилобионтных личинок *T. flavolineata* Mg. (Мамаев, Семенова, 1961), живущих в насыщенной водой гниющей древесине, т. е. в среде, которая по недостаточно интенсивной аэрации сходна с водой.

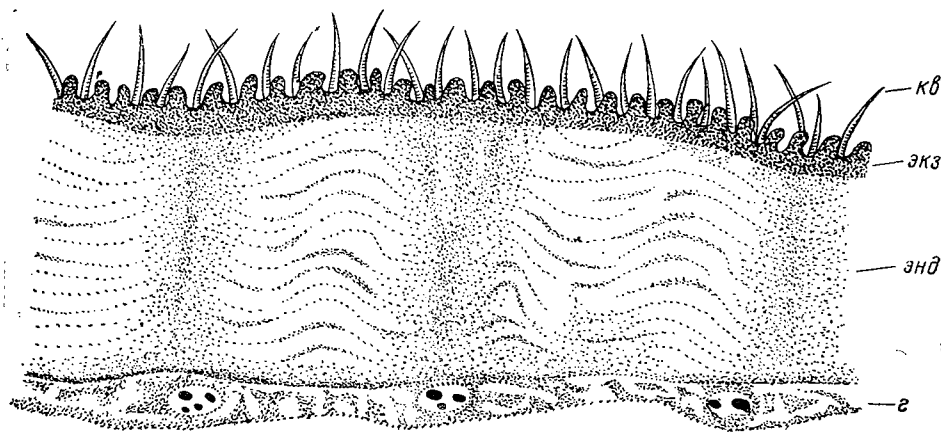


Рис. 97. Продольный разрез через кутикулу личинки долгоножки *Tipula* (s. str.) *paludosa* Mg. По Семеновой.

г — гиподерма, кв — кутикулярные волоски, экз — экзокутикула, энд — эндокутикула.

В умеренно гигрофильных, мезофильных и ксерофильных группах долгоножек метапнейстичность личинок сохраняется, вспомогательные же дыхательные приспособления гидрофильного типа либо редуцируются, либо приобретают другое назначение, соответствующее новым условиям существования.

С ксерофилизацией личинок долгоножек редукции прежде всего подвергаются жаберные мешки, делающиеся функционально бесполезными (табл. 17). Если у факультативно гидробионтных форм, развитие которых может нормально проходить в воде (*T. fulvipennis* Deg., *T. maxima* Poda), личинки обычно имеют еще не менее 4 пар жаберных мешков, то у большинства гелобионтов, для которых вода уже не является основной средой обитания, количество жаберных мешков уменьшается до 2—3 пар, причем намечается тенденция к уменьшению их размеров. Эта тенденция очень наглядно проявляется и у бриобионтных форм (подрод *Savtshenkia* Mnnhs.), жаберные мешки которых имеют вид коротких сосковидных образований, а у некоторых видов, живущих в сравнительно сухом мхе, вообще низведены до степени едва выпуклых мелких тупых бугорков на нижней стороне подталкивателя (*T. pagana* Mg.) или вовсе исчезают (*T. odontostyla* Sav.).

У умеренно гигрофильных и некоторых мезофильных форм (*Tipula* s. str., *Beringotipula*, *Nephrotoma*) сохраняется лишь одна сильно модифицированная пара жаберных мешков в виде так называемых околоанальных (параанальных) выростов по бокам анального отверстия. Подобно жаберным мешкам, околоанальные выросты еще могут втягиваться внутрь подталкивателя, но функционально они играют уже роль опорных образований, участвующих в фиксации заднего конца туловища личинки внутри хода при ее продвижении в твердом субстрате. Соответственно по плотности покрова околоанальные выросты обычно мало чем уступают покровам остальной поверхности тела.

Таблица 17

Степень развития жаберных мешков у личинок долгоножек различных экологических типов

Вид	Экологический тип
I. Четыре пары жаберных мешков, две из них длинные	
<i>Tipula fulvipennis</i> Deg.	Гелобионт, факультативно гидробионт
<i>T. maxima</i> Poda	То же
II. Три пары жаберных мешков, две из них длинные	
<i>Prionocera turcica</i> F.	Гидробионт
<i>P. subserricornis</i> Ztt.	То же
<i>Tipula saginata</i> Bergr.	»
<i>T. luteipennis</i> Mg.	Гелобионт
<i>T. melanoceros</i> Schum.	То же
<i>T. autumnalis</i> Lw.	»
<i>T. lateralis</i> Mg.	Гелобионт, факультативно гидробионт
<i>T. montium</i> Egg.	То же
<i>T. couckeii</i> Tonn.	Гелобионт
<i>T. pruinosa</i> Wied.	Гелобионт, факультативно гидробионт
<i>T. caesia</i> Schum.	Гелобионт
<i>T. lucifera</i> Sav.	То же
III. Две пары длинных жаберных мешков	
<i>Tipula varicornis</i> Schum.	Гелобионт
<i>T. solstitialis</i> Westh.	То же
<i>T. vittata</i> Mg.	»
<i>T. luna</i> Westh.	»
IV. Четыре пары коротких сосковидных жаберных мешков	
<i>Tipula cheethami</i> Edw.	Гидробионт
<i>T. simulans</i> Sav.	То же
<i>T. goriziensis</i> Str.	»
<i>T. rufina</i> Mg.	Гигрофильный бриобионт
<i>T. obsoleta</i> Mg.	Мезофильный бриобионт
<i>T. alpium</i> Bergr.	То же
<i>T. staegei</i> Niels.	Гигрофильный бриобионт
<i>T. signata</i> Staeg.	То же
<i>T. benesignata</i> Mnnhs.	»
<i>T. marmorata</i> Mg.	Мезофильный бриобионт
<i>T. macrocera</i> Ztt.	Гигрофильный бриобионт
<i>T. subnodicornis</i> Ztt.	То же
V. Две пары коротких сосковидных жаберных мешков	
<i>Dolichopeza albipes</i> Str.	Гигрофильный бриобионт
<i>D. hispanica</i> Mnnhs.	То же
VI. Вместо жаберных мешков четыре пары маленьких бугорков	
<i>Tipula pagana</i> Mg.	Мезофильный бриобионт
VII. Вместо жаберных мешков пара длинных околоанальных выростов	
<i>Tipula unca</i> Wied.	Гелобионт, факультативно бриобионт
<i>T. oleracea</i> L.	Гигрофильный геобионт
<i>T. orientalis</i> Lack.	То же
<i>T. czizeki</i> de Jong	»
<i>T. paludosa</i> Mg.	»
VIII. Вместо жаберных мешков пара коротких околоанальных выростов	
<i>Tipula varipennis</i> Mg.	Мезофильный геобионт
<i>T. hortulana</i> Mg.	То же
<i>T. pseudovaripennis</i> Cz.	»

Таблица 17 (продолжение)

Вид	Экологический тип
<i>T. irrorata</i> Mcq. <i>T. pseudoirrorata</i> Goetgh. <i>T. lunata</i> L. <i>T. soosi</i> Mnhhs. <i>T. selene</i> Mg.	Ксилобионт То же Мезофильный геобионт Ксерофильный геобионт Мезофильный геобионт, факультативно ксилобионт
<i>T. peliostigma</i> Schum. <i>T. cava</i> Ried. <i>T. fascipennis</i> Mg. <i>T. vernalis</i> Mg. <i>T. alpina</i> Lw.	Ксерофильный геобионт Мезофильный геобионт Ксерофильный геобионт Мезофильный геобионт Мезофильный геобионт, факультативно ксилобионт
<i>T. scripta</i> Mg. <i>T. excisa</i> Schum. <i>T. hemiptera</i> Mnhhs. <i>T. nubeculosa</i> Mg. <i>T. rubripes</i> Schum. <i>Nephrotoma</i> sp. (все виды)	Мезофильный геобионт Ксерофильный литобионт То же Ксерофильный геобионт То же Мезофильный геобионт

IX. Околоанальные выросты едва намечены или совсем редуцированы

<i>Tipula truncorum</i> Mg. <i>T. pabulina</i> Mg. <i>T. livida</i> v. d. Wulp <i>T. lesnei</i> Pierre <i>T. juncea</i> Mg. <i>T. flavolineata</i> Mg. <i>T. stigmatella</i> Schum. <i>Nigrotipula nigra</i> L. <i>Dicthenidia bimaculata</i> L. <i>Stenophora ornata</i> Mg. <i>C. pectinicornis</i> L. <i>Phorocentia vittata</i> Mg. <i>Tanyptera atrata</i> L.	Мезофильный геобионт То же Ксерофильный геобионт То же » Ксилобионт Гигрофильный бриобионт Мезофильный геобионт Ксилобионт То же » » »
--	--

В большинстве мезофильных и ксерофильных групп семейства (*Pterelachisus*, *Oreomyza*, многие *Lunaticipula*) околоанальные выросты вообще неясно обособлены в виде широких тупых выпячиваний, а у некоторых геобионтов (*Nigrotipula nigra* L., *Tipula livida* v. d. Wulp., *T. juncea* Mg.) и всех ксилобионтов (*T. flavolineata* Mg., *Stenophorinae*) вообще редуцированы.

Интересно, что у примитивных почвообитающих форм, перешедших от гелок геобионтному образу жизни, по-видимому, относительно недавно, в известных экологических условиях может происходить восстановление жаберных мешков. Например, у личинок *Tipula oleracea* L., если они развиваются в умеренно влажной почве, вместо жаберных мешков имеются лишь околоанальные выросты; если же личинки развиваются при повышенной влажности, например, в насыщенном водой мхе, на их подгалкивателе ниже анального отверстия дифференцируется вторая дополнительная пара конических полуперепончатых выростов, топографически и морфологически соответствующая жаберным мешкам (Levy, 1920; Brindle, 1958c). Аналогичное явление отмечено и у отдельных бриобионтов. Так, у личинок *T. pagana* Mg., живущих на болоте в мокром полуводном мхе рода *Nurium*, жаберные мешки всегда дифференцированы яснее и крупнее по размеру, чем у личинок того же вида, живущих под пологом древесных насаждений в почве или в наземном мхе (Brindle, 1958c).

Почти параллельно с редукцией жаберных мешков идет и редукция бахромок щетинок вокруг стигмального поля. В среднем даже у гелобионтных форм щетинки в этой бахроме короче, чем у гидробионтов (рис. 61, 1, 3).

Закономерное укорочение щетинок в связи с ксерофилизацией наблюдается также среди бриобионтов. Например, у более мезофильных *T. obsoleta* Mg. и *T. marmorata* Mg. они значительно короче, чем у более гигрофильного *T. rufina* Mg. и гидробионтного *T. cheethami* Edw. В мезофильных и ксерофильных группах семейства щетинки по краям стигмального поля совершенно исчезают, за исключением таких примитивных геобионтов, как виды подрода *Tipula* s. str., являющиеся связующим звеном между земноводными и почвообитающими формами рода *Tipula*. Но и в этом случае бахромка щетинок настолько редуцирована, что может быть обнаружена только в воде и при значительном увеличении.

Как палингенетический признак, указывающий на происхождение от водных или земноводных форм (Савченко, 1966а), щетинки по краям стигмального поля сохраняются у личинок некоторых гребенчатоусых долгоножек (*Ctenophora elegans* Mg., *C. pectinicornis* L.), но тоже в предельно редуцированном виде.

В гело- и бриобионтных группах семейства циркумстигмальные выросты по сравнению с гидробионтными формами укорачиваются, у почвообитающих же форм в связи с ксерофилизацией не редуцируются, а подвергаются модификации, превращаясь из вспомогательного дыхательного во вспомогательное опорное приспособление, помогающее личинкам передвигаться в твердом субстрате. Поскольку смена функций распространяется только на спинную и боковую пары этих выростов, видоизменяются в процессе приспособления главным образом они, а брюшная пара, становясь, по-видимому, функционально бесполезной, сохраняет в общем исходную форму, но в ксерофильных группах рода *Tipula* постепенно уменьшается в размерах до степени небольших тупых бугорков (*T. livida* v. d. Wulp., *T. juncea* Mg.). Пальцевидные и равновеликие у гидро- и гелобионтных форм, спинные и боковые выросты приобретают у геобионтных личинок более островеишинную коническую форму. Одновременно возрастает и их прочность, что находит выражение в прогрессивно усиливающейся склеротизации их поверхности. На начальных этапах склеротизируется задняя поверхность выростов (*Pterelachisus*, многие *Lunaticipula* и *Vestiplex*), затем их вершины, приобретающие вид загнутых вперед хитиновых крючков (ряд *Lunaticipula* из группы «*livida*» и *Vestiplex* из групп «*scripta*» и «*virgatula*»). В случаях крайней специализации к почвенному образу жизни спинные и боковые выросты стигмального поля вообще превращаются в длинные склеротизованные шипы с крючковидно загнутыми вершинами (*Tipula livida* v. d. Wulp., *T. lesnei* Pierre, *T. juncea* Mg.). Шиповидные выросты особенно характерны для наиболее ксерофильных видов рода *Tipula* (Hemmingsen, 1958, 1959), ввиду чего их можно, очевидно, рассматривать не только как опорное, но и как защитное приспособление, уменьшающее испарение воды через покровы тела, которое в области анального сегмента в связи со значительной механической нагрузкой на него у геобионтных форм должно быть достаточно интенсивным.

Модифицированные спинная и боковая пары циркумстигмальных выростов почвообитающих личинок долгоножек становятся полными аналогами псевдоцерок личинок жуужелиц, хвостовых шипов личинок чернотелок и урогомф личинок ряда других жесткокрылых, служащих основным органом опоры при прокладывании ходов в почве (Гиляров, 1949).

У гело- и бриобионтных форм сильная склеротизация задней поверхности циркумстигмальных выростов наблюдается лишь как редкое исключение (например, у личинок *Tipula subnodicornis* Ztt.) и связана, по-видимому, с тем, что среда их обитания в летнее время может подвергаться сильному пересыханию, вызывающему необходимость в соответствующих адаптациях. Нормально у всех гидро- и гелобионтов, а также у более гигрофильных бриобионтов циркумстигмальные выросты лишь слабо или даже вовсе не склеротизованы, причем склериты, когда они развиты, имеют, как правило, вид узких билатеральных каемок,

к которым изнутри прикреплены мышцы, управляющие движениями выростов.⁸

При переходе личинок долгоножек к жизни в гнилой древесине, где необходимость в активном прокладывании ходов в твердом субстрате отсутствует, циркумстигмальные выросты, по Гилярову (1949), теряют не только свои первоначальные вспомогательные дыхательные, но и вторичные вспомогательно-опорные функции. Поэтому у ряда ксилобионтов, почти не нуждающихся для добывания пищи в передвижении, имеет место далеко идущая редукция циркумстигмальных выростов, превращающихся в небольшие, плохо дифференцированные тупые (*Tanyptera atrata* L.) или заостренные (*Tipula flavolineata* Mg.) бугорки.

Адаптивные изменения в строении кожных покровов личинок долгоножек, происходящие в процессе ксерофилизации и перехода последних от гелло-к геобионтному образу жизни, еще недостаточно выяснены. Семенова (1960) нашла, что у примитивных почвообитающих личинок *Tipula paludosa* Mg., стоящих на грани гелобионтных форм с геобионтными, эпикутикула полностью редуцирована, как и у личинок водной *Tipula* sp., но эндо- и экзокутикула развиты мощнее, что является, по-видимому, приспособлением к продвижению в твердом субстрате, а возможно связано и с необходимостью лучшей защиты личинки от механических повреждений. Не исключено, что у наиболее ксерофильных форм личинок долгоножек, как и у других почвенных ксерофилов, адаптированных к жизни в условиях пониженной влажности, имеет место и развитие эпикутикулы, но этот вопрос нуждается еще в специальном исследовании. Можно отметить, что, например, у ксерофильной личинки *Tipula* sp., описанной Гиляровым (1949) из лесов Ферганского хребта,⁹ покровы тела значительно плотнее и сильнее склеротизованы, чем у более гигрофильной личинки *T. paludosa* Mg.

Характерной адаптивной особенностью покровов многих почвообитающих личинок долгоножек служит наличие довольно густого покрова из микротрихий. С одной стороны, этот покров, как и в имагинальной фазе, должен предохранять личинок от чрезмерной транспирации и высыхания в период снижения влажности в среде их обитания. С другой стороны, у ряда видов он, очевидно, обеспечивает временное переживание личинками неблагоприятных условий во время затопления лугов, так как благодаря микротрихиям при тесном соприкосновении тела с частичками почвы не уменьшается поверхность покровов, через которые может идти кожное дыхание (Семенова, 1960).

Общая форма тела личинок хорошо приспособлена к движению в твердом субстрате по «гидравлическому» принципу. Адаптивный характер ее является несомненно первичным, так как все современные долгоножки, независимо от их экологического типа и специфики неоадаптаций, произошли от первичных *Tipuloidea*, более отдаленные предки которых в личиночной фазе вели почвенный образ жизни. Заостренная передняя часть туловища личинки при ее движении в почве или в илистом дне водоема функционирует как клин, механически раздвигающий частицы почвы, а тупая задняя вместе с расположенными на ней циркумстигмальными выростами служит образованием, фиксирующим определенное положение личинки внутри хода. В раздвижении частиц почвы активно участвует также массивная головная капсула личинок долгоножек, отдельные морфологические элементы которой хорошо приспособлены к рытью. Адаптациями в этом направлении, кроме мощных, направленных вперед мандибул,

⁸ Билатеральное расположение склеритов на спинных и боковых выростах стигмального поля, возможно, тоже связано с участием последних в дыхании водных и земноводных личинок долгоножек. По крайней мере, у личинок некоторых лимонид из рода *Limnephila* Msc. (*L. nemoralis* Mg. и др.), живущих в очень мокрой среде, билатеральный тип склеротизации циркумстигмальных выростов позволяет слегка складывать их внутрь вдоль средней полуперепончатой линии, благодаря чему увеличивается емкость бокаловидной полости между ними, в которой удерживается пузырек воздуха для дыхания (Brindle, 1960).

⁹ Предположительно эта личинка принадлежит одному из видов группы *Tipula* (*Lunaticipula*) *zimini* Sav.

являются, в частности, редукция верхней губы, сросшейся в монолитную прочную пластинку с наличником, и сильная склеротизация зубчатого переднего края подротовой пластинки, которая у личинок долгоножек, в отличие от личинок лимонид, представляет вторично непарное образование — продукт прочного срастания по мезальной линии двух первичных билатеральных склеритов. По Гилярову (1949), «слитая клипеолабральная область, наружный край мандибул и зубчатый, сильно хитинизированный край слитного подбородка¹⁰ являются той поверхностью, которая принимает на себя сопротивление среды при движении личинки вперед, — сопротивление очень значительное, если учесть характер движения личинки и плотность даже сравнительно рыхлых почв».

К двигательным функциям у личинок долгоножек адаптированы отдельные элементы их хетотаксии. Несомненно опорную функцию, связанную с продвижением в почвенных капиллярах, выполняют необычайно длинные макрочеты, свойственные личинкам I возраста и, как правило, исчезающие после первой же линьки; эти щетинки также защищают покровы молодых личинок от возможных механических повреждений (Кривошеина, 1959).

У почвообитающих личинок группы *Tipula oleracea* L. крючковидные макрочеты и собранные около них в пучки микротрихии также приспособлены к движению. Увеличивая площадь соприкосновения кожи с почвой, они, по-видимому, препятствуют при поступательном движении личинки внутри хода смещению ее туловища назад.

На более высоких ступенях специализации у личинок ряда водных и земноводных форм долгоножек дифференцируются двигательные приспособления в виде более или менее явно выраженных бугорков, расположенных в задней части стернитов брюшка. Описанные Гиляровым (1949) у водной личинки *Tipula* sp. из ручьев Ферганского хребта, брюшные локомоторные бугорки представляют собою небольшие тупые выпячивания кожи; поверхность их покрыта более густыми и толстыми микротрихиями, чем остальная поверхность тела, причем микротрихии направлены вершинами в сторону от средней линии бугорка по направлению к покатости последнего.

Функционально локомоторные бугорки водной личинки *Tipula* sp., принадлежащей, по-видимому, к подроду *Bellardina*, подобны ложным ножкам хищных личинок лимонид из подсемейства Pediciinae (*Pedicia* Latr., *Dicranota* Ztt.), хотя и развиты значительно слабее. Очень крупные, хорошо обособленные брюшные ложноножки имеются у крупной водной личинки другой *Tipula* sp., часто встречающейся на речном мелководье, а также в пересыхающих летом временных водоемах в различных районах Ср. Азии. Расположенные тоже в задней части отдельных брюшных стернитов, ложноножки этого типа достигают таких крупных размеров, что личинок, которым они свойственны, при рассмотрении в профиль на первый взгляд можно принять за гусениц чешуекрылых (рис. 48, 1).

Щетинки на ложноножках личинок долгоножек, по-видимому, никогда не бывают дифференцированы в особый венчик, как у гусениц чешуекрылых или у личинок лимонид из рода *Dicranota* Ztt. (Miall, 1893). По уровню специализации локомоторных адаптаций долгоножки, следовательно, значительно уступают личинкам чешуекрылых, а также некоторым типолоидным, и стоят ближе к безногим личинкам долгоносиков из рода *Phytonomus* Schön., приспособившимся к ползанию по листьям.

Кроме хет и брюшных ложноножек, к передвижению адаптированы и массивные бугорки, имеющиеся по бокам туловища личинок ряда *Oreomyza* (*Tipula truncorum* Mg., *T. pabulina* Mg.) и некоторых других долгоножек (рис. 58). Передвигаясь, личинки этой группы прижимают латеральные бугорки к твердой поверхности, благодаря чему увеличивается ее площадь контакта с их телом.

¹⁰ Гиляров называет подбородком гипостомальный (подротовой) склерит.

Ротовой аппарат личинок долгоножек адаптирован к приему твердой пищи, которая захватывается мощно развитыми мандибулами, имеющими зазубренный внутренний край, размельчается максиллами, отдельные склериты которых срослись друг с другом, и проталкивается в ротовое отверстие при помощи простеки, подвижно сочлененной с верхними челюстями.

Характер приспособительных образований кишечника личинок долгоножек определяется качеством пищи и в первую очередь ее усвояемостью организмом. У водных форм, питающихся более легко усвояемым илом и микроскопическими водорослями, на границе задней и средней кишок, где обычно расположено слепой отросток, имеется лишь небольшое выпячивание, не достигающее пилоруса. Для почвообитающих форм, питающихся разлагающимися растительными веществами и отчасти тканями живых растений, характерно уже значительное развитие слепой кишки, достигающей орально примерно середины длины среднего отдела кишечника. Наконец, у личинок древесных долгоножек, которые в процессе питания пропускают через кишечник большие массы такой трудно усвояемой пищи, как разлагающаяся древесина, переваривание которой связано с энергичным брожением, слепая кишка достигает максимального развития и простирается вперед почти до самой границы среднего и переднего отделов кишечника (Oldham, 1928; Sellke, 1936).

Несомненно адаптивна окраска тела личинок долгоножек, имеющая во многих группах четко выраженный криптический характер. Если, например, личинки ксилобионтных видов семейства, проводящие всю жизнь скрытно в гнилой древесине или древесной трухе, окрашены в белый цвет, делающий их хорошо заметными на любой открытой поверхности, то личинкам большинства геобионтных и многих гелобионтных форм свойственна землисто-серая или бурая окраска, которая почти сливается с основным фоном среды их обитания. Очень наглядно приспособительный характер окраски тела проявляется у неарктических *Dolichopeza* и *Oropeza*. У личинок *Dolichopeza*, выползающих для питания на поверхность подушек мхов обычно днем, тело зеленоватое, почти незаметное на фоне их микробиотопа. Напротив, у личинок *Oropeza*, выползающих питаться на поверхность только ночью, окраска тела серая с рисунком из темных пятен и полос, надежно камуфлирующих личинок при ночном освещении (Byers, 1961).

Куколка

Приспособительные образования куколок долгоножек значительно одно-стороннее, чем у их личинок, что, очевидно, обусловлено относительно коротким сроком жизни куколок, не превышающим по большей части 7—14 дней, ограниченной подвижностью и отсутствием активного питания в этой фазе (Theowald, 1957a). Определенное значение, по-видимому, имеет также однообразие среды обитания куколок, которой в большинстве групп семейства служит почва. Исключение в этом отношении составляют лишь облигатные ксилобионты (*Stenophorinae*) и немногие архаические облигатные гидробионты (например, *Megistocera*).

Метапнейстичность, свойственная личинкам долгоножек, сменяется у куколок пропнейстичностью. Последняя выработалась у анцестральных форм типулоидных, вероятно, в связи с тем, что окукливание их происходило, по-видимому, в мокрой затененной почве под тонким слоем воды, примерно как у некоторых современных *Prionocera*. В этих условиях метапнейстичность, конечно, уже не могла обеспечить куколкам нормального дыхания атмосферным воздухом, так как большую часть жизни они проводят в фиксированном вертикальном положении головой вверх и за немногими исключениями (*Megistocera*) не способны всплывать для пополнения запаса воздуха к поверхности воды.

Как вспомогательная адаптация к дыханию в водной и подводной среде у куколок типулоидных произошла модификация единственной среднегрудной пары дыхалец в среднегрудные дыхательные трубочки, которые позволяют куколке ды-

шать атмосферным воздухом, оставаясь под водой и не теряя связи с твердым субстратом на дне. Максимальной длины дыхательные трубочки достигают именно у тех видов долгоножек (*Megistocera*, *Prionocera*), развитие которых наиболее тесно связано с водной средой. Следует, однако, отметить, что полной корреляции между длиной дыхательных трубочек и особенностями среды обитания у куколок долгоножек нет. С одной стороны, эти трубочки могут быть очень длинными у наземных видов (например, у ксилобионтного *Tipula flavolineata* Mg.), а с другой — необычайно короткими у отдельных типично водных форм (например, у *T. saginata* Bergr.). На причины этого проливает свет работа де Мейере (de Meijere, 1902), установившего на основании исследования куколок *T. irrorata* Mcq. и *Dictenidia bimaculata* L., что у этих долгоножек на среднегрудных дыхательных трубочках нет ни открытого отверстия, ни проницаемой для газов перепонки, которая соединяла бы находящуюся внутри трубочек трахею с воздухом, как у куколок некоторых других длинноусых, чьи дыхательные трубочки еще нормально функционируют. В связи с этим кажется маловероятным, чтобы дыхательные трубочки выполняли у куколок долгоножек свои первоначальные дыхательные функции. Последние ими, очевидно, утеряны, вследствие чего они утратили также и свой первоначальный адаптивный характер. Поэтому и редукция дыхательных трубочек в различных систематических группах семейства может идти разными темпами вне прямой зависимости от особенностей среды обитания. В частности, они могут подвергаться далеко идущей редукции у куколок не только наземных, но и водных форм, дыхание которых, возможно, осуществляется через кожные покровы.

Среднегрудные дыхательные трубочки куколок являются, таким образом, палеоадаптацией гидрофильного типа, перешедшей к долгоножкам от их типулоидных предков как атавистический признак, не имеющий, по-видимому, непосредственной связи со средой их обитания.

К числу неадаптации ксерофильного типа у куколок долгоножек относятся склеротизация наружных покровов тела и развитие на брюшных сегментах сгруппированных в поперечные ряды хитиновых шипов.

Куколки многих долгоножек (*Dolichopeza*, *Oreomyza*, *Lunaticipula*, *Vestiplex* и др.) развиваются в более сухое время года, чем личинки. Окукливание ряда водных и полуводных форм (*Tipula saginata* Bergr., *T. fulvipennis* Deg., *T. maxima* Poda и др.) происходит не в воде, а на суше, т. е. тоже в более аридной среде. Наконец, в силу своей малой подвижности куколки не могут предпринимать миграций из пересыхающих биотопов в более влажные, которые иногда осуществляют личинки. Поэтому влажность имеет для развития куколок еще большее значение, чем для личинок. Утолщение и склеротизация кутикулы, защищающие организм от потери воды за счет ее испарения через покровы, очевидно, и является приспособлением, обеспечивающим куколкам долгоножек максимальную автономность от резких колебаний влажности в окружающей среде.

Шипы на брюшке куколок долгоножек имеют локомоторное назначение. Они помогают движениям куколок гело- и геобионтных форм, когда последние перед отрождением взрослого насекомого наполовину высовываются наружу из земли. Количество и особенно размеры шипов, гомологичных макрохетам личинок, находятся в более или менее прямой связи с плотностью субстрата и, следовательно, с размерами сопротивления, которое куколкам приходится преодолевать, раздвигая частицы почвы.

У куколок современных скорпионниц (*Mecoptera*), родственных панорпидным предкам долгоножек, на сегментах брюшка вместо шипов имеются лишь небольшие и неясственные бугорки, а у таких примитивных эуцефалических длинноусых, как комары-толстоножки (*Bibionidae*), нет даже и бугорков. Куколки гидрофильных видов долгоножек (например, *Tipula luna* Westh.) характеризуются уже наличием довольно мелких брюшных шипов, причем количество их, хотя и не постоянно, но обычно более или менее соответствует количеству гомологичных макрохет у личинок того же вида. С ксерофилизацией

Таблица 18

Количество шипов в поперечных рядах на вершинных (VIII—V) сегментах брюшка куколок в различных экологических группах долгоножек. По Теовальду (Theowald, 1957a), с дополнениями и изменениями

Вид ¹	Количество шипов	
	тергит	стернит

Гидробионты (включая водных бриобионтов)

* <i>Prionocera pubescens</i> Lw.	9—14	9—14
* <i>Tipula cheethami</i> Edw.	Около 10	Около 10
* <i>T. melanoceros</i> Schum.	Многочисленные	

Геобиионты

* <i>Tipula luteipennis</i> Mg.	Около 10	Около 10
* <i>T. melanoceros</i> Schum.	Нет	Около 10
* <i>T. autumnalis</i> Lw.	8—15	7—13
* <i>T. lateralis</i> Mg.	6—8	4—7
* <i>T. pruinosa</i> Wied.	6—8	По 6
* <i>T. caesia</i> Schum.	6—8	6—8
* <i>T. variicornis</i> Schum.	По 7	5—5—5—4
* <i>T. fulvipennis</i> Deg.	6—10	По 6
* <i>T. maxima</i> Poda	6—10	По 6
* <i>T. luna</i> Westh.	По 10	6—8
* <i>T. unca</i> Wied.	По 10	6—9

Наземные бриобионты

<i>Dolichozeza albipes</i> Ström	По 14	По 10
<i>Tipula alpium</i> Bergr.	По 10	6—10
<i>T. obsoleta</i> Mg.	По 10	По 10
<i>T. rufina</i> Mg.	По 10	По 10
<i>T. marmorata</i> Mg.	По 10	5—10
<i>T. signata</i> Staeg.	По 10	По 10
<i>T. staegeri</i> Niels.	По 10	По 10
<i>T. subnodicornis</i> Ztt.	До 20	До 20
* <i>T. pagana</i> Mg.	Многочисленные	
<i>T. sarajevensis</i> Str.	6—10	6—10
<i>T. stigmatella</i> Schum.	6—10	6—10

Геобионты и литобионты

* <i>Tipula paludosa</i> Mg.	По 8	6—8
<i>T. variipennis</i> Mg.	5—8	4—4—4—2
<i>T. hortulana</i> Mg.	6—8	4—4—4—2
<i>T. pseudovariipennis</i> Cz.	6—8	4—4—4—2
<i>T. cinereocincta</i> Lund.	4—6	По 4
<i>T. luridirostris</i> Schum.	По 4	?
<i>T. truncorum</i> Mg.	4—6	4—4—4—2
<i>T. pabulina</i> Mg.	6—8	4—4—4—2
<i>T. scripta</i> Mg.	6—8	4—4—4—2
<i>T. nubeculosa</i> Mg.	4—6	4—4—4—2
<i>T. excisa</i> Schum.	По 5	4—4—4—2
<i>T. livida</i> v. d. Wulp	6—9	4—6—6—2
<i>T. subselenitica</i> Mnnhs.	5—8	6—6—6—2
<i>T. lunata</i> L.	По 4	5—6—6—4
* <i>T. soosi</i> Mnnhs.	Изменчивое	5—6—6—4
<i>T. peliostigma</i> Schum.	То же	5—6—6—4
<i>T. selene</i> Mg.	По 4	5—6—6—4
<i>T. engeli</i> Theow.	4—6	5—6—6—4
<i>T. cava</i> Ried.	6—8	4—6
<i>T. fascipennis</i> Mg.	4—8	5—6—6—4

Таблица 18 (продолжение)

Вид ¹	Количество шипов	
	тергит	стернит
<i>T. juncea</i> Mg.	5—8	5—6—6—2
<i>Nigrotipula nigra</i> L.	6—8	5—5—5—4
<i>Nephrotoma</i> sp. (все виды)	По 7	5—5—5—4

Ксилобионты

<i>Tipula flavolineata</i> Mg.	По 4	2—3—3—2
<i>T. irrorata</i> Meq	4—8	4—4—4—2
<i>Dictenidia bimaculata</i> L.	По 4	4—5—5—3 (5)
<i>Stenophora elegans</i> Mg.	6—7—7—7	6—7—7—4 (4)
<i>C. pectinicornis</i> L.	4—5—5—5	6—7—7—7
* <i>Tanyptera atrata</i> L.	4—6—6—6	3—3—2 (3)—2
<i>T. nigricornis</i> Mg.	По 12	?

¹ Виды с неустойчивым количеством шипов отмечены звездочкой (*).

долгоножек количество шипов на тергитах и стернитах брюшка стабилизируется (табл. 18), приобретая таксономическое значение, а размеры и прочность их значительно увеличиваются (Theowald, 1957a). Например, у *T. lunata* L. и других мезо- и ксерофильных видов семейства брюшные шипы куколок приобретают обычно уже вид очень крупных, сильно склеротизованных образований роговидной формы.

Утрата брюшными шипами адаптивного значения ведет к их редукции, что наблюдается, например, у некоторых ксилобионтных долгоножек. Так, у куколок *Tanyptera atrata* L., которые не покидают мягкой и влажной гниющей древесины до самого отрождения имаго, на тергитах и стернитах брюшка имеются лишь очень мелкие шипики, явно редуцированные по сравнению с геобионтными формами, причем количество их сильно варьирует.

В бриобионтных группах семейства (*Dolichozeza*, различные виды подрода *Savtshenkia*), где передвижение куколок в рыхлых подушках мхов не связано со значительной механической нагрузкой и, следовательно, нет стимула к сильному развитию брюшных шипов, последние остаются у куколок примерно на таком же уровне развития, что и у видов долгоножек, окукливающихся в мягкой, насыщенной водой, заболоченной земле.

Заканчивая главу, следует отметить одну общую тенденцию: если не во всех, то во всяком случае в большинстве близкородственных систематических групп семейства на каждой из фаз развития адаптивная радиация реализуется, как правило, в более или менее одинаковых направлениях, подчиняясь таким образом закону гомологических рядов Вавилова.

БОЛЕЗНИ И ВРАГИ

В видовой и индивидуальной жизни долгоножек большую роль играют их болезни и враги: патогенные микроорганизмы, которые вызывают болезни и часто смерть долгоножек; паразиты, которые, развиваясь за счет живых долгоножек, биологически ослабляют их, а нередко и становятся причиной их гибели; хищники, которые поедают долгоножек (Carter, 1976).

Изучение врагов долгоножек велось до сих пор главным образом параллельно с изучением биологии последних. Это важная проблема, разработка которой может дать много ценного для понимания закономерностей колебания численности вредных видов долгоножек и открыть новые возможности в области борьбы с ними.

Вирусы и болезнетворные микроорганизмы

Вирусные болезни (вирозы), насколько известно, поражают лишь личинок умеренно гигрофильных и мезофильных видов долгоножек, развивающихся в почве. Общие сведения о них можно найти у Бергольда (Bergold, 1958), а соответствующую библиографию — у Хьюза (Hughes, 1957), Мартиньони и Ленгстона (Martignoni, Langston, 1960).

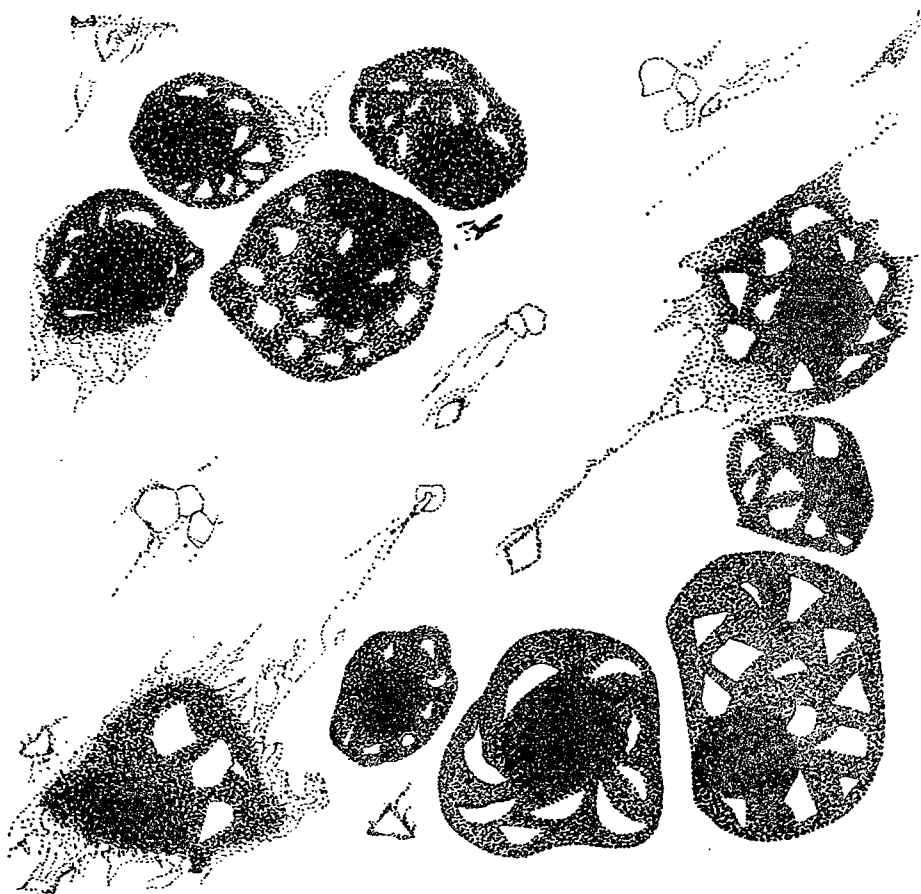


Рис. 98. Полиэдрические тельца в гипертрофированных ядрах клеток жирового тела личинки долгоножки *Tipula* (s. str.) *paludosa* Mg. По Штейнхаузу.

Примером вирусной болезни долгоножек служит полиэдроз (полиэдрическая болезнь) личинок *Tipula paludosa* Mg., впервые обнаруженный в Шотландии Ренни (Rennie, 1923). Это заболевание во многом напоминает хорошо изученные полиэдрозы чешуекрылых насекомых, но имеет и ряд специфических особенностей.

Начальный период развития полиэдроза проходит у личинок вредной долгоножки скрытно, и они не обнаруживают каких-либо внешних признаков заболевания. Позже окраска их изменяется из землисто-серой в белую как мел. Гемалимфа больных личинок тоже меняет свой вид, превращаясь в молочно-белую жидкость, которая легко вытекает наружу через механические повреждения кожи. Под микроскопом в ней обнаруживаются в большом количестве бесцветные, прозрачные, сильно поглощающие свет многогранные тельца неправильной формы (полиэдры), а также разрозненные клетки жирового тела с включенными в них полиэдрическими тельцами (рис. 98). В 1%-ном растворе

едкого натра последние сильно (увеличиваясь почти вдвое) набухают, причем на них обнаруживается тонкая зернистая оболочка. Набухание полиэдрических телец происходит и в уксусной кислоте. Суданом и осмиевой кислотой они не окрашиваются, что указывает на отсутствие в них жироподобных веществ. В гистологическом отношении полиэдроз личинок *T. paludosa* характеризуется гипертрофией ядер в клетках жирового тела, прогрессирующей по мере развития болезни. Штейнхауз (1952) различает в этом процессе следующие стадии: 1) ядерный хроматин собирается в гранулы, которые образуют грозди, окруженные светлым орсом; позже эти гранулы обнаруживаются и по периферии ядра, причем цитоплазма сохраняется в клетках только в виде тонкой оболочки; 2) в ядре появляются один или несколько шарообразных комков хроматина, остаток ядра становится зернистым, цитоплазма почти исчезает; 3) на поверхности центрального хроматинового комка появляются полиэдрические тельца в виде неправильного кольца, обычно они треугольные с острыми углами, иногда же их форма напоминает полумесяц или дольку апельсина; 4) полиэдрические тельца собираются массами в одной из половин ядра, в этой стадии их форма более или менее яйцевидная, но не бывает симметричной; 5) гипертрофированное ядро лопается, и полиэдрические тельца поступают в гемолимфу.

В дополнение к описанной выше картине развития полиэдроза Смит и Ксерос (Smith, Xeros, 1954; Smith, 1955a) установили, что образование полиэдрических телец у больных личинок *T. paludosa* может происходить и в клетках гемолимфы, причем протекает в той же последовательности, как и в клетках жирового тела.

Незадолго до гибели пораженные полиэдрозом личинки *T. paludosa* становятся малоподвижными и теряют тургор. Погибают они чаще всего на поверхности почвы. По Мерксу (Maercks, 1953a), в природных условиях полиэдроз проявляется главным образом при переуплотнении популяций личинок *T. paludosa*, т. е. в периоды наибольшего накопления этого вредителя. Поэтому роль полиэдроза в биологии *T. paludosa* заключается не столько в предупреждении массовых размножений вредной долгоножки, сколько в разрежении ее популяций, когда их чрезмерно высокая плотность может стать вредной для дальнейшего существования вида. Обычно естественная пораженность личинок полиэдрозом не превышает 3.5% (Meunadier et al., 1964).

Кроме *T. paludosa* Mg. полиэдроз может поражать и другие виды долгоножек. В частности, Ренни (Rennie, 1923) наблюдал массовую гибель от этой болезни личинок пятнистой долгоножки *Nephrotoma maculata* Mg.

Второе вирусное заболевание долгоножек, описанное первоначально [также для личинок *Tipula paludosa* Mg., вызывается так называемым [радужным вирусом долгоножки, или сокращенно «РВД» (*Tipula iridescent virus*, или «TIV» англоязычных авторов). Это цитоплазматическое заболевание, локализуемое первоначально, как и полиэдроз, в клетках жирового тела, которые в этом случае, однако, не содержат особых включений (Xeros, 1954; Smith, 1958b; Williams, Smith, 1958). Пораженные радужным вирусом личинки *T. paludosa* легко узнают по своеобразной окраске жирового тела, которое при интенсивном солнечном освещении кажется через увлажненные кожные покровы пурпурным. Вначале оно сохраняет внешне нормальный вид. По мере развития заболевания, в связи с утолщением клеток, доли жирового тела сильно увеличиваются в размерах и приобретают узловатую структуру. В проходящем свете узелки кажутся оранжевыми, а в отраженном переливаются всеми цветами радуги, включая пурпурный, синий и зеленый. На поздних стадиях заболевания жировые клетки лопаются и содержимое их поступает в гемолимфу.

От радужного вируса личинки *T. paludosa* погибают примерно через 2—4 недели после появления первых симптомов поражения, а иногда и еще позже. Трупы их имеют своеобразную окраску — белую с пурпурным отливом. По данным Ксероса (Xeros, 1954), радужным вирусом в естественных условиях бывает обычно поражено не свыше 15% личинок *T. paludosa*, что объясняется, по-видимому, его относительно невысокой вирулентностью. Он может зара-

жать также личинок некоторых других видов семейства, включая *T. oleracea* L. и *T. livida* v. d. Wulp.

Характерной особенностью радужного вируса, которой он принципиально отличается от большинства других вирусов насекомых, является весьма широкий круг его хозяев (Конюка, 1965). В отряде двукрылых им поражаются, например, личинки мартовского комарика (*Bibio marci* F.) и мясной мухи (*Calliphora vomitoria* L.). По Смитсу и Хиллсу (Smith, Hills, 1959), он патогенен и для представителей других отрядов насекомых, в частности для гусениц капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) и личинок мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.).

Риккетсиозные болезни (риккетсиозы) впервые обнаружены у долгоножек в 1956 году в Ольденбурге (ФРГ), где наблюдались случаи частой гибели личинок *Tipula paludosa* Mg. вследствие массового поражения их новым видом риккетсии, описанным Мюллер-Кеглером под названием *Rickettsiella tipulae* (Müller-Kögler, 1958, 1962; Krieg, 1962). Реже от этого паразита погибали куколки и лишь единично взрослые особи вредной долгоножки. Внешне пораженные риккетсиозом личинки обычно ничем не отличаются от здоровых, иногда их окраска несколько светлее, чем нормально. Из внутренних признаков для риккетсиоза *T. paludosa* характерно легкое помутнение гемолимфы, а при далеко зашедшем заболевании — патологические изменения в жировом теле, являющемся основным очагом болезни. Если здоровое жировое тело при 12-кратном увеличении обнаруживает явственную опалесценцию, обусловленную мельчайшими капельками жира, то при поражении *Rickettsiella tipulae* оно становится мутно-молочнобелым, необычайно хрупким и ломким. При разрыве или раздавливании из пораженного жирового тела вытекает беловатая, слегка мутная жидкость, содержащая массу риккетсий, развившихся в цитоплазме жировых клеток. Кроме возбудителя болезни, в этой жидкости содержатся также многочисленные кристаллические включения, присутствие которых особенно характерно для риккетсиоза *T. paludosa*. Образование кристаллических включений идет при риккетсиозе за счет перерождения белковых гранул в пораженном жировом теле. Сначала эти включения имеют вид мелких бипирамидальных зернышек, а затем увеличиваются в более крупные кристаллические тельца. По Хугеру (Huger, 1959), появление в пораженном жировом теле кристаллических включений вызывается нарушением в организме хозяина нормального метаболизма. Под электронным микроскопом *Rickettsiella tipulae* М.-К. имеет вид одиночных или лежащих цепочками более или менее овальных, иногда неясно почковидных телец размером $0.2 \times 0.4 - 0.6$ мкм.

В лабораторных опытах риккетсиозом через рот заражаются только личинки I возраста, в старших же возрастах (III—IV) заражение их обычно не удается. Можно предполагать, что и в полевых условиях риккетсии заражают главным образом молодых личинок. Развитие болезни идет очень медленно, и пораженные ею личинки III возраста гибнут при комнатной температуре только через 5.5—11 недель после заражения. Страдают ли от риккетсиоза, кроме *T. paludosa*, и другие виды долгоножек — еще неизвестно. Не установлены также пути распространения инфекционного начала в природе и его патогенность для высших животных.

Бактериальные заболевания (бактериозы) долгоножек исследованы еще совершенно недостаточно, хотя они и имеют значительное распространение в природе. В частности, отсутствует сколько-нибудь удовлетворительная характеристика внешних симптомов проявления бактериозов, не говоря уже об оценке их роли в динамике популяций вредных видов долгоножек.

О наличии бактериальных болезней у *Tipula oleracea* L. знал уже Дель-Гверчио (Del Guercio, 1914). Александер (Alexander, 1920a) тоже сообщает, что крупные личинки неарктического *T. abdominalis* Say часто заражены различными мелкими кокками и спирохетами, а иногда также какими-то гигантскими бациллами длиной от 40 до 80 мкм, концентрирующимися в заднем отделе кишечника. Возможно, что эти бациллы близки крупному извивающемуся

Bacillus flexilis Dobell, которого Маккиннон (Maskinnon, 1972) обнаружил в личинках *Tipula* sp., исследуя их протозойную микрофауну.

По Байерсу (Byers, 1964), в Сев. Америке у личинок из рода *Ororeza* Needh. нередко наблюдается бактериальное поражение заднего отдела кишечника, от которого личинки погибают уже через два дня после появления симптомов болезни.

В СССР Зориной (1956) как возбудители бактериозов долгоножек зарегистрированы бактерии *Bacillus megatherium* de Bary и *Bacterium prodigiosum* Torpley et Wilson, поражающие в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях личинок *Tipula paludosa* Mg. и некоторых других вредных видов семейства.

Грибные болезни (микозы) долгоножек, несмотря на то, что они нередко способствуют значительному снижению численности вредных видов семейства, известны ненамного лучше бактериозов. В обобщенном виде сведения о них можно найти в работах Лакона (Lakon, 1919), Александра (Alexander, 1920a) и Евлаховой (1950). Чаще всего микозами поражаются личинки и куколки, реже — взрослые особи долгоножек. Единственный известный случай микоза яиц описан Зельке (Sellke, 1936), наблюдавшим, как у *Tipula paludosa* Mg. нормальные яйца иногда уже вскоре после откладки покрывались зеленоватым налетом грибкицы какого-то гриба и погибали.

В своей основной массе грибы — возбудители болезней долгоножек принадлежат к семейству энтомофторовых (*Entomophthoraceae*) из порядка фикомицетов (*Phycomycetes*), немногие — к семейству Мucedиниасеа из порядка гифомицетов (*Hyphomycetes*). Систематический список их приведен в табл. 19.

В биологическом отношении грибы, паразитирующие на долгоножках, почти не изучены. Судя по имеющимся ориентировочным данным, среди них имеются как узкоспециализованные формы, заражающие только долгоножек, так и полифаги, заражающие также многих других насекомых. К первым, по-видимому, принадлежат *Empusa caroliniana* Thaxt., *Entomophthora sepulchralis* Thaxt., *Sporotrichium densum* Link., *Cylindrodendrum suffultum* Petch и некоторые другие, ко вторым — *Empusa conglomerata* Thaxt., *Entomophthora sphaerosperma* Fres. и *E. grylli* Fres.

На территории СССР достоверно зарегистрированы микозы личинок долгоножек, вызываемые *Entomophthora sphaerosperma* Fres. и *Empusa conglomerata* Thaxt. По данным Кипенварлиц (1939, 1961), ими в 1938 году на торфяных почвах Пуховичского района Белорусской ССР было поражено около 40% личинок *Tipula paludosa* Mg.

Силантьев (1931), наблюдавший в 1928 году массовое размножение *T. paludosa* Mg. на европейской территории РСФСР, отмечает как возбудителей микозов личинок вредной долгоножки также грибы *Entomophthora sepulchralis* Thaxt., *E. dipterigena* Thaxt. и *E. arrhenoctona* Giard.

По наблюдениям автора, гриб *Entomophthora sphaerosperma* Fres. поражает, кроме *Tipula paludosa*, и личинок *T. goriziensis* Str. Собранные осенью 1961 года в Вост. Карпатах, последние при лабораторном содержании в массе погибали от этого гриба (Коваль, Савченко, 1965). Взятые из одного биотопа с *T. goriziensis* Str., личинки *T. subnodicornis* Ztt. в лаборатории сильно поражались грибом *Cylindrodendrum suffultum* Petch, ранее известным как паразит долгоножек только из Зап. Европы.

Обычно погибшие от микоза личинки долгоножек бывают покрыты явственным белым войлоковидным налетом — грибкицей патогенного гриба. В одних случаях она сравнительно рыхлая (например, при поражении *T. subnodicornis* Ztt. грибом *Cylindrodendrum suffultum* Petch), в других — очень плотная, в виде почти сплошного чехлика (например, при поражении *T. goriziensis* Str. грибом *Entomophthora sphaerosperma* Fres.). Иногда белого налета на погибших от микоза личинках может и не быть. Такого типа микоз, возбудителем которого является гриб *Empusa* sp., близкий к *E. conglomerata* Thaxt., описан Мюллер-Кеглером (Müller-Kögler, 1957) для взрослых личинок *Tipula*

Т а б л и ц а 19

Грибы — возбудители болезней долгоножек (в — взрослые, л — личинки, ф? — неизвестная фаза)

Гриб	Хозяин	Источник
Фикомицеты		
Род Empusa Thaxt. E. conglomerata Thaxt.	<i>Tipula paludosa</i> Mg. — л <i>Tipula</i> sp. — л, в <i>Nephrotoma umbripennis</i> Al. — ф?	Кипенварлиц, 1939, 1961 Lakon, 1919; Alexander, 1920a Skaife, 1921
E. caroliniana Thaxt. E. pachyrrhina Arthur (nomen nudum)	<i>Tipula</i> sp. — в <i>Nephrotoma ferruginea</i> F. — ф?	Lakon, 1919; Alexander, 1920a Webster, 1894; Lakon, 1919; Alexander, 1920a
Род Entomophthora Fresen E. sphaerosperma Fresen	<i>Tipula paludosa</i> Mg. — л Tipulidae — в <i>Tipula goriziensis</i> Str. — л <i>Tipula paludosa</i> Mg. — л Tipulidae — л, в	Кипенварлиц, 1939, 1961 Lakon, 1919; Alexander, 1920a Коваль, Савченко, 1965 Силантьев, 1931 Lakon, 1919; Alexander, 1920a; Евлахова, 1950
E. dipterigena Thaxt.	<i>Tipula maxima</i> Poda — л <i>Tipula</i> sp. — ф?	Lohde, 1872 Lakon, 1919; Alexander, 1920a
E. tipulae Fresen	<i>Tipula alpium</i> Bergr. — л <i>T. simulans</i> Sav. — л <i>T. pseudovariipennis</i> Cz. — л <i>T. truncorum</i> Mg. — л <i>T. rubripes</i> Schum. — л <i>Nephrotoma tenuipes</i> Ried. — л <i>Tipula paludosa</i> Mg. — л	Коваль, Савченко, 1965
E. arrhenoctona Giard ¹	<i>Tipula ultima</i> Al. — ф?	Picard, 1913; Lakon, 1919; Силантьев, 1931 Alexander, 1920a
E. grylli Fresen ² Род Lamis Novak L. apiculata Thaxt.	<i>Nephrotoma unicingulata</i> Al. — л	Skaife, 1921
Гифомицеты		
Род Sporotrichium Link S. densum Link	<i>Tipula cunctans</i> Say — в	Hyslop, 1910; Alexander, 1920a
Род Cylindrodendrum Bon. C. suffultum Petch	Tipulidae — л <i>Tipula subnodicornis</i> Ztt. — л	Petch, 1934, 1942 Коваль, Савченко, 1965
Аскомицеты		
Род Cordyceps Fr. C. militaris (Fr.) Link	<i>Tipula paludosa</i> Mg.	Müller-Kögler, 1965

¹ По Александру (Alexander, 1920a), Entomophthora arrhenoctona Giard идентичен Empusa caroliniana Thaxt.

² Поражение долгоножек E. grylli Fresen нуждается в подтверждении, так как это специализированный паразит прямокрылых.

paludosa Mg. Тело последних, когда они погибают, вследствие потери тургора становится сначала лишь более вялым, а кожные покровы — шероховатыми, что обусловлено образованием на них более или менее многочисленных шишковидных плодоношений (конидиеносцев с конидиями) болезнетворного гриба; его грибницу в этой фазе можно обнаружить в виде тонких желтоватых прослоек в полости тела личинки между гиподермой и кишечником. Во влажной среде личинки в дальнейшем быстро гнивают, а в сухой — превращаются в сморщенные черные мумии.

Коулсоном (Coulson, 1962) в Англии обнаружен своеобразный микоз личинок *Tipula subnodicornis* Ztt., вызывающий в начале развития болезни почернение трахеальных стволов. Это заболевание, интенсивность которого, по

Коулсону, не превышала 8%, в отличие от других микозов долгоножек проявляется не летом, а осенью, достигая, по-видимому, наибольшей силы зимой. При перенесении из полевых условий в лабораторные зараженные личинки гибнут уже на 7-й день. Возбудитель черного трахеомикоза еще не выделен.

Больные микозами личинки долгоножек перед гибелью часто выползают на поверхность почвы. Это отмечено, например, в ФРГ Мюллер-Кеглером для личинок *T. paludosa*, пораженных грибом Empusa sp., и в Хибинах Фридолиным (1936) для личинок крупных *Tipula* sp. (скорее всего *Tipula rubripes* Schum. или *T. excisa* Schum., — E. C.), пораженных грибами, которые ближе не были определены. У куколок долгоножек грибные заболевания вызывают обычно те же основные симптомы, что и у личинок. Очень своеобразно микозы проявляются у взрослых долгоножек. По наблюдениям автора в Вост. Карпатах (Черногоры, июль 1963 г.), пораженные грибом Entomophthora tipulae Fres. долгоножки из родов *Tipula* и *Nephrotoma* способны еще некоторое время летать, но вершина брюшка у них на границе VII и VIII сегментов или вовсе отпадает, или надламывается, плевры V—VII сегментов разорваны, а выступающее в разрывы жировое тело имеет вид уплотненной ячеистой массы с торчащими из нее отдельными нитями — гифами гриба. После гибели тело пораженных комаров во влажной среде обрастает рыхлой грибницей паразита (Коваль, Савченко, 1965).

Распространению микозов среди долгоножек способствуют неблагоприятные условия внешней среды, что особенно наглядно проявляется при лабораторном содержании личинок, а также при чрезмерном уплотнении их популяций в периоды массовых размножений. Неблагоприятные условия могут провоцировать заражение долгоножек даже такими видами патогенных грибов, которые обычно их не поражают. Например, Мюллер-Кеглер (Müller-Kögler, 1965) описал случай поражения личинок *Tipula paludosa* Mg. грибом Cordyceps militaris (Fr.) Link, являющимся специализированным паразитом гусениц и куколок чешуекрылых.

При благоприятных условиях существования долгоножки редко страдают от микозов. Это дает основание рассматривать возбудителей грибных заболеваний долгоножек, по аналогии с мускардиной свекловичного долгоносика, как факультативных паразитов, которые, находясь нормально, возможно, в симбиотических отношениях с организмом хозяина, превращаются в патогенных агентов лишь при его ослаблении неблагоприятными условиями внешней среды.

Протозойные заболевания долгоножек довольно многочисленны, но также совершенно недостаточно изучены. Основными возбудителями их являются споровики (класс Sporozoa) из отрядов микроспоридий (Microsporidia), грегариин (Gregarina) и кокцидий (Coccidiida).

Микроспоридии обнаружены у ряда видов долгоножек из рода *Tipula*, в частности у *T. maxima* Poda, *T. lateralis* Mg. и других, преимущественно гигрофильных гелобионтных форм. Известны, однако, случаи поражения ими также геобионтных (*T. pseudovariipennis* Cz., *Nephrotoma quadrifaria* Mg., *N. cornicina* L.) и ксилобионтных (*Dictenidia bimaculata* L.) видов семейства (Höchstetter, 1963). Как и многие другие насекомые, долгоножки чаще всего поражаются микроспоридиями из семейства Nosematidae, в связи с чем соответствующие заболевания их получили название нозематозов.

Возбудителем нозематоза личинок *Tipula maxima* Poda является микроспоридия, описанная Вейзенбергом (Weisenberg, 1926) из Центр. Европы под названием *Nosema binucleatum*. Изредка поражение этой микроспоридией обнаруживается уже при наружном осмотре больных личинок в виде просвечивающих сквозь гиподерму белых как мел зернышек (цист паразита), локализованных обычно на подталквателе анального сегмента при основании жаберных мешков. В большинстве случаев паразит, однако, снаружи не виден и обнаруживается лишь при вскрытии личинок, внутри которых его цисты сосредоточены в стенках средней кишки позади ее слепых отростков. Невооруженным глазом

могут быть обнаружены лишь цисты, наполненные спорами; цисты же, содержащие более ранние стадии развития паразита, еще лишены оболочек, выявляются только микроскопически. Размеры цист в поперечнике от 40 до 120, редко до 170 и даже до 280×200 мкм. Очаги паразита в виде покрытых тонкой перепонкой пузырьков располагаются между мембраной пропрigia и пучками продольных мышц кишечника. Зрелые цисты лопаются, и споры паразита попадают в гемолимфу. При разложении погибших от нозематоза личинок споры загрязняют воду и лежащие в ней опавшие древесные листья, которыми личинки питаются. Новое заражение личинок происходит, таким образом, с пищей.

Кроме личинок *T. maxima* Poda, наличие *Nosema binucleatum* Weis. установлено также у взрослых особей этой долгоножки, которым паразит предположительно передается через куколок (Weisenberg, 1926).

У личинок *T. lateralis* Mg. внутренняя картина поражения *Nosema binucleata* Weis. в основном такая же, как у гигантской долгоножки, но цисты паразита находятся в средней кишке обычно более орально.

Личинки *T. lateralis* Mg. изредка поражаются еще и второй формой нозематоза, вызываемого микроспоридией *Thelohania tipulae* Weis., которая живет в клетках жирового тела хозяина. В полости тела зараженных личинок бросается в глаза крупная, седловидно изогнутая, белая как мел лопасть длиной около 9 мм и шириной до 3 мм.

Это — жировое тело, клетки которого, набитые спорами паразита, подверглись сильной гипертрофии, увеличившись при этом с 22×80 мкм в поперечнике; плазма в гипертрофированных клетках почти целиком редуцирована.

У личинок *T. paludosa* Mg. недавно было обнаружено спорозойное заболевание, возбудителем которого является споровик *Haplosporidium tipulae* Hug. (Huger, 1963). Паразит первоначально поражает клетки средней кишки и дивертикул хозяина, позже заболевание распространяется на основания мальпигиевых сосудов. Пораженные клетки выпадают в полость кишечника, эпителий в связи с этим становится более рыхлым и наконец совсем разрушается. В результате от средней кишки иногда остается лишь мышечный слой.

Как и при микроспоридиозе, при гаплоспоридиозе может наступать вторично бактериальное поражение, вызывающее гибель личинок. Обычно последние погибают в старших (III—IV) возрастах, но при слабой и поздней инфекции могут еще развиваться до куколки или имаго.

Основным внешним симптомом гаплоспоридиоза личинок *T. paludosa* Mg. является беловатая окраска средней кишки и дивертикул, которую при внимательном осмотре можно заметить сквозь покровы тела. По сравнению со здоровыми больные личинки отстают в росте и развитии, становятся вялыми и наконец впадают в летаргическое состояние. В естественных популяциях *T. paludosa* больные гаплоспоридиозом личинки встречаются обычно единично; как редкое исключение их количество может достигать 25%.

Картером (Carter, 1976) описан также случай макроспоридиального поражения нервных узлов личинок *T. paludosa*.

Дальнейшие исследования обнаружат в долгоножках рода *Tipula* L., очевидно, еще ряд болезнетворных микроспоридий. Фантому и Портеру (Fantham, Porter, 1913) удалось, например, вызвать экспериментально нозематоз капустной долгоножки *T. oleracea* L., заражая ее микроспоридией *Nosema apis* Zand., широко известной в качестве возбудителя гнильда обыкновенной домашней пчелы.

Наряду с видами рода *Tipula* от нозематозов страдают и долгоножки рода *Nephrotoma*. В частности, как возбудитель нозематоза луговой долгоножки *N. pratensis* Mg. указана микроспоридия *Nosema striatum* Monz., поражающая соединительную ткань личинок (Leydig, 1863; Noniez, 1887).

Грегарины (рис. 99) — довольно обычные возбудители протозойных болезней долгоножек. Например, у личинок широко распространенных в Европе *Tipula paludosa* Mg. и *T. fulvipennis* Deg. грегариин можно нередко находить в массе в среднем и заднем отделах кишечника между эпителием и перитрофи-

ческой оболочкой (Chiswell, 1956). Обычны они и у крупных личинок *T. maxima* Poda (Kieffer, 1900). Кроме того, грегарины зарегистрированы в личинках *Prionocera subserricornis* Ztt., *Tipula luteipennis* Mg., *T. luna* Westh., *T. solstitialis* Westh., *T. unca* Wied., *T. pseudovariipennis* Cz., *T. irrorata* Mcq., *T. truncorum* Mg., *T. pabulina* Mg., *T. lunata* L., *Nephrotoma quadrifaria* Mg., *N. cornicina* L., *N. pratensis* Mg. и *Dictenidia bimaculata* L. (Höchstetter, 1963).

Сильно зараженные грегаринами личинки долгоножек становятся вялыми и вскоре обычно гибнут. При более слабом заражении летального исхода может и не быть, но из зараженных личинок развиваются биологически неполно-



Рис. 99. Грегарины *Gregarina longa* Léger, поражающая личинок долгоножки *Tipula* sp. По Штейнхаузу.

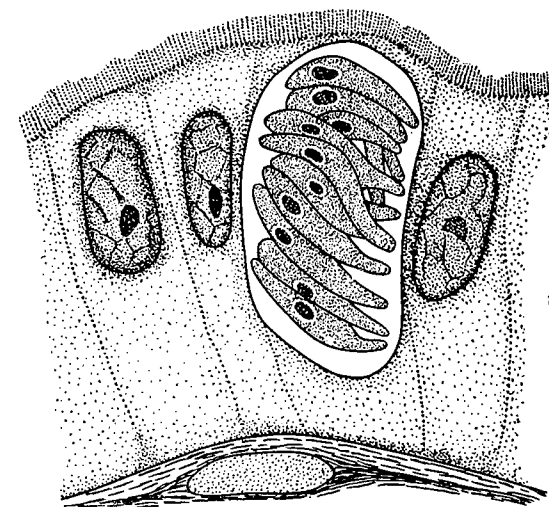


Рис. 100. Кокцидия *Ithania wenrichi* Ludwig в клетках эпителия средней кишки личинки долгоножки *Tipula (Nippotipula) abdominalis* Say. По Людвигу из Штейнхауза.

ценные взрослые особи с резко сниженным репродуктивным потенциалом. Например, в популяциях *Tipula paludosa* Mg. плодовитость самок вследствие заражения грегаринами может снижаться более чем в 10 раз — каждая из них откладывает в среднем 36 яиц против нормы в 460—500 (Sellke, 1936).

Патогенные для долгоножек грегарины известны в семействах Gregarinidae и Actinocerphalidae. Из первого семейства *Hirmocystis ventricosa* Léger. обнаружена в личинках *Tipula oleracea* L. и *Nephrotoma pratensis* Mg., а *Gregarina longa* Léger. (рис. 99) — в личинках какой-то ближе не определенной *Tipula* sp. (Léger, 1892). Из второго семейства грегарины *Actinocerphalus tipulae* Léger. зарегистрирована в Европе как паразит личинок *Tipula* sp., а предположительно — также личинок *Ctenophora* sp. (Alexander, 1920a). В Сев. Америке этот вид поражает крупных личинок *Tipula abdominalis* Say; в последних паразитирует также грегарины *Didynophyes electa* Ludw. (Ludwig, 1946), которая у палеарктических Tipulidae не обнаружена и, возможно, эндемична для Неарктики.

Кокцидии, заражающие долгоножек, принадлежат к сем. Adeleidae. В организме хозяина, которым обычно служит личинка, они концентрируются главным образом в кишечнике или в жировом теле, сначала около органов пищеварения, а позже по всей толще его. Пораженные кокцидиями личинки становятся вялыми, окраска их изменяется, и при сильном заражении они вскоре погибают. В Европе в личинках долгоножек рода *Tipula* часто встречается *Adelea tipulae* Léger (Léger, 1898), а в Сев. Америке — *Ithania wenrichi* Ludw., паразитирующая в эпителиальных клетках средней и слепой кишок

личинки *T. abdominalis* Say (рис. 100). По Людвигу (Ludwig, 1947), последние могут поражаться этой кокцидией примерно на 70%.

Кроме споровиков, в организме долгоножек нередко живут и в массе размножаются также и другие простейшие, в частности амёбы из класса саркодовых (Sarcodinae) и жгутиковые из класса Mastigophora. Значение их в жизни долгоножек остается пока совершенно неясным. Так как в обоих названных классах простейших имеется много патогенных форм, вызывающих заболевания самых различных насекомых (Штейнхауз, 1952), то кажется вероятным, что они могут быть причиной болезней долгоножек. С другой стороны, как среди амёб, так и среди жгутиковых имеются, вероятно, и формы безразличные или находящиеся в симбионтных взаимоотношениях с долгоножками.

Детальный обзор амёб и жгутиковых, выделенных до сих пор из долгоножек, дают Гейман (Geiman, 1932) и Людвиг (Ludwig, 1946). Соответствующий систематический список, в который включены и инфузории, приводится ниже в табл. 20.

К числу заболеваний долгоножек с еще невыясненной этиологией относится так называемая «черная пятнистость» («Schwarzfleckenkrankheit») личинок *Tipula paludosa* Mg., наблюдавшаяся весной 1940 года Янишем (Janisch, 1940, 1941) в окр. Ольденбурга (ФРГ).

Как видно из названия заболевания, внешним признаком его служит появление на теле больных личинок черных пятен разного размера. Эти пятна,

Таблица 20

Протозойная (за исключением споровиков) фауна личинок долгоножек

Простейшие	Хозяин	Источник
Амёбы		
<i>Entamoeba minchini</i> Mackin.	<i>Tipula</i> sp.	Mackinon, 1942, 1944; Ludwig, 1946
<i>Entolimax</i> sp.	<i>Tipula</i> sp.	Mackinon, 1942, 1944; Ludwig, 1946
Жгутиковые		
<i>Leptomonas</i> sp.	<i>Tipula abdominalis</i> Say	Ludwig, 1946
<i>Rhizomastix gracilis</i> Al.	<i>Tipula</i> sp. (в частности, <i>T. abdominalis</i> Say)	Mackinon, 1942, 1943; Geiman, 1932; Ludwig, 1946
<i>Retortomonas agilis</i> Mackin.	<i>Tipula</i> sp. (в частности, <i>T. abdominalis</i> Say)	Mackinon, 1942; Geiman, 1932; Ludwig, 1946
<i>Retortomonas alexeieffi</i> Mackin.	<i>Tipula</i> sp.	Mackinon, 1942; Geiman, 1932; Ludwig, 1946
<i>Monocercomonas trichoptero-rum</i> var. <i>tipulae</i> Mackin.	<i>Tipula</i> sp.	Mackinon, 1942; Geiman, 1932; Ludwig, 1946
<i>Metatrichomastix parisi</i> Mackin.	<i>Tipula</i> sp.	Mackinon, 1943; Ludwig, 1946
<i>Hexamastix tipulae</i> Geim.	<i>Tipula</i> sp.	Geiman, 1932; Ludwig, 1946
<i>Monocercomonoides melolonthae</i> Grass.	<i>Tipula</i> sp. (в частности, <i>T. abdominalis</i> Say)	Mackinon, 1942; Geiman, 1932; Ludwig, 1946
<i>Monocercomonoides orthoptero-rum</i> Parisi	<i>Tipula abdominalis</i> Say	Geiman, 1932; Ludwig, 1946
<i>Polymastix melolonthae</i> Grass.	<i>Tipula</i> sp.	Mackinon, 1942; Geiman, 1932; Ludwig, 1946
<i>Polymastix wenrichi</i> Geim.	<i>Tipula abdominalis</i> Say	Geiman, 1932; Ludwig, 1946
<i>Hexamita lateralis</i> Mackin.	<i>Tipula abdominalis</i> Say	Mackinon, 1942; Geiman, 1932; Ludwig, 1946
Инфузории		
<i>Opercularia reifi</i> Matthes	<i>Nephrotoma scurra</i> Mg.	Höchstetter, 1963
Incertae sedis	Гелобионтные <i>Tipula</i> sp., <i>T. oleracea</i> L., <i>T. paludosa</i> Mg., <i>T. czizeki</i> de Jong	Höchstetter, 1963

расположенные в одних случаях единично и такие мелкие, что рассмотреть их можно лишь в лупу, в других случаях явственно скучены или даже сливаются в крупные черные участки. У только что погибших от «черной пятнистости» личинок нередко сплошь зачернены большие участки тела. Как показали микроскопические срезы, на пораженных участках кожи имеет место далеко идущее разрушение экзокутикулы и ее хитинообразное перерождение. Последнее захватывает и нижележащую эндокутикулу, распространяясь под ней каналобразно и за пределы черных пятен. В зоне каналов хитин утолщается и приобретает зернистую структуру. По периферии почерневших участков кожи в экзокутикуле часто обнаруживаются маленькие изолированные черные точки, являющиеся, очевидно, первичными очагами распространяющейся инфекции.

Возбудитель «черной пятнистости» личинок *T. paludosa* Mg. еще не выделен и не обнаружен микроскопически. Не вызывает, однако, сомнений инфекционный характер этого заболевания. Он подтверждается, в частности, опытами Яниша, в которых заведомо здоровые личинки *T. paludosa* заболевали «черной пятнистостью» вскоре после пересадки их из стерильной почвы в почву, смешанную с растертыми трупами больных личинок. Яниш считает, что заражение происходит через кожу; однако более вероятно внутреннее заражение через кишечник инфицированной почвой, которую личинки заглатывают вместе с пищей. В лабораторных условиях первые признаки «черной пятнистости» обычно появляются через 12 дней после начала заражения, а на 38—40-й день гибель личинок практически достигает 100%. Погибшие личинки в течение 1—2 дней почти полностью разлагаются, что крайне затрудняет их обнаружение в полевых условиях. Кроме личинок, «черной пятнистостью» поражаются куколки *T. paludosa*; исход поражения и в этом случае, как правило, летальный.

Меркс (Maercks, 1953a) считает, что «черная пятнистость», проявляющаяся, подобно полиэдрозу, главным образом в переполненных популяциях, не может поэтому играть существенную роль как фактор, предупреждающий массовое размножение *T. paludosa*.

Паразитические членистоногие и черви

В имагинальной фазе долгоножки ведут открытый образ жизни, а в личиночной — в своей основной массе концентрируются у поверхности почвы, под опавшей листвой или в подушках мхов и печеночников, где и окукливаются. В связи с этим они должны были бы быть достаточно доступными и уязвимыми для различных паразитических членистоногих и червей. Фактически, однако, среди последних у долгоножек значительно меньше врагов, чем, например, у чешуекрылых и многих других насекомых. Возможные причины этого будут рассмотрены ниже.

Из членистоногих и червей на долгоножках зарегистрированы как эндо-, так и эктопаразиты.

От эндопаразитов долгоножки страдают во всех фазах развития, особенно личинки и куколки.

Яйцееды долгоножек еще слабо изучены, но недавно из яиц какой-то точно не определенной долгоножки (предположительно *Tipula autumnalis* Lw.) впервые был выведен яйцеед *Anaphes autumnalis* Foerster из семейства Platygasteridae (Backendorf, 1971; Hemmingsen, Jensen, 1972).

Случаи заражения эндопаразитами взрослых долгоножек тоже крайне редки. В лабораторных условиях, по Мерксу (Maercks, 1953a), на имаго вредной долгоножки *Tipula paludosa* Mg. иногда паразитируют личинки мелкой мушки *Megaselia rufipes* Mg. из семейства фориид (Phoridae); взрослые мушки выходят из брюшка хозяина в момент его гибели (Schmitz, 1956). Как паразит долгоножек зарегистрирована также мушка *M. paludosa* Wood (Coggins, 1970). Автором настоящей работы личинки какого-то паразита (предположительно из перепон-

чатокрылых¹¹⁾ были обнаружены в жировом теле между яйцевыми трубочками: один раз у самки *T. decipiens* Cz., пойманной в окр. Рахова Закарпатской обл., и второй — у самки *T. pseudovariipennis* Cz., взятой близ Ворохты Ивано-Франковской обл. У Пьера (Pierre, 1924a) на одном из рисунков изображена личинка эндопаразита, выходящая наружу через прорыв в межсегментальной перепонке брюшка самки *Tipula* sp. Байерсу (Byers, 1961) в двух случаях удалось обнаружить в брюшке самца и самки североамериканских видов *Oropeza* Needh. личинок тахин, из которых он, однако, не смог вывести взрослых особей; личинки питались, по-видимому, гемолимфой или жировым телом, так как другие жизненно важные органы не были ими повреждены. Не повреждает жизненно важных органов, включая и репродуктивные, также крупная (длиной до 35 мм) нематода, которую Байерс обнаружил в тех же *Oropeza*.

Более обычно заражение внутренними паразитами личинок и куколок долгоножек. Их эндопаразиты известны среди двукрылых из семейств тахин (Tachinidae), антомиид (Anthomyiidae) и фориц (Phoridae), среди перепончатокрылых из семейств ихневмонид (Ichneumonidae), браконид (Braconidae), хальцид (Chalcididae) и проктотрупид (Proctotrupidae), а также среди нематод из семейств Mermitidae и Thelastomatidae.

Список тахин, паразитирующих на личинках долгоножек, дан в табл. 21.

Чаще всего из них встречается *Siphona geniculata* Deg. (Alma, 1976), широко распространенный в большей части Европы, включая европейскую территорию СССР. Эта тахина, биология которой в общих чертах прослежена Ренни и Скутерлендом (Rennie, 1912; Rennie, Scutherland, 1920), заражает личинок вредной и ряда других видов долгоножек, преимущественно умеренно мезофильных и гигрофильных. В средней полосе Европы она летает и откладывает яйца в мае. Вскоре из яиц отрождаются личинки, которые заканчивают развитие примерно за 1.5 месяца и в июле окукливаются. Перед окукливанием они уходят из тела хозяина в почву. К концу июля появляется второе поколение паразита, личинки которого зимуют в хозяине и превращаются в куколок только следующей весной. В начале их развития личинки поедают жировое тело, а к концу его и жизненно важные органы хозяина, который перед выходом паразита наружу погибает.

Так же широко распространена в Европе, но встречается несколько реже другая тахина из рода *Siphona* Mg. — *S. cristata* F., известная главным образом как паразит личинок *Tipula maxima* Poda, живущих в мокрой затененной земле и в воде. Заражение их яйцами тахины происходит через дыхальца в тот момент, когда личинка выдвигает стигмальное поле на поверхность воды для дыхания (Roubaud, 1906). Тело молодых личинок паразита, размеры которых не превышают 1 мм, несколько удлиненное, желтоватое или оранжевое. В этой фазе паразит целиком заключен в своеобразную перепончатую, но достаточно плотную цисту, которая соединена с одним из основных продольных стволов трахей хозяина посредством своего рода воздушного шланга — полого склеротизованного стебелька, открывающегося внутрь трахеи. Перед окукливанием личинка освобождается от этого приспособления, продыривливает кожу хозяина и, покинув его, зарывается в землю. Обычно это происходит, когда хозяин выходит для окукливания из воды на сушу. Фаза куколки длится около 3 недель, после чего вылетают тахины нового поколения. По Зориной (1955), *S. cristata* F. заражает также личинок *Tipula luteipennis* Mg.

Эшерих (Escherich, 1942) противопоставляет *S. cristata* F. и *S. geniculata* Deg., считая первый вид специализированным паразитом гело-, а второй — геобионтных личинок долгоножек. Для такого противопоставления нет достаточных оснований, так как среди хозяев *S. cristata* F. имеются не только гело-, но и такие типично геобионтные долгоножки, как *Tipula paludosa* Mg., а *S. ge-*

¹¹ Проф. Н. А. Теленга считал, что это какой-то ваездник из сем. Ichneumonidae.

Таблица 21
Тахины — паразиты долгоножек

Паразит	Хозяин	Источник
<i>Siphona geniculata</i> Deg.	<i>Tipula subnodicornis</i> Ztt. <i>T. montium</i> Egg. <i>T. lateralis</i> Mg. <i>T. solstitialis</i> Westh. <i>T. maxima</i> Poda	Coulson, 1962 Coulson, 1962 Chiswell, 1956 Ориг. данные Balachowsky, Mesnil, 1936; Audcent, 1942 Chiswell, 1956 Chiswell, 1956
	<i>T. fulvipennis</i> Deg. <i>T. vittata</i> Mg. <i>T. oleracea</i> L.	Rennie, Scutherland, 1920; Balachowsky, Mesnil, 1935; Audcent, 1942; Maercks, 1953a; Hartig, 1960 Rennie, Scutherland, 1920; Balachowsky, Mesnil, 1936; Кипенварлиц, 1939, 1961; Audcent, 1942; Maercks, 1943a, 1953a; Hartig, 1960 Maercks, 1943a
<i>Siphona cristata</i> F.	<i>T. czizeki</i> de Jong <i>T. luteipennis</i> Mg. <i>T. maxima</i> Poda	Зорина, 1955 Roubaud, 1906; Baer, 1920; Couthbertson, 1927a; Audcent, 1942; Maercks, 1953a; Chiswell, 1956
	<i>T. paludosa</i> Mg.	Кипенварлиц, 1939, 1961; Зорина, 1955 Baer, 1920 Roubaud, 1906
<i>Admontia amica</i> Mg.	<i>Tipula</i> sp. <i>T. paludosa</i> Mg.	Dingler, 1924
<i>Admontia blanda</i> Fall.	<i>T. lateralis</i> Mg. <i>T. nubeculosa</i> Mg. <i>Nephrotoma pratensis</i> Mg.	Dingler, 1924; Hartig, 1960 Hartig, 1960; Mesnil, 1961
<i>Admontia pergandei</i> Coq.	<i>Tipula cunctans</i> Say (= <i>infus-cata</i> Lw.)	Hyslop, 1910; Bodenheimer, 1932
<i>Trichoparia grandi</i> Ztt. <i>Trichoparia decorata</i> Ztt.	<i>Tipula</i> sp. <i>T. irrorata</i> Mcq.	Hartig, 1960 Hartig, 1960
	<i>Dictenidia bimaculata</i> L. <i>Tipula hortulana</i> Mg. <i>T. irrorata</i> Mcq. <i>T. lunata</i> L. <i>Dictenidia bimaculata</i> L. <i>Ctenophora pectinicornis</i> L.	Hartig, 1960 Chiswell, 1956 Mesnil, 1961 Chiswell, 1956 Audcent, 1942; Mesnil, 1961 Baer, 1920; Audcent, 1942; Escherich, 1942; Hartig, 1960
<i>Trichoparia maculisquama</i> Ztt.	<i>Tanyptera atrata</i> L. <i>Ctenophora pectinicornis</i> L.	Baer, 1930; Audcent, 1942; Hartig, 1960 Mesnil, 1961
	<i>Tanyptera atrata</i> L. <i>Tipula</i> sp.	Mesnil, 1961 Alexander, 1920a
<i>Sturmia tipulensis</i> Tot. (nomen nudum)	<i>Tipula</i> sp.	

niculata Deg. заражает, наряду с геобионтными формами, также такого типичного гелобионта, как *Tipula maxima* Poda.

Как паразиты почвообитающих долгоножек характерны тахины из рода *Admontia* В. В., зарегистрированные в Европе на личинках *Tipula nubeculosa* Mg. и *Tipula* sp., а в США — на личинках *T. cunctans* Say. В Европе долгоножек заражают *A. amica* Mg. и *A. blanda* Fall., в Сев. Америке — *A. pergandei* Coq. Биология их неизвестна.

В ксилобионтных личинках долгоножек из подсем. Ctenophorinae паразитируют тахины *Trichoparia seria* Mg. и *T. maculisquama* Ztt., которые, однако, не мо-

гут считаться специфичными только для ктенофорин, так как заражают, по Чизуэллу (Chiswell, 1956), также и более мезофильных почвообитающих личинок из рода *Tipula*.

В СССР в качестве паразитов вредных видов долгоножек (*Tipula paludosa* Mg., *T. oleracea* L., *T. czizeki* de Jong) пока отмечены лишь виды рода *Siphona* Mg. (Силантьев, 1931; Зорина, 1955).

Из форирид эндопаразитами долгоножек являются *Aphiochaeta brevicostalis* Wood, выведенный Эдвардсом (Edwards, 1929) в Англии из личинок *Tipula* sp., и *Megaselia rufipes* Mg., выведенный в ФРГ Мерксом (Maercks, 1953a) из воспитавшихся в лаборатории личинок *Tipula paludosa* Mg. Паразитизм форирид рода *Megaselia* Rond. в личинках долгоножек *Tipula* sp. наблюдался также в Нидерландах (Schmitz, 1938). Мегазелией, по-видимому, заражаются предпочтительно личинки старшего (IV) возраста, в связи с чем развитие паразита часто затягивается до окукливания и даже до отрождения имагинальной фазы хозяина (Schmitz, 1956). Паразитизм форирид на долгоножках, очевидно, факультативен или даже случаен, так как основной тип питания представителей сем. Phoridae не зоо-, а сапрофагия.

Видовой состав эндопаразитов личинок долгоножек из числа перепончатокрылых еще недостаточно выяснен, так как встречаются они гораздо реже и тахин, и форирид. Ссылаясь на Александра, Кутбертсон (Cuthbertson, 1927) сообщает, что во Флориде (США) были обнаружены ближе не определенные ихневмониды, паразитирующие в личинках долгоножек. Летом 1958 г. в окр. Киева на пойменных торфяниках р. Бучанки, освоенных под сельскохозяйственное использование, наблюдалось заражение взрослых личинок *Nephrotoma scalaris* Mg. довольно крупным наездником *Lampronota melancholica* var. *caliginosa* Gr.¹² паразитирующим обычно на гусеницах различных чешуекрылых (Савченко, 1959). Личинки наездника окукливались в почве; перед выходом их наружу хозяин погибал. Интересно, что личинок осенней долгоножки *Tipula czizeki* de Jong, которые в массе встречались на тех же полях, этот наездник не заражал. Ни до, ни после указанного случая в личинках *N. scalaris* Mg. он больше не обнаруживался.

К числу наездников, паразитирующих в личинках *T. oleracea* L., Рудов (Rudow, 1915) относит 15 видов хальцид и проктотрурид: *Pteromalus citrinus* Rbg., *P. diadema* Rbg., *P. muscarum* Ns., *P. semiclavatus* Rbg., *Torymus difficilis* Ns., *T. pumilis* Rbg., *Chrysolampus aeneicornis* Rbg., *C. scapularia* Rbg., *Entedon geniculatus* Htg., *Eurytoma aciculatum* Rbg., *Goniocerus capitatus* Rbg., *G. erythrophthalmus* Rbg., *Hadroceras unispinosus* Rbg., *Platygaster niger* Nlk., *P. cecidimyiae* Rbg., *P. nigripes* Rbg., и *Halticella pusilla* F. Так как ни один из них повторно на долгоножках зарегистрирован не был, эти данные должны быть взяты под сомнение (Bodenheimer, 1923). По Александру (Alexander, 1920a), это же касается и данных Гловера (Glover, 1874) о паразитировании на личинках долгоножек проктотруриды *Disparia* sp.

Внутренними паразитами личинок долгоножек следует считать и наездников, которые отрождаются из куколок, но развитие проходят в основном в личинках, не вызывая их гибели и не препятствуя им нормально окуклиться. Примерами их служат неарктические ихневмон *Mesoleptus* sp., браконид *Macrocentrus reticulatus* Muesebeck и мелкий хальцид *Tetrastichus* sp., численность которого в одной зараженной им куколке *Oropeza* sp. нередко достигает 12 экземпляров (Byers, 1964).

Нематод можно рассматривать в качестве эндопаразитов личинок долгоножек условно, так как взаимоотношения их с хозяином в большинстве случаев еще совершенно не ясны. Определенно отрицательное влияние на хозяина, жизнеспособность которого резко снижается, оказывают, по-видимому, лишь

Agatomermis tipulae Rennie (1925) из семейства Mermitidae, обнаруженная Ренни в личинках *Tipula oleracea* L. Последние в результате заражения этой нематодой обычно перед окукливанием погибают. Нематоды неустановленной систематической принадлежности, найденные Чизуэллом (Chiswell, 1956) вместе с пищей с внутренней стороны перитрофических оболочек в кишечнике личинок *T. paludosa* Mg., *T. maxima* Poda и *T. fulvipennis* Deg., заметно не вредят хозяину, являясь, возможно, не паразитами, а его комменсалами сапрозойного типа. К числу безвредных комменсалов должны быть, по-видимому, отнесены и нематоды из сем. Thelastomatidae, которые отрождаются в задней части средней кишки хозяина, а далее переходят в заднюю кишку, где и продолжают развитие, концентрируясь в основном в слепом отростке и питаясь заполняющими его каловыми массами. На фазе куколки происходит самоочищение хозяина от паразита (Baylis, 1946; Leibersperger, 1960; Stammer, 1962).

До настоящего времени в Европе зарегистрировано 2 вида теластомид, обнаруженных у личинок 14 видов долгоножек:

Нематода	Хозяин
<i>Cephalobellus brevicaudatus</i> Leidy	<i>Tipula luteipennis</i> Mg., <i>T. fulvipennis</i> Deg., <i>T. maxima</i> Poda, <i>T. oleracea</i> L., <i>T. unca</i> Wied., <i>T. nubeculosa</i> Mg., <i>T. peliostigma</i> Schum., <i>Dictenidia bimaculata</i> L.
<i>Cephalobellus tipulae tipulae</i> Leibersp.	<i>Tipula luteipennis</i> Mg., <i>T. cinereocincta</i> Lund., <i>T. irrorata</i> Mcq., <i>T. pabulina</i> Mg., <i>T. scripta</i> Mg., <i>T. nubeculosa</i> Mg., <i>T. rubripes</i> Schum., <i>T. fascipennis</i> Mg., <i>Dictenidia bimaculata</i> L.

Внутренними паразитами куколок долгоножек являются уже упомянутая выше форида *Megaselia rufipes* Mg., заражающая *Tipula paludosa* Mg. во всех фазах развития, кроме яйца, и, по Александру (Alexander, 1920a), предположительно также одна неарктическая *Phaonia* sp. (сем. Anthomyiidae). Паразитизм последней в куколках долгоножек нуждается в проверке; не исключено, что она окажется не паразитом, а хищником.

Если не считать практически безвредных организмов (нематод и др.), зараженность которыми иногда достигает 50 и даже 83—100% (Leibersperger, 1960), то интенсивность заражения долгоножек внутренними паразитами лишь редко бывает очень высокой. Она не превышает 34—40% в случаях паразитизма тахины *Siphona geniculata* Deg. на личинках *Tipula paludosa* Mg., *T. oleracea* L. и *T. czizeki* de Jong (Maercks, 1943a, 1953a) и 19.3% при паразитизме наездника *Lampronota melancholica* v. *calicina* G. на личинках *Nephrotoma scalaris* Mg. (Савченко, 1959); обычно же колеблется в пределах нескольких процентов, нередко снижаясь практически до нуля.

Наиболее высокого уровня заражение тахинами вредных долгоножек достигает лишь при депрессивном состоянии последних (Maercks, 1943a) или не раньше, чем на второй-третий год после начала их очередного массового размножения (Силантьев, 1931), когда в популяциях хозяина уже начинают накапливаться предпосылки к предстоящему резкому ослаблению его биологического потенциала. То же самое наблюдается и у ихневмонид.

Между степенью заражения личинок долгоножек внутренними паразитами и численностью последних в природе по большей части нет прямой пропорциональности. Так, по наблюдениям Коулсона (Coulson, 1962) в горных районах Англии, несмотря на высокую численность тахины *Siphona geniculata* Deg., зараженность ею личинок долгоножки *Tipula subnodicornis* Ztt. обычно составляет всего 0.5%; то же наблюдается и у *T. paludosa* Mg. В связи с этим Коулсон высказывает интересное и теоретически важное положение, что личинки *T. subnodicornis* Ztt. не являются основными хозяевами паразитирующих на них тахин; оно может быть, по-видимому, распространено и на личинок других видов долгоножек.

¹² Определение проф. Н. А. Теленги.

С этой точки зрения новое освещение получает вопрос о причинах малочисленности эндопаразитов и их ограниченной роли в динамике численности долгоножек. Для развивающихся в них паразитических насекомых долгоножки служат, очевидно, лишь дополнительными факультативными хозяевами, на которых паразиты переходят иногда, скорее всего при временном недостатке или отсутствии в соответствующих биоценозах их основных хозяев — в основном гусениц различных чешуекрылых насекомых. По Эшериху (Escherich, 1942), такая вынужденная смена хозяев, ведущая к расширению их круга, характерна для паразитов, эволюция кормовых связей которых идет в направлении роста полифагии.

О наружных паразитах долгоножек известно крайне мало. Кипенварлиц (1939, 1961) упоминает нематод из семейства Rhabditidae, которых она нашла в Белорусской ССР в конце августа 1938 года на погибших личинках *Tipula paludosa* — по 5—6 особей на каждой. Эти нематоды живут и размножаются на коже личинок, количество их увеличивается за несколько дней в 430 и более раз, в их популяциях одновременно имеются и яйца, и личинки, и взрослые. Сделанные Кипенварлиц попытки заразить нематодой живых личинок *T. paludosa*, взятых из природы, не увенчались успехом. Кажется более вероятным, что эта нематода (как и большинство видов сем. Rhabditidae) является не паразитической, а сапрозойной формой (Штейнхауз, 1952), поселяющейся на личинках долгоножек только после их гибели и питающейся не живыми тканями, а продуктами их распада.

На взрослых долгоножках могут паразитировать различные виды краснотелковых (сем. Trombiidae) и водяных клещей (подсем. Thyasinae). Как те, так и другие нападают предпочтительно на гелобионтных долгоножек, живущих на заболоченных участках древесных насаждений, но иногда ими заражаются также мезофильные гео- и даже ксилобионтные виды.

Наиболее обычным хозяином краснотелковых клещей является *Tipula luna* Westh. На одну особь этого вида нередко приходится до 20 личинок клеща *Johnstoniana* sp., концентрирующихся главным образом на грудном отделе хозяина (Smith, 1955e), иногда также на брюшке, реже на проксимальных частях ног; голова и крылья, по-видимому, никогда не заражаются. Кроме *Johnstoniana* sp., на видах рода *Tipula* L. нередко паразитирует краснотелковый клещ *Rohaultia biungulum* Oud.

Список видов долгоножек, на которых зарегистрировано паразитирование водяных клещей, приводится в табл. 22.

Как заражаются долгоножки краснотелковыми клещами, не установлено. Возможных путей заражения два: либо личинки клещей, бегающие после отрождения по поверхности водоемов, прикрепляются к телу долгоножек, когда

Таблица 22
Водяные клещи — паразиты долгоножек

Паразит	Хозяин	Источник
<i>Thyas pachystoma</i> Коём.	<i>Tipula lunata</i> Westh. <i>T. fascipennis</i> Mg. <i>T. maxima</i> Poda <i>T. marginalis</i> Mg. <i>T. unca</i> Wied. <i>T. lateralis</i> Mg.	Münchberg, 1937
<i>Thyas barbiger</i> (Viets.) <i>Thyas cancellata</i> (Protz.)	<i>Nephrotoma scurra</i> Mg. <i>Nigrotipula nigra</i> L. <i>Dicentidia bimaculata</i> L.	Münchberg, 1956 Münchberg, 1935, 1937
<i>Thyas</i> sp. (<i>Plongirostris</i> Piers.) <i>Diplonotus</i> sp. <i>Hydracarina</i> (incertae sedis)	<i>Tipula paludosa</i> Mg. Tipulidae (incertae sedis) Tipulidae (incertae sedis)	Barnes, 1924 Dugés, 1934 Spandel, 1926

последние пролетают у самой воды; либо, выползая на влажную прибрежную растительность, прикрепляются к ним, когда они садятся на растения для отдыха (Münchberg, 1937).

В Сев. Америке как наружные паразиты взрослых долгоножек отмечены также клещи из семейства Stigmeidae (род *Ledermulleria* Oud.) и Erythraeidae, которые часто заражают, например, долгоножек рода *Oropeza* Needh. (Byers, 1961). Наличие на последних 8—10 клещей в среднем на одну особь — обычное явление, в одном же случае обнаружено на *O. venosa* Johns. 98 клещей.

К телу хозяина клещи прикрепляются анальной нитью. Александр (Alexander, 1920a) считает, что они при этом не причиняют хозяину вреда, используя его лишь в целях распространения. При сильном заражении краснотелковыми клещами полет долгоножек становится, однако, затрудненным, а сами они обнаруживают явные признаки истощения, что может приводить к их преждевременной гибели. Заражение водяными клещами может обусловить и снижение плодовитости хозяина (Münchberg, 1937).

Хищники

Сравнительно малоподвижные долгоножки, не имеющие специальных приспособлений для активной защиты, во всех фазах развития являются легкой и привлекательной добычей для хищных животных. На крупных, богатых жировым телом личинок и куколок долгоножек нападают многие хищные насекомые, земноводные, пресмыкающиеся, насекомоядные птицы, мелкие млекопитающие, а также некоторые рыбы; взрослые долгоножки чаще всего подвергаются нападению паукообразных, хищных насекомых и птиц.

Паукообразные. У многих долгоножек замечена склонность садиться для отдыха на паутину крупных видов пауков, в которой они запутываются (Alexander, 1920a; Byers, 1961). Например, *Tipula paludosa* Mg. и другие вредные виды группы «oleraceae» нередко попадают в паутину пауков-крестовиков из рода *Araneus* (сем. Argyropidae). По наблюдениям Зельке (Sellke, 1936), паук в таких случаях сначала дополнительно оплетает жертву, затем удаляет ее из паутины, в которой остается большая дыра, уносит в сторону и высасывает. Иногда жертва (*T. lateralis* Mg., *T. helvola* Lw., *T. peliostigma* Schum. и др.) высасывается пауком непосредственно в паутине, в которой надолго сохраняются остатки тела комара.

В Японии взрослые особи большой рисовой долгоножки *Tipula aino* Al. часто подвергаются нападению паука *Nephila clavata* L. (Masaki, 1959).

В Сев. Америке как враги взрослых долгоножек отмечены пауки из семейств Lycosidae, Salticidae и Agelenidae (Bilsing, 1920), представленных рядом видов и в фауне СССР. Байерс (Byers, 1961) наблюдал неарктические виды *Oropeza*, поедаемых пауками из родов *Dolomedes* Latr. (сем. Pisauridae), *Philodromus* Walk. (сем. Thomisidae), *Uloborus* Latr. (сем. Uloboridae) и др., а Александр (Alexander, 1920a) наблюдал поедание неарктической долгоножки *Tipula angustipennis* Lw. пауком *Xysticus ferox* Htz. (сем. Thomisidae). В Англии на взрослых долгоножек иногда нападают *Pisaura mirabilis* Clerck и *Dolomedes fimbriatus* Clerck. Гибель комаров при этом, однако, незначительна, в связи с чем и численность их существенно не уменьшается (Freeman, 1964).

Дель Гверчио (Del Guercio, 1914) и Боденгеймер (Bodenheimer, 1923a) считают, что из всех хищных членистоногих пауки — самые опасные враги взрослых капустной и других вредных видов долгоножек, чего до сих пор, к сожалению, недоучитывает практика.

Насекомые. В классе насекомых враги долгоножек имеются среди стрекоз, скорпионовых мух, жесткокрылых, перепончатокрылых и двукрылых. Стрекозы ловят взрослых долгоножек на лету, хватая их сначала ногами, а затем верхними челюстями. Фридолин (1936) наблюдал в Хибинах стрекозую коромысло из рода *Aeschna* F. с крупной *Tipula* sp. (очевидно, *T. rubripes*

Schum. или *T. excisa* Schum. — *E. C.*) во рту. В Японии стрекоза *Gomphus melampus* Selys активно охотится за взрослыми особями долгоножки *T. aino* Al. (Masaki, 1959). В Сев. Америке Александером (1920a) зарегистрировано поедание стрекозами из рода *Gomphus* Leach взрослых особей *T. bicornis* Forbes. Нападать на долгоножек могут, по-видимому, и стрекозы из родов *Pyrphosoma* Charp. и *Agrion* L., известные в настоящее время как враги лимонийд (Cuthbertson, 1927). Личинок долгоножек иногда поедают нимфы стрекоз из рода *Anax* Leach (Needham, Hart, 1901).

Из скорпионниц опасным врагом взрослых долгоножек является крупный *Bittacus tipularius* L., встречающийся на юге европейской территории СССР. Жертвами его чаще всего становятся различные *Lunatipula* и *Nephrotoma*, летающие примерно в одни сроки с ним. Биттакус хватает жертву сначала длинными задними, а затем и средними ногами. Зацепившись за стебель или веточки растения передними ногами, он подносит комара к голове и погружает в него удлиненный хоботок сначала в области шеи, а затем последовательно между отдельными сегментами ее брюшка (рис. 101). По Байерсу (Byers, 1961), в Сев. Америке на долгоножек предположительно нападают также личинки *Bittacus apicalis* Hag., поедающие во мху ослабленных от разных причин и погибающих куколок *Oropeza*.

Среди жесткокрылых враги долгоножек, поедающие их личинок, имеются в семействах жуужелиц (*Carabidae*), стафилинов (*Staphylinidae*), мягкотелок (*Cantharididae*) и щелкунов (*Elateridae*). Жуужелицы хищничают за счет долгоножек как в личиночной, так и в имагинальной фазе, а стафилины и мягкотелки, — по-видимому, только в личиночной (Maercks, 1953a). Из жуужелиц в качестве основных врагов долгоножек зарегистрированы виды родов *Pterostichus* Bon., *Platynus* Bon. и *Harpalus* Latr., которые, например, в Неарктике нападают не только на личинок, но и на взрослых долгоножек, сидящих на земле (Webster, 1893b; Hyslop, 1910). Иногда за долгоножками охотятся и крупные жуужелицы из рода *Carabus* L., в восточных Карпатах (Черногоры) автор не раз видел крупного *C. sylvestris transsylvanicus* Deg.¹³, поедающим *Tipula scripta* Mg. и другие виды лесных долгоножек. Щелкуны хищничают за счет долгоножек лишь в личиночной фазе. По Бриндлу (Brindle, 1960), на личинок *T. flavolineata* Mg. могут, например, нападать личинки широко распространенных в Европе щелкунов *Melanotus rufipes* Hbst. и *Denticollis linearis* L. В США нападению личинок щелкунов подвергаются личинки различных видов *Tipula* L., в частности *T. trivittata* Say (Alexander, 1920a), а также куколки *Oropeza* sp. (Byers, 1961).

Перепончатокрылые большого значения как враги долгоножек не имеют. За крупными видами *Tipula* sp. иногда охотятся общественные осы из рода *Vespa* L. (сем. *Vespidae*), что Фридолин (1936) наблюдал в Хибинах. Аллен (Allen, 1962) сообщает о случае нападения осы из рода *Pseudovespula* Schmid. (предположительно *P. vulgaris* L.) на самца капустной долгоножки *T. oleracea* L. Оса хватает комара, опускаясь почти вертикально вниз; при этом она, очевидно, жалит его, так как комар сейчас же становится неподвижным. Сначала она последовательно откусывает при самом основании крылья и ноги жертвы, затем так же торопливо, манипулируя челюстями и лапками, сгибает туловище жертвы вверх параллельно продольной оси своего собственного тела. Далее оса прокусывает тело комара, но не поедает его; возможно, что при этом она лишь высасывает из жертвы жидкую гемолимфу. В заключение процедуры хищник делает попытку выпрямить или, наоборот, скатать в ком тело комара, а потом бросает жертву. На всю процедуру нападения обычно затрачивается 7—8 минут.

Осы из семейств *Vespidae* и *Sphesidae* могут в массе сносить долгоножек в свои гнезда. По наблюдениям в Англии, этим занимается осенью оса *Pseudo-*

vespa germanica F., которая использует лишь грудной отдел жертвы, откусив у нее предварительно голову, крылья, ноги и брюшко (Cuthbertson, 1927).

Ссылаясь на наблюдения различных исследователей в Сев. Америке, Александер (Alexander, 1920a) указывает в числе хищников, нападающих на долгоножек, также муравьев, затаскивающих в свои гнезда куколок и взрослых насекомых. Личинки многих долгоножек могут, однако, сосуществовать с му-

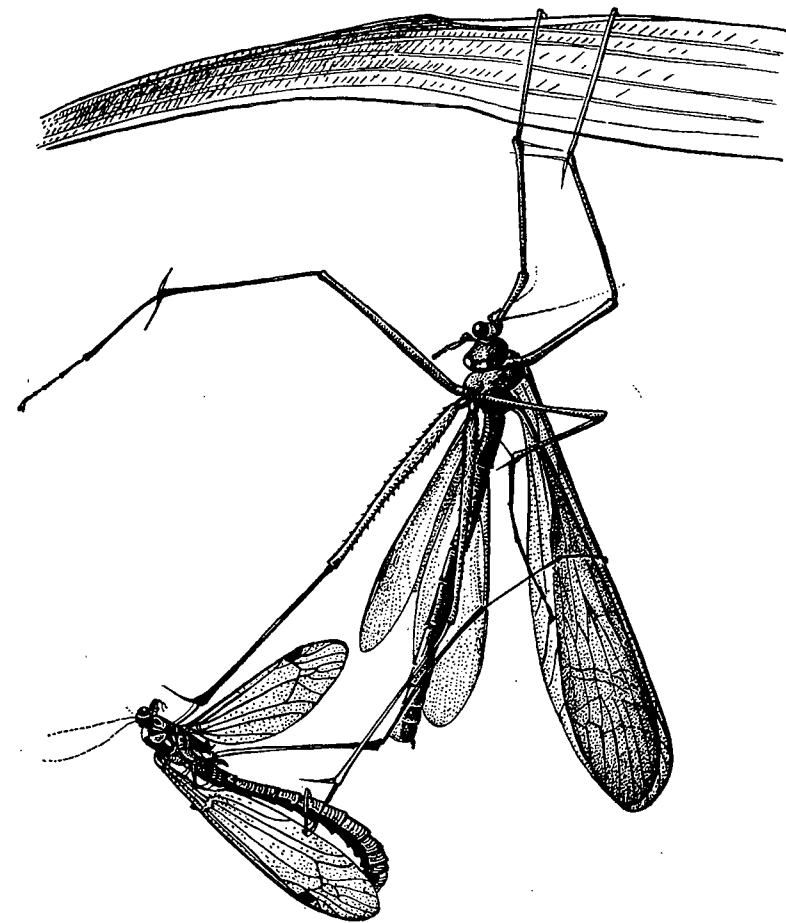


Рис. 101. Скорпионница *Bittacus* sp., поймавшая задними ногами долгоножку *Nephrotoma lindneri* Mnnhs.

равьями без вреда для себя. Автор этих строк наблюдал нормальное развитие в муравейниках личинок *Tipula irrorata* Mcq., *Dicthenidia bimaculata* L. и других видов семейства. Муравьи даже защищают последних от врагов.

Активными хищниками долгоножек являются двукрылые из семейств ктырей (*Asilidae*), толкунчиков (*Empidae*), мускарид (*Muscaridae*), рагионид (*Rhagionidae*) и слешней (*Tabanidae*). В Европе как враг полосатой долгоножки *Nephrotoma flavescens* L. отмечен, например, ктырь *Lasiopogon cinctus* F., как враг долгоножки *Tipula scripta* Mg. — ктырь *Neoitamus cyanurus* Lw., самки которого продолжают высасывать жертву даже при спаривании с самцом (Poulton, 1906), как враги капустной долгоножки — ктыри *Asilus crabroniformis* L. и *Philonicum albipes* Mg. (Longstaff, 1910); ктырь невыясненной видовой принадлежности нападает на долгоножку *T. lateralis* Mg. В горах Вост. Памира К. Б. Городков наблюдал нападение ктыря *Epitriptus solox* End.¹⁴ на *Nephro-*

¹³ Определение О. Л. Крыжановского.

¹⁴ Определение П. А. Лера.

toma pamirensis End. В Японии долгоножку *Tipula aino* Al. уничтожает ктырь *Promachus yesonicus* Big. (Masaki, 1959). На североамериканском континенте за счет видов рода *Tipula* L. хищничают ктыри из рода *Asilus* L., а за счет *Nephrotoma ferruginea* F. и других видов этого рода — также ктыри из рода *Proctacanthus* Meq. (Alexander, 1920a). Поймав долгоножку, ктырь высасывает ее гемолимфу через ранку в области шеи или в месте сочленения груди с брюшком.

Очень часто нападают на взрослых долгоножек мухи-толкунчики из рода *Empis* L., в частности *E. borealis* L. (Howlett, 1907), *E. livida* L. (Kirby, 1892) и *E. tessellata* F., в число жертв которого входят, например, *Tipula paludosa* Mg. и *T. luna* Westh. (Poulton, 1906). Подобно ктырям, толкунчики не прекращают высасывания своих жертв даже во время спаривания.

Специфическим врагом долгоножки *T. aino* Al. в Вост. Азии является хищная муха *Eggizoneura formosa* Wied. из сем. Muscaridae (Masaki, 1969).

В отличие от ктырей, толкунчиков и мускарид, хищничающих за счет взрослых долгоножек, рагиониды нападают на их личинок. По наблюдениям на сильно зараженных личинками долгоножек посевах овса в Англии, опасным врагом *T. oleracea* L. могут быть личинки широко распространенного *Rhagio* (= *Lepitis*) *scolopaceus* L. (Cuthbertson, 1927a).

На личинок долгоножек, живущих в подушках мхов и печеночников, иногда нападают личинки слешней. Случай нападения личинки какого-то мелкого вида *Tabanus* L. на личинок неарктических *Oropeza* sp. упоминается, например, Байерсом (Byers, 1964).

Для полноты списка хищных насекомых — врагов долгоножек следует еще упомянуть мелкую муциду *Melanochelia riparia* Fall., личинки которой, живущие на поверхности постоянно увлажняемых проточной водой камней, могут поедать молодых личинок *Tipula lateralis* Mg. (Vaillant, 1956).

В числе хищников долгоножек Меркс (Maercks, 1953a) приводит также мух из семейства Scatophagidae. Автору случаи нападения последних на типулид неизвестны, а Александр (Alexander, 1920a) обоснованно ограничивает круг их жертв более мелкими видами семейства лимонид.

Несмотря на их разнообразие и широкое распространение в природе, хищные насекомые играют в динамике численности долгоножек второстепенную роль и, очевидно, не способны предупреждать или прекращать массовые размножения вредных видов семейства.

Рыбы как враги долгоножек имеют лишь ограниченное значение. Их личинками чаще других рыб питаются окуневые (сем. Percidae) и в частности обыкновенный окунь *Perca fluviatilis* L. (Levander, 1909). Иногда личинок поедают и осетровые рыбы. В желудке молодого сибирского осетра *Acipenser baeri* Brandt, пойманного 9 июля 1960 года на песчаном мелководье в устье реки Агоны (Таймыр), была обнаружена крупная личинка какого-то вида *Tipula* L. из подрода *Arctotipula* Al. (Чернов, 1975). В Сев. Америке в числе врагов личинок долгоножек зарегистрирован *Notropis atherinoides* Apr. (Forbes, 1888). В желудках таких распространенных и обычных рыб, как бычки (сем. Gobiidae), камбала (сем. Pleuronectidae) и пескари (сем. Cyprinidae), личинки долгоножек не были обнаружены (Needham, 1908); то же касается и форели (Needham, 1903). Александр (Alexander, 1919) объясняет это несовпадением условий обитания этих рыб, живущих преимущественно в более крупных и многоводных водоемах, с условиями существования гидробионтных личинок долгоножек, встречающихся обычно в мелких заболоченных водоемах.

Значительно чаще, чем личинки, в желудках различных рыб обнаруживаются остатки (крылья, ноги и др.) взрослых долгоножек. Последние поедаются рыбами, очевидно, в тех случаях, когда их сносит в воду ветром. Возможно, что добычей рыб становятся также те виды долгоножек, которые, летая над водоемами, часто касаются или почти касаются поверхности воды (многие *Yamatotipula*, некоторые Dolichopezinae и др.).

Земноводные могут нападать как на взрослых долгоножек, так и на их личинок. Взрослых долгоножек поедают, например, в УССР чесночница

Pelobatus fuscus Laur., зеленая жаба *Bufo viridis* Laur. и прудовая лягушка *Rana esculenta* L. (Пащенко, 1959), в Предкавказье — травяная лягушка *R. temporaria* L. и краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina* L. (Красавцев, 1935, 1939), в Армении — зеленая жаба (Папанян, 1949), в Чехословакии — краснобрюхая жерлянка (Лас, 1958) и прудовая лягушка (Лабанс, 1959), а на юге ФРГ, кроме того, и горный тритон *Triturus alpestris* Laur. (Kühlhorn, 1959). В Сев. Америке отмечены случаи нападения на взрослых долгоножек квакш из рода *Hyla* Laur. (Munz, 1928). Личинок долгоножек поедают в основном те же виды земноводных, что и взрослых особей, но реже.

Судя по зеленой лягушке, земноводные охотятся за долгоножками не столько в воде, сколько на суше, в связи с чем жертвами их часто становятся геоблонтные виды семейства, в том числе вредные *Tipula paludosa* Mg. и *T. oleracea* L. (Kühlhorn, 1959).

В европейской части СССР большого удельного веса в кормовом рационе земноводных долгоножки не имеют. Обычно встречаемость их в желудках жаб и лягушек не превышает 0.2—3.5%, лишь редко достигая более высоких показателей (27—33%). Поэтому земноводные служат лишь второстепенными врагами долгоножек, едва ли оказывая существенное влияние на численность их популяций. Иначе, по-видимому, обстоит дело в Сев. Америке, где пища жаб часто на 27% состоит из личинок и взрослых особей крупных видов долгоножек (Munz, 1928).

Пресмыкающиеся нападают на долгоножек еще реже, чем земноводные. Как враг личинок долгоножек зарегистрирована лишь прыткая ящерица *Lacerta agilis exigua* Eichw., в желудках которой личинки обнаружены всего в 0.2% исследованных случаев (Красавцев, 1939).

Птицы. Как по видовому разнообразию, так и по интенсивности питания насекомоядные птицы занимают первое место среди врагов долгоножек. По подсчетам североамериканских исследователей (Hyslop, 1910; Alexander, 1920a), долгоножками может питаться более 100 видов птиц из 30 семейств. В СССР их уже зарегистрировано свыше 70 видов из 23 семейств (табл. 23), и это число не является предельным. В него не входят, например, семейства цаплевых (Ardeidae), козодоев (Caprimulgidae) и крапивников (Troglodytidae), многие виды которых, по зарубежным данным, охотно поедают долгоножек. Не учтены в нем также из семейства врановых (Corvidae) сорока (*Pica pica* L.) и сойка (*Garrulus glandarius* L.), а из семейства ласточковых (Hirundinidae) — обыкновенная ласточка (*Hirundo rustica* L.), питание которых долгоножками отмечено в Центр. Европе (Gasow, 1944). Наконец, потенциальными врагами долгоножек следует считать и голубиных (Columbidae), один из видов которых уничтожает в Австралии долгоножку *Habromastix cinerascens* Skuse.

За личинками долгоножек охотятся главным образом различные пастушковые, куликовые, бекасовые, гусевые, фазановые и некоторые воробьиные (врановые и скворцовые) птицы, добывающие себе корм в воде, почве и лесной подстилке. В средней полосе европейской территории СССР, как и во всей Европе, наиболее активные враги личинок долгоножек, извлекающие их из верхних слоев почвы — скворцы, грачи и вороны. На Крайнем Севере Советского Союза такую же роль играют бекасы и особенно кулики, для которых личинки долгоножек служат тут основными кормовыми ресурсами (Штакельберг, 1944, Чернов, 1962).

С какой интенсивностью птицы уничтожают личинок долгоножек, видно из того, что их количество в одном желудке нырковой утки-морянки может достигать 40 (Чернов, 1975), а у более крупного фазана даже 1684 особей (Pusted). Большое влияние на интенсивность питания птиц личинками долгоножек оказывает географический фактор. Так, в тундрах Якутской АССР личинки долгоножек обнаруживаются у турухтана практически в 100% исследованных желудков, а в УССР их встречаемость, по Кистяковскому (Кистяківські, 1957), не превышает 2%.

Таблица 23

Птицы, поедающие долгоножек на территории СССР¹

Вид	Поедаемая фаза и поедаемость
Отр. Куриные (Galliformes)	
Сем. Тетеревиные (Tetraonidae)	
Куропатка белая — <i>Lagopus lagopus</i> L.	в (е)
Рябчик — <i>Tetrastes bonasia</i> L.	в (е)
Сем. Фазановые (Phasianidae)	
Фазан обыкновенный <i>Phasianus colchicus</i> L.	л (м)
Отр. Пастушковые (Ralliformes)	
Сем. Пастушковые (Rallidae)	
Пастушок — <i>Rallus aquaticus</i> L.	л (з)
Отр. Ржанкообразные (Charadriiformes)	
Сем. Ржанковые (Charadriidae)	
Тулес — <i>Squatarola squatarola</i> L.	л (б), в (е)
Зуек-галстучник — <i>Charadrius hiaticulus</i> L.	л (з)
Хрустан — <i>Charadrius morinellus</i> L.	л (з)
Ржанка золотистая — <i>Charadrius apricarius</i> L.	л (б)
Чибис — <i>Vanellus vanellus</i> L.	л (е)
Сем. Бекасовые (Scolopacidae)	
Чернозобик — <i>Calidris alpina</i> L.	л (з)
Дутыш — <i>Calidris melanotos</i> Vieill.	л (м), в (е)
Песочник острохвостый — <i>Calidris acuminata</i> Horsf.	л (б)
Краснозобик — <i>Calidris testacea</i> Pall.	л (м), в (е)
Кулик-воробей — <i>Calidris minuta</i> Leisk.	л (м)
Турухтан — <i>Philomachus pugnax</i> L.	л (м)
Перевозчик — <i>Tringa hypoleucos</i> L.	л (е)
Черныш — <i>Tringa ochropus</i> L.	л (з)
Улит большой — <i>Tringa nebularia</i> Gunn.	л, в (з)
Плавунчик плосконосый — <i>Phalaropus fulicarius</i> L.	л (м)
Кроншнеп большой — <i>Numenius arquata</i> L.	л (з)
Вальдшнеп — <i>Scolopax rusticola</i> L.	л (з)
Дупель — <i>Capella media</i> Latr.	л (е)
Бекас — <i>Capella gallinago</i> L.	л (е), в (е)
Гаршнеп малый — <i>Lymnocyptes minima</i> Brün.	л (з)
Отр. Чайковые (Lariformes)	
Сем. Чайковые (Laridae)	
Чайка вилохвостая — <i>Xema sabini</i> Sab.	в
Чайка малая — <i>Larus minutus</i> Pall.	л (з)
Крячка черная — <i>Chelidonias nigra</i> L.	в (е)
Отр. Гусеобразные (Anseriformes)	
Сем. Утиные (Anatidae)	
Чирок-свистун — <i>Anas crecca</i> L.	л (е)
Морянка — <i>Clangula hyemalis</i> L.	л (м)
Гага стеллерова — <i>Somateria stelleri</i> Pall.	л (е)
Отр. Дятлообразные (Piciformes)	
Сем. Дятловые (Picidae)	
Желна — <i>Dryocopus martius</i> L.	л (е), в (е)
Большой пестрый дятел — <i>Dryobates major</i> L.	л (е), в (е)
Отр. Воробьиные (Passeriformes)	
Сем. Врановые (Corvidae)	
Ворона серая — <i>Corvus corone</i> L.	л (з)
Грач — <i>Corvus frugilegus</i> L.	л (з)
Галка — <i>Coloeus monedula</i> L.	л (з)
Кукша — <i>Cractes infaustus</i> L.	в (з)
Сем. Скворцовые (Sturnidae)	
Скворец — <i>Sturnus vulgaris</i> L.	л (з—м), в (з)
Сем. Иволговые (Oriolidae)	
Иволга — <i>Oriolus oriolus</i> L.	

Таблица 23 (продолжение)

Вид	Поедаемая фаза и поедаемость
Сем. Вьюрковые (Fringillidae)	
Щур — <i>Pinicola enucleator</i> L.	в
Зяблик — <i>Fringilla coelebs</i> L.	л (е), в (е)
Юрок — <i>Fringilla montifringilla</i> L.	л (е), в (е)
Овсянка садовая — <i>Emberiza hortulana</i> L.	л (е), в (е)
Овсянка-ремез — <i>Emberiza rustica</i> Pall.	(в) (е)
Овсянка-кропка — <i>Emberiza pusilla</i> Pall.	в
Овсянка камышевая — <i>Emberiza schoeniclus</i> L.	в
Овсянка обыкновенная — <i>Emberiza citrinella</i> L.	в (з)
Подорожник лапландский — <i>Calcarius lapponicus</i> L.	л, в
Пуночка — <i>Plectrophenax nivalis</i> L.	в
Сем. Трясогузковые (Motacillidae)	
Трясогузка белая — <i>Motacilla alba</i> L.	в
Трясогузка горная — <i>Motacilla cinerea</i> Tunst.	в
Трясогузка желтая — <i>Motacilla flava thunbergi</i> Billb.	в
Конек луговой — <i>Anthus pratensis</i> L.	л, в (м)
Сем. Пищуховые (Certhiidae)	
Пищуха — <i>Certhia familiaris</i> L.	в (е)
Сем. Поползневые (Sittidae)	
Поползень — <i>Sitta europea</i> L.	л (з)
Сем. Синицы (Paridae)	
Синица большая — <i>Parus major</i> L.	л (е)
Сем. Корольковые (Regulidae)	
Королек желтоголовый — <i>Regulus regulus</i> L.	в
Сем. Сорокопутовые (Laniidae)	
Сорокопут чернолобый — <i>Lanius minor</i> L.	л (е), в (е)
Жулан европейский — <i>Lanius cristatus collurio</i> L.	л (е)
Сем. Свиристелевые (Bombycillidae)	
Свиристель — <i>Bombycilla garrulus</i> L.	в
Сем. Мухоловковые (Muscicapidae)	
Мухоловка серая — <i>Muscicapa striata</i> Pall.	в
Мухоловка-пеструшка — <i>Muscicapa hypoleuca</i> Pall.	в (е)
Сем. Славковые (Sylviidae)	
Пеночка-весничка — <i>Phylloscopus trochilus acredula</i> L.	в (з)
Пеночка-пересмешка — <i>Hippolais icterina</i> Vieill.	в (з)
Пеночка-трешетка — <i>Phylloscopus sibilator</i> Becht.	в (з)
Камышевка болотная — <i>Acrocephalus palustris</i> Becht.	в
Сем. Дроздовые (Turdidae)	
Дрозд певчий — <i>Turdus musicus</i> L.	в (е)
Каменка-чекан — <i>Oenanthe oenanthe</i> L.	в (б)
Горихвостка обыкновенная — <i>Phoenicurus phoenicurus</i> L.	в (б)
Соловей — <i>Luscinia luscinia</i> L.	л (е)
Варакушка — <i>Luscinia svecica</i> L.	л, в
Отр. Кукушкообразные (Cuculiformes)	
Сем. Кукушковые (Cuculidae)	
Кукушка обыкновенная <i>Cuculus canorus</i> L.	в

Для птиц, по-видимому, одинаково привлекательны личинки всех видов долгоножек. Они уничтожают личинок не только наиболее распространенных видов рода *Tipula*, но также и видов *Prionocera* (Чернов, Успенский, 1962), *Nephrotoma* (Шварц, 1950) и *Stenophora* (Новиков, 1952а, 1952б). Куколками долгоножек питаются в основном те же виды птиц, что и личинками.

На взрослых долгоножек нападают преимущественно птицы из отряда воробьиных, в том числе различные трясогузки, мухоловки, славки и дрозды, которые ловят добычу на лету или склевывают ее с поверхности растений. Наибольшую активность при этом проявляют дрозд, полевой конек, некоторые пеночки и овсянки. В целом, однако, взрослые долгоножки страдают от птиц значительно меньше, чем их личинки и куколки.

Некоторые воробьиные не только сами поедают взрослых долгоножек, но и в большом количестве носят их птенцам в период выкармливания. Таковы, например, обыкновенный скворец, садовая и обыкновенная овсянки, пеночки

¹ Таблица составлена в основном по данным Гистяковского (1957), Мальчевского (1959), Нейфельд (1961), Новикова (1952а, 1952б), Таращук (1953), Формозова и др. (1950), Чернова и Успенского (1962), Шварца (1950). В ней указаны поедаемые фазы долгоножек (л — личинки, в — взрослые) и степень поедаемости; при наличии долгоножек в исследованных желудках не более чем в 10% случаев поедаемость охарактеризована как единичная (е), при 11–25% случаев — как значительная (з), при 26–50% случаев — как большая (б) и свыше 50% случаев — как массовая (м).

трещотка и весничка (Мальчевский, 1959), луговой конек (Coulson, 1962), садовая овсянка (Формозов, 1961) и белая трясогузка (Нейфельд, 1961).

Как правило, птицы уничтожают без разбора всех взрослых долгоножек, которых им удается поймать. Жертвами их в первую очередь становятся виды долгоножек, наиболее распространенные и многочисленные в районе гнездования. Например, в 5 желудках пеночки-пересмешки, добытых в 1955—57 годах М. Я. Ратушной в Беловежской Пуще (БССР), были обнаружены остатки *Tipula scripta* Mg. (1 ♂, 1 ♀), *T. lunata* L. (5 ♀), *T. fascipennis* Mg. (1 ♀) и *Nephrotoma pratensis* Mg. (1 ♂, 3 ♀), принадлежащих там к числу самых обычных долгоножек. Точно так же в желудках вилхвостой чайки с острова Врангеля чаще всего обнаруживаются характерные для местной фауны *Tipula carinifrons* Holm. и *T. glaucocinerea* Lund.

К числу птиц, уничтожающих в равной мере и личинок, и взрослых долгоножек, по Новикову (1952а), относятся варакушка, большой улит и луговой конек. В эту же группу должны быть, по-видимому, включены также тулес, отдельные виды выюров, чернолобый сорокопут и некоторые другие.

В тундре, для которой характерен крайне сжатый период активной летней жизни насекомых, у куликов наблюдается сезонная смена кормовых связей с различными фазами развития долгоножек. С прилета и до начала июля, пока на заболоченных участках тундры в почве преобладают личинки *Prionocera*, кулики уничтожают главным образом последних, а позже, примерно с 20 июля, когда начинается массовый вылет из куколок взрослых *Prionocera*, переходят на питание ими (Чернов, Успенский, 1962).

Даже при очень энергичном питании птиц долгоножками в популяциях последних, очевидно, не происходит больших количественных сдвигов. Характерен пример с луговым коньком, приведенный Коулсоном (Coulson, 1962). В Пеннинских горах (Англия) пища, которую эта птица приносит своим птенцам, в среднем на 75% состоит из взрослых особей долгоножки *Tipula subnodicornis* Ztt. Несмотря на многочисленность лугового конька, в результате его деятельности численность популяций *T. subnodicornis* Ztt. снижается менее чем на 1%.

Твердые части скелета взрослых долгоножек, в том числе придатки гипопигия самцов, обычно не перевариваются и хорошо сохраняются в птичьих желудках. Поэтому анализ их содержимого представляет интерес не только для выяснения кормовых связей птиц, но и как вспомогательный метод исследования фауны долгоножек и определения численного соотношения наиболее обычных видов.

М л е к о п и т а ю щ и е. Врагами долгоножек являются главным образом мелкие млекопитающие, в первую очередь кроты и землеройки, а отчасти и полевки. В европейской части СССР, в частности на Украине, наиболее энергично личинок долгоножек истребляет крот (*Talpa europea* L.). Личинки заглатываются им обычно целиком или самое большее перекусываются пополам и легко идентифицируются при анализе содержимого желудков. В полесских и лесостепных районах Украины в среднем на 1 желудок крота приходится 2,6 личинок долгоножек, причем они обнаруживаются в 9,4% случаев и составляют 3,1% от всей животной пищи, съеденной кротом (Ефименко, 1941). В лесных биотопах личинки долгоножек обнаруживаются в пище крота в общем чаще (10% случаев, 3,3% от всей массы пищи), чем на открытых возделанных площадях (5,4% случаев, 1,8% от всей массы пищи). Это объясняется, очевидно, большей заселенностью личинками долгоножек облесенных пространств по сравнению с открытыми. Большое значение крота как врага личинок долгоножек отмечается также зарубежными исследователями (White, 1914; Hauchecorne, 1927; Schaerffenberg, 1940) за исключением Захтлебена (Sachtleben, 1926). Уайт, находивший в среднем по 20 личинок долгоножек в одном желудке крота, считает их основной пищей этого животного в Англии. Такой же точки зрения придерживается Шерфенберг, находивший в Германии в отдельных желудках кротов до 17 личинок долгоножек.

Землеройки питаются личинками долгоножек, по-видимому, не менее интенсивно, чем крот. В УССР Межжерин (Межжерин, 1958) находил личинок долгоножек в желудках бурозубки обыкновенной *Sorex araneus* L. в 2,5—11,8% случаев; им отмечено также поедание землеройками яиц геобитонных долгоножек. По Эшериху (Escherich, 1914), в Германии в желудках того же вида землеройки находили до 17 личинок долгоножек.

Уничтожать почвообитающих личинок долгоножек могут и сони-ореховки, перерывающие в поисках корма лесную подстилку и верхний слой более легких глинисто-песчаных почв, а из более крупных млекопитающих — барсуки (Dingler, 1924). На основании косвенных соображений Александер (Alexander, 1919, 1920а) предполагает, что на островах Прибылова личинками долгоножек, живущими в тундре под подушками мхов, при недостатке или отсутствии другого корма питаются песцы. В умеренной полосе Евразии то же, очевидно, делают и дикие свиньи.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ

«Любой вид животного становится нам известным в ископаемом состоянии лишь тогда, когда он достигнет большой численности, станет массовым и распространенным».

(Ефремов, 1950).

Палеонтологические данные по долгоножкам крайне недостаточны и не удовлетворяют тем требованиям, которые предъявляют к ним систематика, филогения и хронология семейства.

За 200 с лишком лет, которые прошли со времени описания первых ископаемых долгоножек (Sendel, 1742), последние были обнаружены лишь в немногих районах Европы и Сев. Америки. По Вост. и Юго-Вост. Азии, игравших решающую роль в эволюции современной фауны Голарктики, палеонтологических данных нет. Отсутствуют они также из Африки, Южн. Америки и Австралии.

Во времени палеонтологическая летопись семейства характеризуется такой же бедностью, как и в пространстве. Подавляющее большинство ископаемых долгоножек известно из олигоцена и миоцена, ранний же палеоген и поздний неоген, в палеонтологическом аспекте заслуживающие особого внимания, остаются пока почти неизвестными.

В смысле сохранности и пригодности для исследования ископаемые долгоножки заставляют обычно желать лучшего. Целиком, почти недеформированными они сохранились на территории Европы, по-видимому, только в балтийском янтаре. Лишь по этим материалам могло быть исследовано строение гипопигия самцов ископаемых долгоножек (Alexander, 1931b), являющееся решающим при установлении границ видов и других низших таксонов.

В мергелях, известняках, шифере и других осадочных породах долгоножки обычно обнаруживаются лишь по отпечаткам крыльев, которые к тому же не всегда бывают достаточно четкими; жилкование же крыльев специфично преимущественно для высших (начиная от рода), но не для низших таксонов семейства, у которых оно весьма однообразно (Alexander, 1938с). Поэтому большинство видов ископаемых долгоножек, установленных на основании отпечатков крыльев, не может быть точно идентифицировано.

Общее количество описанных до сих пор ископаемых долгоножек превышает 125 видов;¹ по высказанным же выше соображениям, фактически их значительно

¹ Не считая личинок двух видов, описанных одна из нижнего олигоцена Баварии как *Tipula* sp. (Heyden, 1962), и вторая — из нижнего миоцена Сев. Америки как ? *Tipula wilmattae* Mel. et Cock. (Melandar, 1949).

Список ископаемых родов и видов долгоножек

Геохронология	Географическое происхождение	Название таксона		Источник	Примечания	
		род	вид			
Лейас (нижний) (верхний)	Англия (Strensham) То же (Dumbleton)	? <i>Tipula</i> ? <i>Tipula</i> ? <i>Tipula</i>	sp. sp. sp.	Brodie, 1873 Bucknapp, 1843 Murchison, 1845	2 вида попен pupum	
	—	Бавария (Solanhofen)	<i>Tipularia</i> ? <i>Tipulidae incertae sedis</i>	<i>teyleri</i> incertae sedis	Weyenbergh, 1869 Westwood, 1854	
—	—	—	—	Giebel, 1856		
Палеоцен Эоцен (верхний) Олигоцен (нижний)	Дания Прибалтика (балтийский ян- тарь)	<i>Tipula</i> <i>Macromastix</i>	<i>binoculata</i> <i>borghardti</i>	Henriksen, 1922 Meunier, 1917	По-видимому, абстракт- ный вид рода <i>Tipula</i>	
	То же	<i>Brachygrema</i>	<i>eocenica</i>	Meunier, 1906		
	»	<i>Tipula</i> <i>Tipula</i>	<i>brevirostris</i> <i>culiciformis</i>	Alexander, 1931b Loew, 1850		
	»	<i>Tipula</i>	<i>crassipes</i>	Loew, 1850 Meunier, 1899a		
	»	<i>Tipula</i>	<i>digitifera</i>	Alexander, 1931b		
	»	<i>Tipula</i>	<i>eucera</i>	Loew, 1850		
	»	<i>Tipula</i>	<i>falco</i>	Alexander, 1931b		
	»	<i>Tipula</i>	<i>graciosa</i>	Meunier, 1906		
	»	<i>Tipula</i>	<i>grandissima</i>	Alexander, 1931b		
	»	<i>Tipula</i>	<i>goliath</i>	Loew, 1850		
	»	<i>Tipula</i>	<i>handlirschiama</i>	Loew, 1850		
	»	<i>Tipula</i>	<i>longipalpis</i>	Alexander, 1931b Meunier, 1906		
	»	—	—	—	—	—
	»	—	—	—	—	—
»	»	<i>Tipula</i>	<i>major</i>	Alexander, 1931b		
	»	<i>Tipula</i>	<i>media</i>	Meunier, 1906		
	»	<i>Tipula</i> (<i>Electroti- pula</i>)	<i>pinetorum</i>	Alexander, 1931b Meunier, 1906		
	»	<i>Tipula</i>	<i>phoracantha</i>	Там же		
	»	<i>Tipula</i>	<i>presliana</i>	»		
	»	<i>Tipula</i>	<i>submedia</i>	»		
	»	<i>Tipula</i>	<i>spinistyla</i>	»		
	»	<i>Tipula</i>	<i>scudderiana</i>	»		
	»	<i>Tipula</i>	<i>terricola</i>	»		
	»	<i>Tipula</i>	sp.	Loew, 1850		
	»	? <i>Tipula</i>	<i>curvicornis</i>	Meunier, 1899a		
	»	? <i>Tipula</i>	<i>protogea</i>	Presl, 1822		
	»	? <i>Tipula</i>	<i>antiqua</i>	Там же		
	»	? <i>Tipula</i>	sp.	»		
	»	? <i>Tipula</i>	—	Schlotheim, 1820		
	»	<i>Neurotoma</i>	<i>cladopera</i>	DeFrance, 1822	Tipulidae incertae sedis	
	»	<i>Macromastix</i>	<i>guernetensis</i>	Klebs, 1889	То же	
	»	<i>Brachygrema</i>	—	Cockerell, Heines, 1921	»	
	»	<i>Holorusia</i>	<i>vasifera</i>	Cockerell, 1921b	»	
	»	<i>Tipula</i>	<i>acouti</i>	Cockerell, Haines, 1921	Описан первоначально как <i>Megistocera</i>	
	»	<i>Tipula</i>	<i>colarche</i> f. 1	Там же		
	»	<i>Tipula</i>	<i>colarche</i> f. 2	»		
	»	<i>Tipula</i>	sp.	Statz, 1934	3 вида (№№ 1—3)	
	»	<i>Tipula</i>	<i>maxima</i>	Statz, 1944		
	»	? <i>Stenophora</i>	<i>decheni</i>	Heyden, 1859		
	»	<i>Tipula</i>	<i>expretans</i>	Novak, 1878		
	»	<i>Tipula</i>	<i>angustata</i>	Там же		
	»	<i>Tipula</i>	<i>aemula</i>	Heer, 1849		
	»	<i>Tipula</i>	<i>heeriana</i>	Heer, 1849	= <i>lineata</i> Heer, 1849	
	»	<i>Tipula</i>	<i>maculipennis</i>	Cockerell, 1909		
	»	<i>Tipula</i>	<i>major</i>	Heer, 1849	Как <i>Rhipidia major</i> , (= <i>T. ungeri</i> Heer, 1849)	
	»	<i>Tipula</i>	<i>obtecta</i>	Unger, 1841		
	»	<i>Tipula</i>	<i>varia</i>	Giebel, 1856		
	»	<i>Tipula</i>	<i>varia</i>	Heer, 1849		
»	<i>Tipula</i>	<i>spectabilis</i>	Там же			
»	<i>Tipula</i>	<i>spectabilis</i>	Pongrácz, 1928			
»	<i>Tipula</i>	<i>spectabilis</i>	Zeuner, 1938			
»	ФРГ, Бибрих у Майнца (Нуг- тобиенкалк)	<i>Tipula</i>	Scudder, 1894	Как <i>Manapsis anomala</i>		
»	Флориссант, Колорадо	<i>Tipula</i>	Там же	Как <i>Tipulidea bilineata</i>		
»	То же	<i>Tipula</i>	»	»		
»	»	<i>Tipula</i>	»	»		

Геохронология	Географическое происхождение	Название таксона		Источники	Примечания
		род	вид		
Олигоцен (нижний)	Флориссант, Колорадо	<i>Tipula</i>	<i>consurpa</i>	Scudder, 1894	Как <i>Tipulidea consurpa</i>
То же	То же	<i>Tipula</i>	<i>evanifera</i>	Там же	Как <i>Rhadinobrochus ex-</i> <i>tinctus</i>
»	»	<i>Tipula</i>	<i>extinctus</i>	»	
»	»	<i>Tipula</i>	<i>florissanta</i>	»	
»	»	<i>Tipula</i>	<i>heilprini</i>	»	
»	»	<i>Tipula</i>	<i>lapillescens</i>	»	
»	»	<i>Tipula</i>	<i>lethaea</i>	»	
»	»	<i>Tipula</i>	<i>limi</i>	»	
»	»	<i>Tipula</i>	<i>maclurei</i>	»	
»	»	<i>Tipula</i>	<i>magnifica</i>	Cockerell, 1910	Как <i>Manapsis paludis</i>
»	»	<i>Tipula</i>	<i>needhami</i>	Scudder, 1894	
»	»	<i>Tipula</i>	<i>paludis</i>	Cockerell, 1917	
»	»	<i>Tipula</i>	<i>gardneri</i>	Cockerell, Haines, 1921	
»	»	<i>Tipula</i>	<i>hookey</i>	Cockerell, 1915	
» (?)	США (Green River, Wyoming)	<i>Tipula</i>	<i>limiformis</i>	Scudder, 1890	
Миоцен (нижний)	То же	<i>Tipula</i>	<i>sepulchri</i>	Там же	Личинка
То же	Бавария (Sieblos)	<i>Tipula</i>	<i>spoliata</i>	Heuden, 1862	
»	?»	<i>Tipula</i>	sp.	Helm, 1886	
»	?»	<i>Tipula</i>	sp.	Burmeister, 1832	
»	Италия, Чивава	<i>Tipula</i>	spp.	Osten-Sacken, 1869	
» (?)	США, Колорадо	? <i>Tipula</i>	<i>zigzoi</i>	Omboni, 1886	9 видов
Миоцен (средний)	Эльзас, Бруншлаг	<i>Tipula</i>	<i>tecta</i>	Scudder, 1890	Tipulidae incertae sedis
То же (?)	Франция, Прованс (Aix)	<i>Tipula</i>	sp.	Förster, 1889	То же
Миоцен (средний)	То же	<i>Tipula</i>	<i>bouati</i>	Meynier, 1915	2 вида (как Tipulidea)
»	»	<i>Tipula</i>	<i>cosmanni</i>	Там же	
»	»	<i>Tipula</i>	<i>grandis</i>	»	
»	Франция (Saunoisien du Haut-	<i>Tipula</i>	<i>infernalis</i>	Heer, 1864	
»	Rhin)	<i>Tipula</i>	sp.	Hope, 1847	
»	То же	? <i>Tipula</i>	<i>inflata</i>	Theobald, 1937	
»	»	? <i>Tipula</i>	<i>minima</i>	Там же	
»	»	? <i>Tipula</i>	sp.	»	2 вида
»	»	<i>Tipula</i>	<i>miegi</i>	»	conf. marioni
»	»	<i>Tipula</i>	sp.	»	
»	Франция, Прованс (Aix)	? <i>Nephrotoma</i>		Serres, 1829	
»	Франция (Ceresste)	<i>Tipula</i>		Theobald, 1937	
»	То же	<i>Tipula</i>		Там же	
»	Франция (Saunoisien, Gard)	<i>Tipula</i>	<i>marioni</i>	»	?= <i>bouati</i>

Геохронология	Географическое происхождение	Название таксона	Источники	Примечания
Миоцен (верхний)	То же	<i>Tipula</i>	»	?= <i>marioni</i>
Миоцен (нижний)	Ротг (Siebengebirge), шифер буроголовый	<i>Tipula</i>	»	
То же	Флориссант, Колорадо	<i>Tipula</i>	Statz, 1944	
»	»	<i>Tipula</i>	Scudder, 1894	Tipulidea reliquiae
»	»	<i>Tipula</i>	Там же	
»	»	<i>Tipula</i>	»	
»	»	<i>Tipula</i>	»	
»	»	<i>Tipula</i>	»	
»	»	? <i>Tipula</i>	Melander, 1949	Личинка
»	(меловые отложения)	<i>Tipula</i>	Alexander, 1938	
Миоцен (средний)	Старопольский край (Караганский мергель)	<i>Tipula</i>	Каспиев, 1939	
Миоцен (верхний)	Италия, Габбро	Tipulinae	Handlirsch, 1906—1908	2 вида
То же	ФРГ, Эзинген в Бадене	<i>Tipula</i>	Schöberlin, 1888	
»	Франция (Anvergue)	<i>Tipula</i>	Scudder, 1895	2 вида
Миоценоцен	Канада, озерные отложения	<i>Tipula</i>	Piton, 1934	
?	Четвертичный период	<i>Tipula</i>	Handlirsch, 1910	
Плейстоцен	Шотландия (Wigtonshire)	sp.	Bell, 1888	?= <i>Dicetia</i> Brul.
»	, копал	<i>fusca</i>	Bloch, 1776	Tipulidae incertae sedis

меньше. Если учесть, что объем семейства равен в настоящее время примерно 3200 видам, а в кайнозой, как полагает Гандлирш (Handlirsch, 1906—1908), был, по-видимому, значительно больше, то число обнаруженных до сих пор ископаемых видов следует считать крайне мизерным. Форсированные поиски и исследование их должно быть одной из важнейших очередных задач.

Хронологический обзор ископаемых видов долгоножек дан в табл. 24, которая составлена в основном по данным Гандлирша, дополненным более поздними исследованиями по 1959 г. включительно.

Первые указания на ископаемых долгоножек относятся к триасовому периоду. У Мурчисона (Murchison, 1845) изображено, например, крыло из нижнего лейаса Англии, принадлежащее предположительно *Tipula* sp. но похожее, по Скаддеру (Scudder, 1894), больше на крыло одного из ископаемых сетчатокрылых, обычного в лейасовых отложениях Британских островов.² Двух *Tipula* sp. из нижнего лейаса Англии (Strensham) упоминает также Броди (Brodie, 1873), который, однако, не дает ни описания, ни рисунков их. «*Notmen nudum*» является и *Tipula* sp., к которой Букмен относит ископаемое типулидообразное крыло из верхнего лейаса Англии (Dumbleton). Таким образом, достоверных данных о присутствии долгоножек в лейасе нет.

Нет их также для юрского и мелового периодов. Юрские долгоножки из мезо-

² Гандлирш считает, что это какой-то вид семейства Elcanidae (Handlirsch, 1906—1908).

войских отложений Англии, фигурирующие в работах Вествуда (Westwood, 1854) и Гибеля (Giebel, 1856), являются, по мнению такого авторитета в палеоэнтомологии, как Гандлирш (Handlirsch, 1906—1908), весьма сомнительными. Сомнительна и принадлежность к долгоножкам *Tipularia teyleri*, которого Вайенберг описал из юрских отложений Центр. Европы (Weyenbergh, 1869); на отпечатке крыла этого насекомого, найденного в литографских известняках мальма «(Solnhofen)», жилкование практически не различимо, строением же усиков, несущих характерные пучки щетинок, оно похоже не столько на типолоидных, сколько на самца какого-то вида Culicidae или Chironomidae (Hennig, 1954). *Tipuloidea rhaetica* и *T. affinis*, описанные по отпечаткам крыльев из ретических формаций Аргентины Виландом (Wieland, 1925), при более детальном исследовании оказались принадлежащими вообще не к двукрылым, а к Номотера (Tillyard, 1925).

Несмотря на отсутствие соответствующих палеонтологических материалов, наличие долгоножек в позднемезозойской фауне не вызывает сомнений. В пользу этого достаточно определенно говорят как зоогеографические соображения, так и палеоклиматические факты, в частности очень влажный климат мела, который должен был благоприятствовать быстрой эволюции и расцвету долгоножек.

Из палеоцена ископаемые долгоножки неизвестны.

Для верхнего эоцена указан один ископаемый вид рода *Tipula* L., описанный Генриксеном (Henriksen, 1922) из Дании под названием *T. binoculata* Henr.

Обильная и многообразная фауна долгоножек, которая могла быть лишь продуктом длительного и сложного процесса эволюции семейства в предшествовавшие геологические эпохи, обнаружена в нижнем олигоцене Европы. Особенно богат долгоножками балтийский янтарь (Schlotheim, 1820).

Обилие долгоножек в балтийском янтаре не следует расценивать как указание на то, что нижний олигоцен был временем наибольшего расцвета семейства. Очевидно, оно является лишь следствием особо благоприятных условий, которые янтарь обеспечил для сохранения захороненных в нем насекомых. Несмотря на то, что возраст янтара достигает примерно 30—40 млн, а по некоторым данным даже 50—60 млн лет, заключенные в нем долгоножки сохранились лучше, чем в каких-либо других геологических отложениях. Если в последних по большей части приходится иметь дело лишь с отпечатками крыльев, то в янтаре долгоножки заключены нередко целиком, что значительно расширяет возможности их исследования.

Как отметил еще Лёв (Loew, 1850), балтийский янтарь содержит чаще самцов, чем самок долгоножек. По Александру (Alexander, 1931b), это объясняется особенностями поведения полов у дендрофильных видов семейства, составлявших, по-видимому, ядро нижнеолигоценной фауны. В лесных биотопах, разыскивая менее подвижных самок, самцы долгоножек имеют обыкновение виться вниз и вверх близ комлевой части древесных стволов, время от времени приближаясь и прикасаясь к ним. Это значительно увеличивает вероятность их попадания в натеки смолы по сравнению с самками.

Всего в настоящее время из балтийского янтара описано около 30 видов долгоножек, принадлежащих к 3—4 родам. Это составляет примерно 24% от всего исследованного палеонтологического материала по долгоножкам. Основной вклад в изучение долгоножек янтара внесен Лёвом (Loew, 1850), Менье (Meunier, 1906 и др.) и особенно Александром (Alexander, 1931b).

В основной массе долгоножки из балтийского янтара принадлежат к современному роду *Tipula*, имеющему практически всеветное распространение (табл. 24). Однако многие из них описаны настолько недостаточно, что не могут получить надлежащей таксономической оценки. Таковы *Tipula antiqua*, *T. curvicornis* и *T. protogaea* (Presl, 1822), принадлежность которых к роду *Tipula* L. сомнительна. Неопознаваемы также *Tipula brevis*, *T. eucera* и *T. goliath* (Loew, 1850), типы которых не сохранились. Это же касается *T. crassipes*, *T. ciliiformis* и *T. terricola*, описанных Менье (Meunier, 1899b). Все перечисленные

названия следует считать «nomina dubia», только обременяющими литературу. Таковым останется и *Tipula grandissima* Meun. (Meunier, 1906), если не будет обнаружен и пересмотрен его тип.

Единственным источником, дающим полное и достоверное представление о долгоножках рода *Tipula* из балтийского янтара, является монография Александра (Alexander, 1931b), в которой, кроме описания нескольких новых

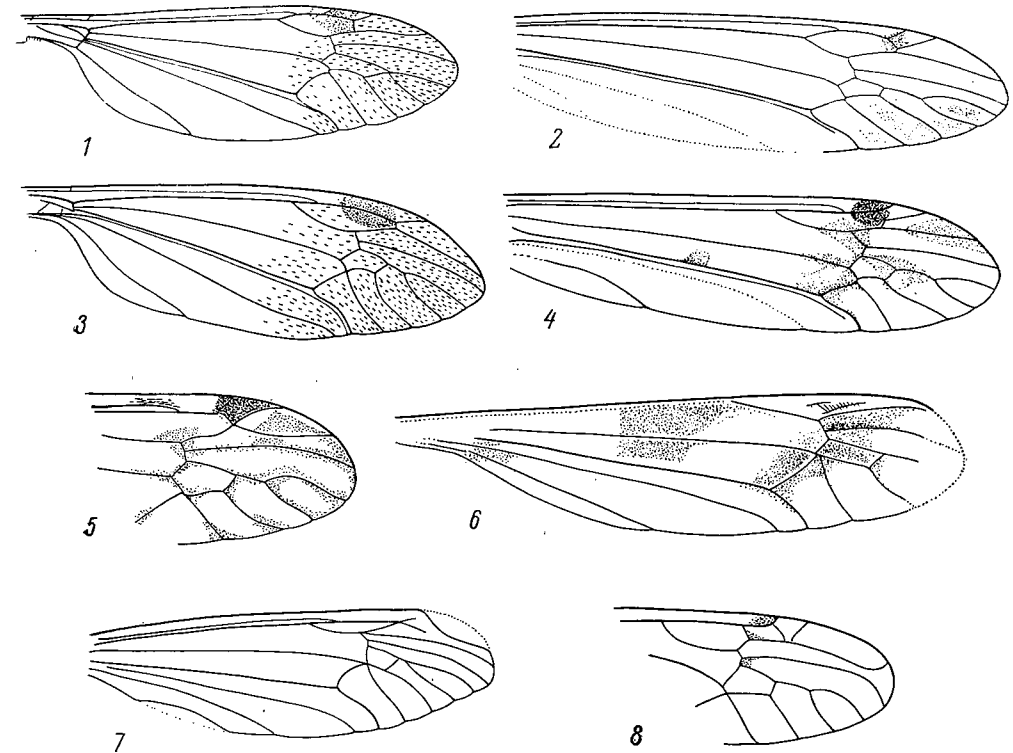


Рис. 102. Крылья ископаемых долгоножек рода *Tipula* L. По Александру (1—4), Каспиеву (7), Коккерелю (5, 6).

1 — *T. (Electrotipula) pinetorum* Al., 2 — *T. (s. l.) scudderiana* Al., 3 — *T. (s. l.) handlirschiana* A., 4 — *T. (s. l.) pressiana* A., 5 — *T. (s. l.) acurti* Cock., 6 — *T. (s. l.) callarche* Cock., 7 — *Tipula (s. l.)* sp.

видов, дано переописание 4 видов Менье (*Tipula graciosa*, *T. longipalpis*, *T. major* и *T. media*), составленное на уровне современных требований. Для определения самцов видов *Tipula* из балтийского янтара Александром дана таблица, которая в несколько измененном виде приводится ниже.³

- 1 (6). Крыловая пластинка в пределах дистальных ячеек с многочисленными макротрихиями.
- 2 (3). Ячейка M_1 сидячая; sc_1 имеется (рис. 102, 1); (подрод *Electrotipula* Al.) ***T. pinetorum* Al.**
- 3 (2). Ячейка M_1 стебельчатая; sc_1 нет (подрод *Tipula* s. l.).
- 4 (5). Макротрихии сосредоточены на крыловой пластинке дистальнее корды; m короче трети длины стебелька M_1 (рис. 102, 2) . . . ***T. scudderiana* Al.**
- 5 (4). Макротрихии имеются и проксимальнее корды в вершинах ячеек R , M , Cu и A_1 ; m почти такой же длины, как и стебелек M_1 (рис. 102, 3) . . . ***T. handlirschiana* Al.**
- 6 (1). Крыловая пластинка вся голая, без макротрихий.

³ В оригинале таблица составлена не по «шведской», а по так называемой немецкой системе и в нее не включен *Tipula pinetorum* Al.

- 7 (8). Усики удлиненные (~10 мм) *T. longipalpis* Meun.
 8 (7). Усики короче (~7 мм).
 9 (10). Крылья полупрозрачные, с коричневыми мазками (рис. 102, 4)
 *T. prosliana* Al.
 10 (9). Крылья одноцветные, иногда с темным глазком.
 11 (12). IX стернит с двумя удлиненными, направленными назад пальцевидными выступами (рис. 103, 1) *T. digitifera* Al.

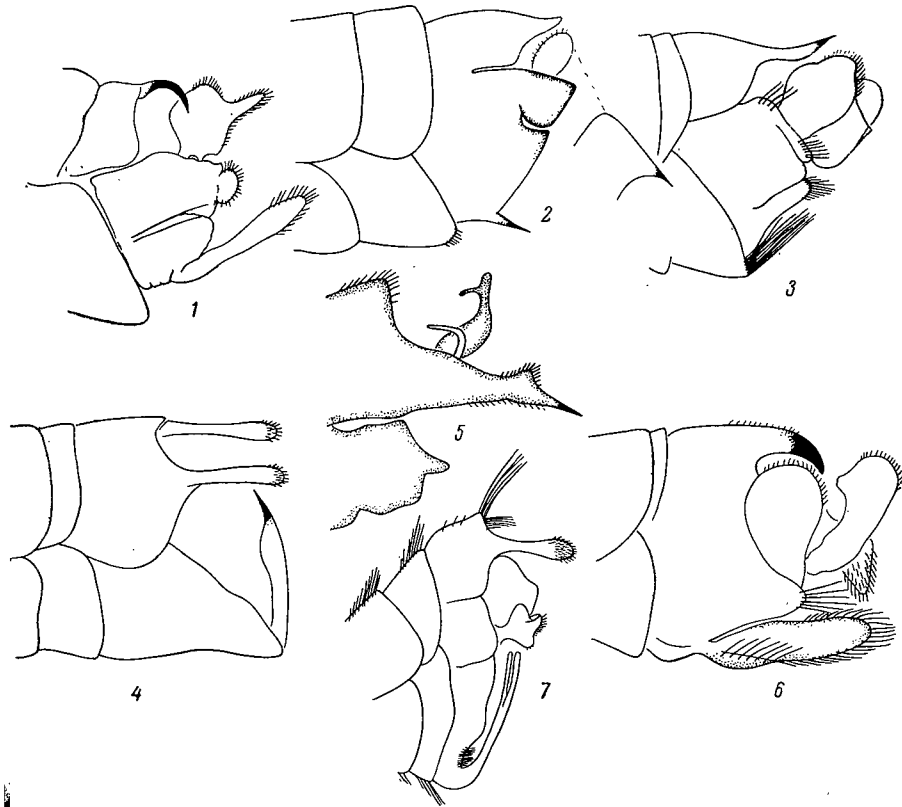


Рис. 103. Гипопигии самцов ископаемых долгоножек рода *Tipula* L., вид сбоку. По Александеру.

1 — *T. (s. l.) digitifera* Al., 2 — *T. (s. l.) media* Meun., 3 — *T. (s. l.) major* Meun., 4 — *T. (s. l.) submedia* Al.,
 5 — *T. (s. l.) phoracantha* Al., 6 — *T. (s. l.) falco* Al., 7 — *T. (s. l.) scudderiana* Al.

- 12 (11). IX стернит без таких выступов.
 13 (22). IX тергит вытянут медиально в короткий, широко распластаный выступ, кажущийся при рассмотрении сбоку суженным (рис. 103, 2).
 14 (17). Серединный выступ IX тергита, рассматриваемый сбоку, кажется коротким и тупым (рис. 103, 2).
 15 (16). IX стернит с маленьким острым срединным шипом (рис. 103, 2)
 *T. media* Meun.
 16 (15). IX стернит без шипа (рис. 104, 1) *T. graciosa* Meun.
 17 (14). Серединный выступ IX тергита, рассматриваемый сбоку, кажется длинным и острым (рис. 104, 2).
 18 (19). Гоностили с двумя острыми шипами (рис. 104, 2)
 *T. spinistyla* Al.
 19 (18). Гоностили без шипов.
 20 (21). Выступ IX тергита, рассматриваемый сбоку, кажется загнутым на вершине вверх (рис. 103, 3) *T. major* Meun.

- 21 (20). Выступ IX тергита, рассматриваемый сбоку, кажется резко загнутым вниз, клювовидным (рис. 103, 6) *T. falco* Al.
 22 (13). IX тергит без срединного выступа, иногда с длинными боковыми выступами.
 23 (24). Боковые выступы IX тергита стройные, но с опущенными вершинами (рис. 103, 4) *T. submedia* Al.
 24 (23). Боковые выступы IX тергита длинные и массивные, вытянутые на вершине в острый шип (рис. 103, 5) *T. phoracantha* Al.

В балтийском янтаре род *Tipula* представлен рядом хорошо дифференцированных групп, заслуживающих, по-видимому, подродового ранга. Однако, учитывая недостаточность фактического материала, Александер объединяет большинство описанных им из янтара видов в один подрод *Tipula s. atol*, который он трактует в этом случае широко, как это было принято до его расчленения на подроды Эдвардсом (Edwards, 1931). Исключение сделано лишь для *T. pinetorum* Al., выделенного в особый подрод *Electrotipula* Al.

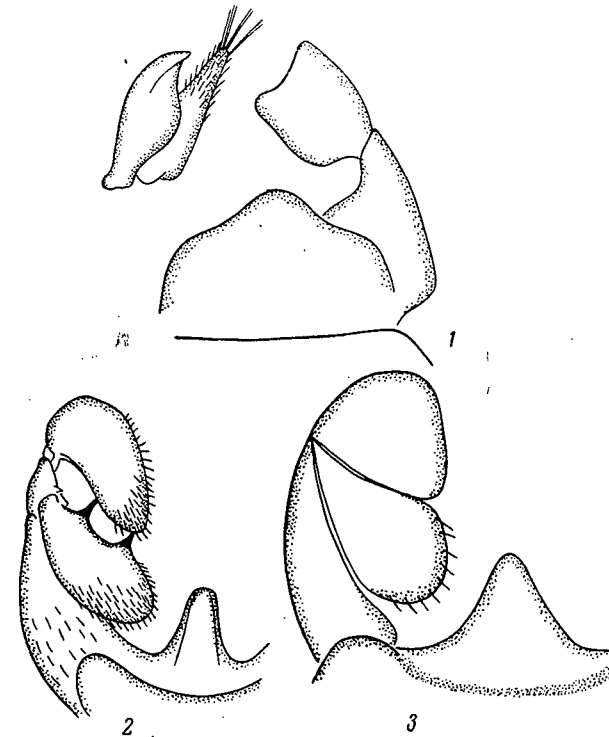


Рис. 104. IX тергит и гоноподит самцов ископаемых долгоножек рода *Tipula* L. По Александеру.

1 — *T. (s. l.) graciosa* Meun., 2 — *T. (s. l.) spinistyla* Al., 3 — *T. (s. l.) major* Meun.

Специфическими особенностями этого подрода являются: очень длинные 12-члениковые усики, почти достигающие середины длины брюшка; сильно удлиненные членики жгутика усиков с укороченными жесткими щетинками в розетках; наличие sc_1 и очень длинный основной отдел r_2 ; короткий радиус, который не длиннее $m-cu$; сидячая M_1 ; проксимальное положение развилка m_{3+4} в дискоидальной ячейке и очень короткий мясистый яйцеклад самки.

Жилкованием крыльев (рис. 102, 1) подрод *Electrotipula* Al. во многом сходен с родом *Nephrotoma* Mg., но отличается от него, как подчеркивает Александер, местом разветвления m_{3+4} . Это отличие не следует, однако, переоценивать, так как m_{3+4} в роде *Nephrotoma* Mg. разветвляющийся нормально проксимальнее основания дискоидальной ячейки, у отдельных видов рода (например, у тибетского *N. distans* Edw.) может разветвляться и дистальнее, как у *Electrotipula* Al. и вообще у всех видов *Tipula*. Большинство других признаков, перечисленных Александером в диагнозе *Electrotipula*, также общи для родов *Tipula* и *Nephrotoma*. Исключение составляет лишь необычайно длинный основной отдел r_2 , который имеет, однако, ограниченное таксономическое значение. К сожалению, в описании *T. pinetorum* Al. не указаны такие признаки, как длина рыльца, рисунок прескутума и хетотаксия крылового глазка, служащие важным дополнительным критерием при различении родов *Tipula* и *Nephrotoma*. Поэтому таксономический статус *Electrotipula* Al. не может пока считаться

окончательно решенным. Не исключено, что это особое звено в развитии трибы Tipulini, которое не может быть включено ни в род *Tipula*, ни в род *Nephrotoma*, а должно рассматриваться как родственный им самостоятельный таксон родового ранга.

Из общих особенностей у обнаруженных в балтийском янтаре видов *Tipula* обращают на себя внимание их сравнительно небольшие размеры. Если в современной фауне Голарктики средняя длина тела долгоножек колеблется в пределах 13—16 мм, то в янтаре она не превышала 8.5—11 мм, снижаясь у *T. pinetorum* Al. до 6.5 мм. Среди современных видов *Tipula* такие мелкие формы известны только в субтропических и тропических фаунах Юго-Вост. Азии и Южн. Америки.

Усики у видов *Tipula* из балтийского янтара различной длины: от коротких до длинных, почти достигающих середины длины брюшка (*T. longipalpis* Meun.); основания члеников жгутика слабо или умеренно утолщены, а жесткие щетинки в розетках почти достигают длины соответствующих члеников, если же короче их, то не в результате редукции (как у ряда современных *Yamatotipula* Mats.), а в связи с удлинением самих члеников (как у некоторых современных *Vestiplex* Bezzi).

Крылья (рис. 102) преимущественно одноцветные, редко с темными пятнами (*T. presliana* Al.), расположение которых несколько напоминает современные виды подрода *Pterelachisus* Rond.; r_2 всегда нормальная, rs не длиннее (*T. media*, *T. major*, *T. graciosa*) или лишь немного длиннее, чем $m-cu$; m_{3+4} разветвляется ближе к середине длины дискоидальной ячейки, редко при ее основании (*T. presliana*, *T. handlirschiana*, *T. scudderiana*); M_1 всегда стебельчатая (исключение — *T. pinetorum*); M_4 или слабо, или вовсе не сужена к вершине. Крыловая пластинка опущена в дистальной части значительно чаще (более 10—15% случаев), чем у современных видов рода (в палеарктической фауне не свыше 1—1.5% случаев). Наличие щетинок на крыловой чешуйке не установлено.

Гипопигий самцов (рис. 103—104) лишь редко с цельным генитальным кольцом (*T. falco*), обычно же с явственным швом между тергитом и стернитом IX сегмента. В строении IX тергита, как и у современных видов, обнаруживаются две основные тенденции: к дифференциации на вершине склерита либо непарного срединного выступа (аналогия с *Formotipula* Mats., *Schummelia* Edw., *Yamatotipula* и некоторыми архаическими *Lunatipula* Edw.), либо срединной выемки, ограниченной двумя выступами, которые иногда имеют пальцевидную форму и напоминают аналогичные образования у современных восточно-азиатских видов *Vestiplex* из группы «*subtineta-distifurca*». Придатки IX стернита обычно простого строения и, судя по рисункам Александра, размещены на склерите более каудально, чем у современных видов семейства, напоминая в этом отношении скорее таковые лимонид. Тенденция к дифференциации на IX стерните особых выступов, характерная для ряда рецентных *Vestiplex* и *Lunatipula*, обнаружена лишь у *T. scudderiana*, гипопигий которого снабжен своеобразным образованием в виде ухвата. VIII стернит простой, только у *T. major* на вершине с плотным пучком длинных щетинок (рис. 103, 3), похожим на таковой у современных *Lunatipula*, от которых *T. major*, однако, резко отличается остальными особенностями строения гипопигия.

К современным подродам рода *Tipula* не может быть отнесен ни один вид его, описанный из балтийского янтара. Все они, мало отличаясь от рецентных форм жилкованием крыльев, очень резко уклоняются от них по строению гипопигия самцов, обнаруживающему большую таксономическую специфичность. В связи с этим ныне не представляется возможным установить даже отдаленную родственную связь между видами *Tipula* из балтийского янтара и его современными подродами.

В целом виды рода *Tipula* из балтийского янтара отличаются от рецентных ясно выраженным архаизмом, который проявляется у них как в частом развитии на крыловой пластинке макротрихий, так и в упрощенном строении и каудальном размещении генитальных придатков на IX стерните самцов, напоми-

нающем таковое у Limoniidae и еще более примитивных мекоптероидов, включая скорпионовых мух. Наряду с этим из янтара известны и отдельные более специализованные виды рода *Tipula*, например *T. handlirschiana*, самки которого характеризуются сильно укороченным яйцекладом с толстыми мясистыми церками (рис. 105). Такое строение яйцеклада, имеющееся, например, у палеарктических видов *Emodotipula* Al. из группы «*submarmoratipennis*» и неарктических *Nobilitipula* Al., рассматривается как адаптация к откладке яиц в рыхлый субстрат (мох и т. п.), при которой самке не приходится преодолевать сколько-нибудь значительного сопротивления среды.

Кроме рода *Tipula*, семейство Tipulinae представлено в балтийском янтаре еще родом *Macromastix* O.-S., распространенным в настоящее время только в Австралийской (Австралия, Новая Зеландия, Тасмания) и Неотропической (юг Южн. Америки) зоогеографических областях. Описанный из янтара *Macromastix bornhardti* (Meunier, 1917) гораздо примитивнее всех ныне живущих видов рода и отличается чрезвычайно генерализованным обликом. Это особенно касается строения гипопигия самцов, которым *M. bornhardti* напоминает не столько других типолоидных, сколько анцестральные

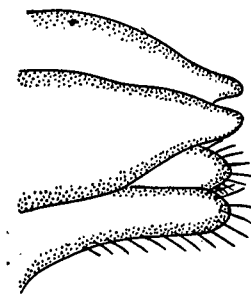


Рис. 105. Яйцеклад самки ископаемой долгоножки *Tipula* (s. l.) *handlirschiana* Al.

формы Tanyderidae, Psychodidae и Trichoceridae (Alexander, 1931b).

В литературе первой половины XIX в. есть указания на обнаружение в балтийском янтаре видов *Nephrotoma*. Бурмейстер (Burmeister, 1832) сообщает, что видел из янтара какой-то вид, близкий к ныне живущему *Tipula pratensis* Schum. (= *Nephrotoma pratensis* L.). Это сообщение, позже никем не подтвержденное, нуждается в проверке и подкреплении фактическим материалом.

Ошибочно указан для балтийского янтара род *Brachypremna* O.-S. из подсем. Dolichopezinae. Описанный из янтара по самке *B. eocenica* (Meunier, 1906) является, по-видимому, aberrантным видом рода *Tipula* L.; его систематическое положение сможет быть установлено лишь после обнаружения соответствующего самца (Alexander, 1931b).

Помимо балтийского янтара, ископаемые долгоножки известны и из других геологических формаций нижнего олигоцена. Более десяти видов их, отнесенных предположительно к роду *Tipula* L., описано, например, в Европе из Баварии («Sieblos») и Италии, а в Сев. Америке — из Колорадо и Вайоминга («Green River»). Как не поддающиеся точной идентификации, все они должны, однако, считаться nomina dubia.

Большой интерес представляет комплекс долгоножек, описанный из нижнего олигоцена Англии (о-в Уайт; Cockerell, 1915, 1917, 1921b). Видов рода *Tipula* тут найдено пять, причем некоторые из них по совокупности признаков ближе к современным, чем к видам из балтийского янтара. Особого внимания заслуживает *Tipula acourti* Cock. (1921b). У этого вида, имеющего пятнистые крылья, жилка r_3 сильно прогнута назад, в связи с чем одноименная ячейка в средней части сильно сужена (рис. 102, 5). Особенности жилкования он, следовательно, очень похож на современных *Tipula* из подрода *Bellardina* Edw. и, возможно, близко родствен им. Заслуживает внимания также *Tipula gardneri* Cock. (1917), у которого жилка r_2 на вершине, по-видимому, атрофирована, как у некоторых современных *Formotipula*, *Platytipula* Mats., *Pterelachisus* и *Lunatipula*. К сожалению, точные родственные связи этих видов не могут быть установлены, так как все они описаны только по отпечаткам крыльев. Наряду с родом *Tipula*, подсем. Tipulinae представлено в нижнем олигоцене Англии

еще двумя родами: *Macromastix*, общим с таковым балтийского янтаря, и *Holorusia* O.-S., который в янтаре пока не найден, а ныне распространен в Южн. и Центр. Америке. В состав нижнеолигоценовой фауны Англии входит по одному виду этих родов; они описаны Коккереллом и Хайнесом под названиями *M. cladoptera* и *H. vasifera* (Cockerell, Haines, 1921).

Из подсем. Dolichopezinae в этих отложениях найден современный род *Brachypremna* O.-S., имеющий ныне, подобно роду *Holorusia* O.-S., неотропический ареал. Фактическое положение в системе единственного нижнеолигоценового вида этого рода установил Александер (Alexander, 1947b); первоначально он был описан как *Megistocera gurnetensis* Cock. (Cockerell, 1921b). В целом фауна долгоножек нижнего олигоцена Англии существенно отличается от таковой балтийского янтаря. Причину этого Александер (Alexander, 1931a) видит в том, что друг от друга их отделял промежуток времени продолжительностью около 9 млн лет, в течение которого могли произойти достаточно глубокие изменения в фаунистических комплексах. Не исключено, однако, что в нижнем олигоцене уже существовала пространственная дифференциация европейской фауны, обусловившая различный характер ее на территории нынешней Прибалтики, с одной стороны, и Англии — с другой.

Учитывая общий облик энтомоценозов нижнего олигоцена Англии, Коккерелл (Cockerell, 1921a) считает, что они формировались в условиях сырых прибрежных низин, причем большинство их элементов в развитии было, видимо, связано с водной средой. Поэтому можно думать, что и среди долгоножек преобладали влаголюбивые, преимущественно гело-, а может быть, даже гигробионтные формы, тогда как фауна Tipulidae балтийского янтаря имела, очевидно, более мезофильный геобионтный характер.

В материалах по среднему олигоцену Европы долгоножки представлены только родами подсем. Tipulinae, да и то в сравнительно небольшом количестве. Если не считать двух видов *Tipula*, описанных Ферстером (Förster, 1882) как *Tipulidea* sp. из Эльзаса (Брунштат), остальные среднеолигоценовые находки долгоножек сделаны на юге Франции, преимущественно в Провансе. Тут обнаружено 16 видов рода *Tipula* и один предположительный вид рода *Nephrotoma*, близкий к современному *N. dorsalis* F. (Serres, 1829), что не может, однако, считаться достоверным. Неясным является также таксономический статус большинства среднеолигоценовых *Tipula*, описанных Геером (Heer, 1861), Менье (Meunier, 1915) и Теобальдом (Theobald, 1937). *Tipula* sp., описанный Хоупом (Hope, 1847), сходен, по мнению Скаддера (Scudder, 1894), с современным *T. rivos*a (= *maxima* Poda). Из видов, описанных Теобальдом, по меньшей мере два (*T. minima*, *T.* sp.) вообще не могут быть отнесены к долгоножкам, так как, судя по рисункам, они имеют всего одну анальную жилку на крыле, а два других жилкованием и рисунком крыльев несколько напоминают современные виды из подродов *Acutipula* Al. (*T. miegi*) и *Yamatotipula* (*T. inflexa*), которым они, возможно, близки. Положение в пределах рода *Tipula* остальных видов Теобальда в настоящее время не поддается определению.

Долгоножки верхнего олигоцена Европы еще едва затронуты изучением. Два вида их из рода *Tipula*, описанные Новаком (Novak, 1878) из Чехии («Krotensee»), не поддаются точной идентификации. То же следует сказать и об описанных Штатцем (Statz, 1934, 1944) из бурогоугольного шифера Рейнской провинции ФРГ («Rott, Siebengebirge») *Tipula maxima*⁴, *T. reusi* и трех видах (№№ 1—3) *Tipula* sp. Из них *Tipula* № 2 и № 3, однако, наглядно отличаются от современных видов рода характерным изгибом переднего края крыла и наличием на заднем крае его перед вершиной широкой, но не резко выраженной выемки (если это не результаты деформации при захоронении). У *Tipula* sp. № 2, кроме того, по-видимому, редуцирована жилка r_2 . По Штатцу, верхнеолигоцен-

⁴ Как уже преоккупированное для рецентного вида рода (Poda, 1761), название *T. maxima* Statz должно быть заменено другим.

новые долгоножки Ротта были, очевидно, экологически связаны с влажными прибрежными биотопами.

Гейденом (Heyden, 1859) из верхнего олигоцена Ротта описана долгоножка, названная им *Stenophora decheni* Heyd. Действительно ли этот вид принадлежит к роду *Stenophora* и вообще к подсем. Stenophorinae — сказать трудно. Ноги у него, как обычно у гребенчатых долгоножек, толще, чем у видов *Tipula*, но жилкование несколько отклоняется от современных ктенофорин. Скаддер (Scudder, 1894) считал, что *C. decheni* может принадлежать и к современному неотропическому роду *Ozodocera* Mcq. из подсем. Tipulinae, так как в этом роде усики гребенчатые у обоих полов.

Материалов по долгоножкам нижнего миоцена Европы почти так же мало, как и по верхнему олигоцену. Описаны из нижнемиоценовых отложений исключительно виды рода *Tipula*, причем по большей части совершенно недостаточно. Кроме *Tipula sectorialis* Zeun. (Zeuner, 1938) из известняков Бибриха у Майнца, все нижнемиоценовые находки долгоножек сделаны в Хорватии (Радобой). По Гееру (Heer, 1849), который основывается исключительно на таком с таксономической точки зрения мало надежном признаке, как рисунок крыльев, нижнемиоценовые *T. maculipennis* и *T. varia* очень похожи на современных *T. hortensis* Mg. и *T. hortulana* Mg. из подрода *Pterelachisus* и, возможно, родственны им, а *T. lineata* (= *heeriana* Cockerell, 1909) близок современному *T. obsoleta* Mg. из подрода *Savtshenkia* Mnnhs. *T. varia* Heer из Радобоя, судя по рисунку крыла (Pongrácz, 1928), по-видимому, близок к ныне живущим видам подрода *Oreomyza* Pok. Темные поперечные перевязи на крыльях и их жилкование у *T. varia* совсем как у палеарктических и ориентальных видов группы «*trifasciata*», и лишь жилка r_2 в отличие от них еще нормальная, но она нормальная и у ряда современных неарктических видов этой же группы. По Цейнеру, нижнемиоценовая фауна Радобоя очень близка таковой Бибриха у Майнца.

В Сев. Америке обширный материал по нижнемиоценовым долгоножкам описан из Флориссанта в Колорадо (Scudder, 1894; Cockerell, 1910; Alexander, 1938c). Во Флориссанте долгоножки находятся в озерных отложениях, перекрытых вулканической лавой. Всего отсюда известно 24 вида семейства, принадлежащих исключительно к роду *Tipula*⁵.

Таксономические связи долгоножек Флориссанта, описанных в основном по отпечаткам крыльев, неясны. Можно лишь отметить, что по рисунку и жилкованию крыльев, а также по размерам тела они ближе к долгоножкам европейского среднего олигоцена, нежели, например, балтийского янтаря. Длина их тела, варьирующая от 13.5—14.75 до 29.5—30 мм (*Tipula magnifica*), близка к современной. У ряда видов (*T. limi* и *T. extinctus*), как у ныне живущих *Belgardina*, жилка r_3 сильно прогнута в средней части назад, в связи с чем ячейка R_3 в середине явственно сужена. У других видов (*T. tartari*) на крыльях в дистальной части имеется светлая перевязь, напоминающая современные виды группы «*hortensis*» из подрода *Pterelachisus*. Если судить по материалам из Флориссанта, в нижнем миоцене, как и в настоящее время, североамериканская фауна долгоножек была значительно богаче европейской. Меландер (Melander, 1949) считает фауну Diptera Флориссанта, в которой типулоидные абсолютно преобладают, вообще очень близкой к современной, а некоторых представителей ее — даже тождественными видам, живущим в Сев. Америке в настоящее время.

Для среднего миоцена Европы указаны всего два вида долгоножек: один, неопределенного систематического положения, — из сицилийского янтаря;

⁵ На основании мелких, возможно даже гератологических (Alexander, 1938) особенностей в жилковании крыльев, не имеющих сколько-нибудь существенного таксономического значения, Скаддер (Scudder, 1894) описал из Флориссанта четыре новых рода подсемейства Tipulinae; *Manapsis* (m_{1+2} слабо или вовсе не разветвляется); *Rhadinobrochus* (ячейка M_3 разделена дополнительной продольной жилкой); *Tipulidea* (очень короткий rs) и *Micrapsis* (ячейка M_4 стебельчатая, дискоидальная — очень маленькая). Первые три из них были сведены в синонимы к роду *Tipula* (Alexander, 1920a); имеются все основания поступить так же и с четвертым родом.

второй, принадлежащий к роду *Tipula*, — из караганских мергелей Ставропольского края. Караганский *Tipula* sp. известен только по отпечатку крыла (рис. 102, 7), опубликованному Каспиевым (1939) без соответствующего описания. Наиболее характерно для этого вида положение развилка m_{3+4} при самом основании дискоидальной ячейки на одном уровне с $r-m$, как у современных *Yamatotipula* и *Savtshenkia*; короткий радиальный сектор, однако, не позволяет сблизить его ни с первым, ни со вторым подродом. Экологически он относится, видимо, к числу гигрофильных обитателей влажных лугов или широколиственных лесов.

Верхнемиоценовая фауна долгоножек Европы пока исчерпывается четырьмя видами, указанными для Габбро в Италии (Handlirsch, 1906—1908) и Энингена в Зап. Германии (Schöberling, 1888; Scudder, 1895). Систематическое положение итальянских материалов не определено, в Энингене найдены виды рода *Tipula*.

К роду *Tipula* относятся и единичные долгоножки миоплиоцена, обнаруженные в Европе во Франции (Piton, 1934) и в Сев. Америке — в озерных отложениях Канады (Handlirsch, 1910).

Плиоцен, в котором, по-видимому, протекали наиболее важные изменения в фауне долгоножек Палеарктики, в значительной мере предопределившие ее современный характер, — белое пятно в истории семейства.

Не лучше обстоит дело и с плейстоценом. Все, что известно по плейстоцену, — это таксономически весьма неясный «*Tipula fusca*» из копала (Bloch, 1776) и «*Dicera*, родственный *Tipula*», найденный в Англии («Wigtonschire»), предположительно в озерных отложениях (Bell, 1888). Воздерживаясь от более точного определения, Скаддер (Scudder, 1894) предполагает, что в данном случае речь идет о каком-то виде подсемейства *Stenophorinae* из рода *Dictenidia* Brul. или *Stenophora*.

Таким образом, палеонтологические материалы еще не позволяют ни детально проследить за ходом эволюции долгоножек на протяжении кайнозоя, ни более или менее точно определить возраст их отдельных таксонов подродового и видового рангов. Можно лишь с уверенностью сказать, что в течение большей части кайнозоя уже существовали если не все, то во всяком случае многие современные роды семейства, возраст которых восходит по меньшей мере к эоцену или даже палеоцену.

Начавшись еще в мезозое (триас или юра), родовая дифференциация долгоножек к палеогену в основном, очевидно, уже закончилась, и в дальнейшем продолжалось только дробление сформировавшихся раньше родов на подродовые и видовые комплексы.

За гигантский промежуток времени, который ориентировочно может быть определен в 50—60 млн лет, основная структура семейства трансформировалась, следовательно, весьма незначительно, что указывает, с одной стороны, на его большую генетическую консервативность, а с другой — на то, что оно, за исключением отдельных более специализованных и эволюционнолабильных групп, очевидно, уже пережило свой расцвет и в настоящее время находится или в стабилизированном состоянии, или, что кажется более вероятным, в состоянии регресса. По Гандлиршу (Handlirsch, 1906—1908), тенденция к регрессу наметилась в кайнозое вообще у всех длинноусых двукрылых, что становится понятным, если учесть общую направленность эволюции биоценозов, начиная с миоцена, в сторону все усиливающейся аридизации, которая не могла создать благоприятных условий существования для таких типичных гигрофилов, каковыми являются все длинноусые, в частности долгоножки.

Видовой состав долгоножек в палеогене имел еще архаический характер; например, в балтийском янтаре (нижний олигоцен) род *Tipula* был представлен в основном уже вымершими подродовыми комплексами. Преобладание в семействе более современных таксонов подродового ранга наметилось лишь к миоцену, когда в фауне Европы и Сев. Америки, по-видимому, в основном уже завершилось формирование ряда современных подродов, а в некоторых систе-

матических группах рода *Tipula*, может быть, и отдельных ныне существующих или очень близких к ним видов. Эта схема подтверждается как филогенетическими, так и зоогеографическими данными.

ФИЛОГЕНИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМА ДОЛГОНОЖЕК

Долгоножки вместе с другими Tipuloidea, в число которых Родендорф (1960) включает еще семейства трихоцерид (*Trichoceridae*), цилиндротомид (*Cylindrotomidae*), лимониид (*Limoniidae*), танидерид (*Tanyderidae*) и птихоптерид (*Ptychopteridae*), образуют естественный комплекс низших длинноусых двукрылых, объединенных единством происхождения и истории. Поэтому филогению их целесообразно рассматривать не обособленно от остальных типулоидных, а в комплексе с ними.

ФИЛОГЕНИЯ ТИПУЛОИДНЫХ

Типулоидные, как и все двукрылые, принадлежат к мекоптероидному (или панорпоидному) комплексу насекомых, родословная которых начинается с древних мезозойских Mecoptera, или скорпионовых мух (Tillyard, 1918; Handlirsch, 1939).

Хотя и в сильно измененном виде, в общем облике, деталях строения и биологии типулоидных до сих пор сохранилось много особенностей, наглядно свидетельствующих об их родственных связях как с ныне живущими, так и с уже вымершими ископаемыми панорпоидами (Bodenheimer, 1924a). К числу таких примитивных особенностей, унаследованных типулоидными от их предков, относятся:

многочлениковые более или менее гомономные усики и дихоптические органы зрения у обоих полов;

простые глазки, хорошо развитые у архаических (*Trichoceridae*) и по меньшей мере рудиментарные у более специализованных форм (*Tipulidae*);

вытянутая спереди в рыльце голова и общий план строения ротовых органов; хорошо развитый на среднеспинке V-образный поперечный шов между прескутумом и скутумом, имеющийся, кроме типулоидных, еще только у немногих длинноусых двукрылых (например, у *Mycetophilidae*), а при специализации грудного отдела бесследно исчезающий;

единственный (средний) из двух свойственных панорпоидным меронов, который даже у многих типулоидных из сем. *Limoniidae* обнаруживает тенденцию к редукции (Edwards, 1938), а у более специализованных двукрылых вообще отсутствует;

особенности сочленения с грудным отделом крыльев и жужжалец, а также их гистологическое строение, гомологичные таковым у панорпоидных (Zabwlichowski, 1933, 1934a, 1934b);

общий план жилкования, в частности полный комплект основных продольных жилок, включая две анальные (*Tipulidae* s. l.), четырехветвистый радиальный сектор с двумя первичными развилками r_{2+3} и r_{4+5} , сохранившимися также у некоторых лимониид из подсем. *Pediciinae* (Hennig, 1950), поперечную медиально-кубитальную жилку ($m-cu$) и рудиментарную вторую кубитальную жилку, сохранившуюся у всех типулоидных в виде явственной продольной складки крыловой мембраны позади cu_1 ;

первичная поперечная полосатость крыльев, свойственная некоторым долгоножкам (*Tipula trifasciata* Lw. и др.) и лимонидам (*Idioptera* sp. и др.), а также многим птихоптеридам;

наличие у ряда типулоидных (многие *Eriopterinae* и *Pediciinae* из лимониид, некоторые *Tipula* sp., *Dolichopeza* sp. и другие долгоножки) на крыловой пластинке, кроме микро-, также макротрихий;

сильное развитие вершинных сегментов брюшка у самцов, модифицированных в гипопигий с мощно развитыми, часто более или менее автономными (*Limoniidae*) гоноподитами;

макрохетотаксия кожных покровов личинок долгоножек, гомологичная кожным выростам панорпоидных (Theowald, 1957a).

На реальность родственных связей типулоидных с панорпоидными, по-видимому, указывают случаи индивидуального усложнения жилкования в различных группах надсемейства, выражающиеся в появлении на крыльях отдельных особей сверхкомплектных поперечных жилок, которые следует, очевидно, рассматривать не как случайные тератологические образования (Doane, 1908), а как закономерное проявление атавизма, т. е. частичного возвращения к более древнему и примитивному типу жилкования (Piette, 1934b; Peus, 1952).¹ Возможно, такое же значение имеет факультативное появление макротрихий на крыловой пластинке отдельных особей тех видов типулоидных, которые нормально имеют голые крылья, например палеарктического *Nephrotoma quadristriata* Schum., и, по Байерсу (Byers, 1961), также некоторых неарктических *Oropeza*.

Родство типулоидных с панорпоидными косвенно подтверждается и сходством их трофических связей. Подавляющее большинство типулоидных в личиночной фазе, подобно панорпоидным, характеризуется широкой сапрофагией, а в имагинальной фазе (за исключением афагов) питается нектаром, медвяной и обычной росой, т. е. использует те же пищевые ресурсы, что и панорпоидные (Stitz, 1926).

На основании сравнительно-морфологических и палеонтологических данных отечественных исследователей (Мартынова, 1959; Родендорф, 1960, 1961, 1962, 1964), эволюционный путь от мезозойских панорпоидных до первичных двукрылых и от них до типулоидных представляется в общих чертах так.

Еще в перми, по меньшей мере 225 млн лет тому назад, от палеозойских Mecoptera из сем. Permochoristidae обособился подотряд Paratrachoptera, позже сыгравший большую роль в эволюции всего панорпоидного комплекса насекомых. Этот подотряд, отличаясь большой экологической пластичностью, быстро развивался, осваивая все новые и новые биотопы (Мартынова, 1959). Именно в нем началась и достаточно далеко зашла редукция задней пары крыльев, которая в конечном счете привела к возникновению двукрылости. Передние крылья Paratrachoptera отличались от крыльев остальных палеозойских мекоптер рядом прогрессивных признаков, а именно: возрастающей тенденцией к смещению основных продольных створов жилок вперед (костализация), явственным сужением в связи с этим кубитального поля и сближением обеих кубитальных жилок, дифференциацией основания радиального ствола и уменьшением числа анальных жилок до одной-двух (рис. 106, 2, 3). В отличие от архаических пермских панорпоидов, поперечных жилок в вершинных радиальных и медиальных ячейках Paratrachoptera было уже очень мало или вовсе не было. Однако, как правило, всегда сохранялись поперечная медиально-кубитальная жилка и небольшая поперечная жилка, соединявшая на уровне глазка радиальный сектор с основным радиальным стволом.

Некоторые Paratrachoptera жилкованием крыльев уже очень близко напоминали современных примитивных типулоидных из сем. Tanyderidae. В первую очередь это касается *Permotipula patricia* Till., описанного по отпечатку переднего крыла (рис. 106, 4) из верхнепермских отложений Австралии. Пока не выяснилось, что у него имелась и вторая пара крыльев (Tillyard, 1937), его относили не к панорпоидам, а к настоящим типулоидным (Tillyard, 1929).

Как и современные панорпиды, мезозойские Paratrachoptera имели, вероятно, эуцефалических личинок с хорошо развитой головной капсулой, тремя парами

¹ Очевидно, не случайно сверхнормативные жилки в первую очередь появляются в вершинных радиальных и медиальных ячейках, где они дольше всего сохранялись у анцестральных форм первичных двукрылых (Родендорф, 1962), связывавших в эволюционном аспекте типулоидных с панорпоидными.

членистых грудных ножек и по меньшей мере с несколькими парами функционирующих дыхалец на брюшке (перипнейстический тип). Имеются основания предполагать, что они были гигрофилами и жили на поверхности почвы по берегам водоемов в условиях достаточно высокого увлажнения (Мартынова, 1959), питаясь как сапрофаги продуктами органического разложения и отмершими листочками мхов, как это делают личинки современной австралийской скорпионницы *Chorista australis* Klug (Essig, 1942), а также личинки многих современных типулоидных, включая и долгоножек.

Не исключено, что уже у Paratrachoptera в личиночной фазе имела место тенденция к факультативному обитанию в земноводных условиях, и передви-

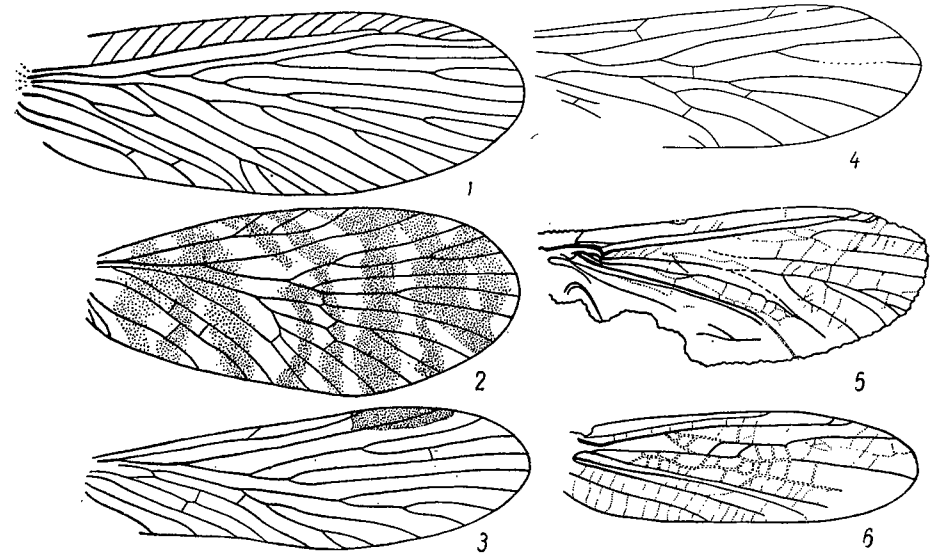


Рис. 106. Жилкование передних крыльев у анцесторов долгоножек. По Родендорфу.

1 — пермская скорпионница из сем. Platychoristidae, 2, 3 — пермские скорпионницы из сем. Permochoristidae, 4 — пермская скорпионница из сем. Permotipulidae (род *Permotipula*), 5, 6 — триасовые архаические двукрылые (Archidiptera) из подсем. Dictyodipteridae.

жение личинок происходило уже не на поверхности, а в толще более или менее уплотненного заиленного или даже полужидкого субстрата, который замедлял и затруднял их движения (Родендорф, 1964). В процессе дальнейшей эволюции анцестральных форм типулоидных эта тенденция, реализуясь в определенных морфологических приспособлениях, должна была обусловить приближение их личинок к типу бибионидных, у которых в личиночной фазе еще сохраняются нормально развитая головная капсула и перипнейстический тип размещения дыхалец на теле, но уже нет членистых грудных ножек, ставших функционально ненужными при жизни в полужидком субстрате (Martini, 1931).²

По Мартыновой (1959), именно от Paratrachoptera после полной утраты ими задней пары крыльев обособились в триасе первичные архаические двукрылые (Archidiptera), которые жилкованием крыльев еще больше напоминали типулоидных, чем Paratrachoptera.³ Крылья этих архаических двукрылых

² Цитируется по Мончадскому (1937).

³ В отличие от Мартыновой, Иммс (Imms, 1944) выводит типулоидных из пермских панорпид, принадлежащих к сем. Nannochoristidae (подотряд Eomecoptera). При этом он исходит из того, что у современных представителей этого семейства, живущих в Австралии, Тасмании, Новой Зеландии и Южн. Америке, в имагинальной фазе, как и у долгоножек, полностью редуцирована наружная жевательная лопасть нижних челюстей. Поскольку, однако, она есть у Bibionidae и некоторых других современных длинноусых, обособившихся от общих с типулоидными предков, а в рудиментарном виде даже у некоторых типулоидных, постольку отсутствие ее у Nannochoristidae является, очевидно, конвергентным и

отличались достаточно высоким уровнем костализации и увеличением прочности переднего края, дифференциацией ранее сходной толщины основных стволов продольных жилок и завершением редукции cu_2 с превращением ее в продольную складку крыловой пластинки позади cu_1 (рис. 106, 5, 6).

Что касается филогении типулоидных, то из Archidiptera, которые известны ныне только в ископаемом состоянии, наибольший интерес представляет семейство Dictyodipteridae из триасовых отложений Иссук-Куля в Казахстане. Родендорф (1964) считает, что именно от него в триасе получили начало Archidiptera и настоящие двукрылые (Eudiptera) с суженными при основании и удлинненными крыльями, для жилкования которых на первых этапах их эволюции была особенно характерна тенденция к редукции подавляющего большинства поперечных жилок в вершинном медиальном поле.

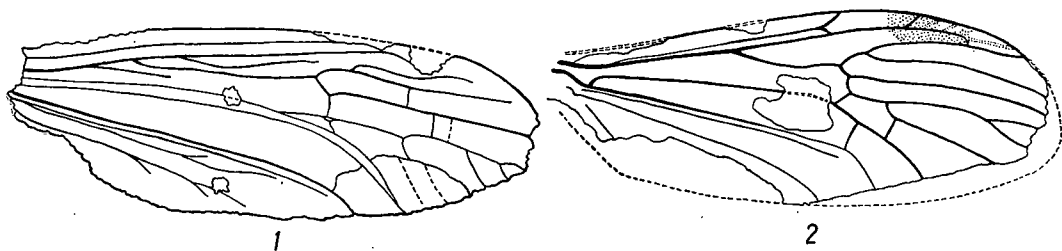


Рис. 107. Жилкование крыльев у анцесторов долгоножек из сем. архаических типулид (Architipulidae). По Родендорфу.

1 — род *Diplarchitipula* Rohd., 2 — род *Architipula* Hadl.

И Archidiptera, и первые мезозойские Eudiptera имели, по-видимому, личинок генерализованного бибионоидного типа, обитавших в очень влажной, заиленной, богатой органическими веществами почве, а факультативно, возможно, и в прибрежном мелководье.

Наиболее примитивных мезозойских Eudiptera Родендорф (1962, 1964) рассматривает как непосредственных предков, с одной стороны, типулоидных, которые в дальнейшем развивались, так сказать, лишь «в себе», не дав потомков, которые стояли бы на более высоком эволюционном уровне, а с другой — бибионоидных, от которых произошли все высшие прогрессивные семейства современных двукрылых.

Обособление типулоидных от первичных Eudiptera произошло еще в триасе. Наиболее архаическим семейством их, из которого Родендорф (1964) выводит всех современных типулоидных, были Architipulidae. Они, как и современные типулоидные, имели характерное смещение жилки r_{2+3} на r_4 в направлении к вершине крыльев и r_2 , соединяющуюся вершиной не с краем крыла, а с жилкой r_1 (Hennig, 1954). Кроме того, архитипулиды характеризовались довольно длинным радиальным сектором и наличием у более примитивных форм сверхнормативных поперечных жилок в вершинном медиальном поле, а иногда также ветвлением жилок m_4 и cu_1 (рис. 107, 1). Жилкованием крыльев они так мало отличались от ныне живущих типулоидных, что Гандлирш (Handlirsch, 1906—1908), описавший эту группу, не был уверен, заслуживает ли она таксономического ранга семейства, и сохранил его лишь потому, что колебался, с какими современными типулоидными лучше объединить архитипулид (Handlirsch, 1925, 1939).

Уже в верхнем триасе архитипулиды были представлены по меньшей мере 3 родами с несколькими видами (Родендорф, 1964), а в нижней юре, в частности в лейасе Германии, — 10 родами и значительным количеством видов (Hand-

лirsch, 1906—1908, 1939), не считая нескольких родов, описанных из верхнего лейаса (Bode, 1953), принадлежность которых к этому семейству, да и вообще к типулоидным, спорна.

Значительной таксономической дифференциации архитипулид, которой они достигли уже в верхнем триасе, несомненно должен был предшествовать достаточно продолжительный процесс эволюции этого семейства. Поэтому кажется очень вероятным, что архитипулиды как самостоятельное семейство сформировались намного раньше, чем были обнаружены в ископаемом виде, по меньшей мере уже в среднем триасе. На это указывает и высокая специализация жилкования крыльев некоторых архитипулид (например, полное слияние у отдельных видов их жилок m_1 и m_2), по уровню которой они даже превосходят многих современных типулоидных (Hennig, 1954).

С обособлением от первичных Eudiptera непосредственных предков современных типулоидных, которое сопровождалось приспособлением их личинок к обитанию в полуводной среде (Гиляров, 1949), должна была существенно измениться организация последних, в первую очередь их органы дыхания. Из ранее перипнейстических форм сначала, вероятно, выработались амфипнейстические, имевшие по паре дыхалец на переднем и заднем концах тела, а из них — метапнейстические, лишь с одной парой дыхалец на заднем конце тела, свойственные всем современным типулоидным (исключение — некоторые лимониды из рода *Antocha* O.-S., у которых, как крайняя форма приспособления к обитанию в воде, выработалась апнейстическая личинка с полностью изолированной от внешней среды трахеальной системой, лишенной наружных дыхательных отверстий).

Что непосредственные предки типулоидных были в личиночной фазе действительно амфипнейстическими, наглядно доказываются сравнительно-морфологическими данными (Slipka, 1952b). У насекомых, как известно, каждой функционирующей паре дыхалец соответствует поперечный анастомоз, связывающий в полости тела два основных продольных ствола трахей. С редукцией дыхалец обычно происходит и редукция соответствующих анастомозов. Из них у метапнейстических личинок типулоидных остается лишь одна в анальном сегменте брюшка, на котором размещена единственная пара дыхалец. Однако у личинок долгоножки *Tipula maxima* Poda, принадлежащей к числу сравнительно примитивных форм рода *Tipula* L., обнаружен и второй «слепой» анастомоз в передней части туловища сразу же за основанием головы, т. е. именно там, где у предков типулоидных, если они были амфипнейстическими, должна была находиться передняя пара дыхалец.

Как потомков наземных перипнейстических форм, метапнейстических личинок всех архаических типулоидных следует считать вторичноводными организмами. Вторичноводный характер их не вызывает сомнений, так как они имеют хорошо развитую трахейную систему, приспособленную к дыханию атмосферным кислородом (Гиляров, 1949).

То, что типулоидные как вторичноводные организмы сформировались в отдельный таксон высшего ранга именно в триасе, вполне закономерно. Триас был одним из наиболее геократических периодов в истории Земли, когда повсеместно имели место регрессии океанов и морей, а в связи с резким изменением их акваторий — и глубокая аридизация климата суши, которая распространялась тогда на большую часть поверхности земного шара (Синицын, 1962). Еще в начале триаса вследствие большого снижения влажности воздуха, с одной стороны, и уровня стояния грунтовых вод — с другой, для существования анцестральных форм типулоидных, характеризовавшихся во всех фазах их развития высокой гигрофильностью, должны были сложиться предельно неблагоприятные условия, чрезвычайно обострившие противоречия между требованиями наземных гигрофильных организмов к среде и реальными возможностями их удовлетворения. Уже в нижнем триасе перед предками типулоидных, очевидно, возникла альтернатива: или приспособиться к новым аридным условиям существования, или перейти к существованию в каких-то локальных «зо-

нах переживания», где дефицит влаги, обусловленный аридностью климата, ощущался бы минимально, или же, наконец, погибнуть.

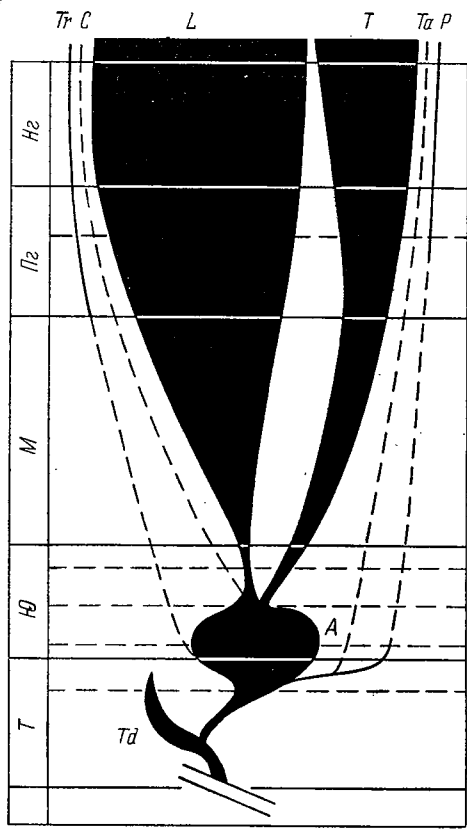
Эволюция триасовых предков типулоидных пошла, по-видимому, по пути перестройки и приспособления организма к новым условиям существования при одновременном использовании ими локальных «зон переживания», где условия по сравнению с предшествовавшей эпохой изменились минимально. Исходным направлением такой адаптивной эволюции была, без сомнения,

тенденция к развитию у триасовых мекоптер из подотряда Paratrachoptera диптерии, которая привела к формированию отряда двукрылых насекомых. По Родендорфу (1964), диптерия способствовала значительной активизации функции полета и, следовательно, увеличила шансы на выживание специализированных Paratrachoptera и вторичных двукрылых, облегчив им миграцию из сухих биотопов в более увлажненные и поиски на больших площадях наиболее влажных участков, пригодных для развития преимагинальных фаз этих гигрофильных организмов.

Как другая сторона этого процесса, тогда же, очевидно, произошла смена личинками предков типулоидных их размещения в биоценозах, наблюдающаяся и в современной фауне в связи с колебаниями влажности среды (Гиляров, 1951).

Рис. 108. Схема филогенетических взаимоотношений семейств типулоидных и их непосредственных предков. По Родендорфу.

Геохронологическая периодизация: Т — триас, Ю — юра, М — мел, Пг — палеоген, Нг — неоген. Семейства: Тd — Tipulodictyidae, А — Architipulidae, Tr — Trichoceridae, С — Cyliandrotomidae, L — Limoniidae, T — Tipulidae, Ta — Tanyderidae, P — Ptychopteridae.



Из наземных организмов личинки первичных двукрылых (а может быть, и их непосредственных панорпоидных предков) превратились в обитателей достаточно увлажненных заболоченных почв, каковыми они остались до разветвления исходного родословного ствола первичных Eudiptera на инфраотряды типулоидных и библионидных, а далее у большинства последних — и до настоящего времени.

Как еще более высокая форма использования наиболее благоприятных «зон переживания», на первых этапах эволюции типулоидных двукрылых, вероятно, имело место приспособление личинок этого инфраотряда к жизни и развитию сначала в насыщенной водой болотной почве, а позже — и непосредственно в мелководных пресных водоемах. В связи с этим осуществилось формирование надсемейства типулоидных с характерными для них вторичноводными личинками, способными жить в воде, продолжая одновременно дышать атмосферным кислородом.

Интересно напомнить, что аналогичный переход от наземного к водному образу жизни с образованием соответствующих гидроморфных приспособлений наблюдался в триасе как путь переживания неблагоприятных аридных условий и у некоторых позвоночных. Например, триасовых лабиринтодонтов острый дефицит влаги тоже принудил вернуться с суши в воду, что сопровождалось у них превращением конечностей в ласты (Синицын, 1962).

Формирование в триасе типулоидных является интересным примером того, как резкие и продолжительные изменения условий существования, осуществляющиеся одновременно на больших территориях земного шара, обостряя противоречия между организмами и средой, обуславливали благодаря этому очень глубокую перестройку их наследственной основы и тем самым способствовали в процессе эволюции животного мира формированию таксонов высших рангов и принципиальным качественным изменениям в фауне суши.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ДОЛГОНОЖЕК

Не вызывает сомнений, что долгоножки, как и все современные типулоидные, происходят от мезозойских архитипулид (Родендорф, 1964). Открытым остается лишь вопрос: является ли филогенетическая связь между долгоножками и архитипулидами прямой, или от последних сначала обособилась какая-то другая ветвь типулоидных, а уже от нее долгоножки.

Наиболее примитивные современные типулоидные — это семейства танидерид, трихоцерид и птихоптерид. Эдвардс (Edwards, 1926) считает, например, трихоцерид достаточно близкими к возможным анцестральным формам долгоножек. Однако все эти семейства морфологически очень изолированы от долгоножек и, кроме того, по Родендорфу (1964), обособились от архитипулид намного раньше, чем долгоножки (рис. 108). Поэтому видеть в них непосредственных предков последних нет никаких оснований.

Более тесными являются родственные связи между долгоножками, лимонидами и цилиндротомидами, которых иногда даже объединяют в одну генетическую группу так называемых многожилковых длинноусых (Polynetra). Из этих семейств более архаическим, чем долгоножки, следует считать лимонид (Lameere, 1906). По жилкованию крыльев они действительно ближе долгоножек к первичным двукрылым. Так, у лимонид, как правило, имеется передняя ветвь субкостальной жилки (sc_1), обнаруживающая у цилиндротомид тенденцию к редукции, а у подавляющего большинства долгоножек нормально отсутствующая. В некоторых примитивных группах лимонид r_2 еще имеет

вид продольной жилки и сохраняется первичный развилок rs на r_{2+3} и r_3 и r_{4+5} r_4 r_5 , характерный для крыльев танидерид, но отсутствующий у всех дру-

гих современных типулоидных и в частности у долгоножек. В личиночной фазе некоторые лимониды (например, Pediciinae) еще сохраняют нормально развитую головную капсулу, тогда как у долгоножек она всегда обнаруживает признаки редукции.

Исходя из этого, Александер (Alexander, 1920a) рассматривал долгоножек, а также цилиндротомид как боковую ветвь, обособившуюся не непосредственно от архаических типулоидных, а где-то от основания генеалогического ствола лимонид. Генниг (Hennig, 1954) также высказывает предположение, что долгоножки находятся с некоторыми группами лимонид в более близком родстве, чем это кажется сегодня.

На родство долгоножек с лимонидами указывают многочисленные сравнительно-морфологические данные. Хорошо известно, например, что примитивные долгоножки из подсемейства Dolichopezinae строением тела во многом напоминают лимонид. По Байерсу (Byers, 1961), личинки североамериканских долгоножек из рода *Orópeza* имеют в I возрасте почти такое же строение анального сегмента, как и личинки лимонид из родов *Limnophila* Mcq. и *Pseudolimnophila* Al. У некоторых тропических долгоножек из родов *Brachypremna* O.-S. и *Megistocera* Wied. чехлики нижнечелюстных щупиков не крючковидные, как у подавляющего большинства видов семейства, а прямые, как у ли-

мониид. Однако эти и другие аналогичные факты свидетельствуют, очевидно, не столько о происхождении долгоножек от лимониид, сколько лишь об общности их анцестральных форм. Существенных различий между долгоножками и лимонидами не меньше, если не больше, чем общих признаков, причем первые с филогенетической точки зрения имеют, быть может, не меньшее, а даже большее принципиальное значение, чем вторые.

Совершенно различен в этих двух семействах их эволюционный потенциал. Если долгоножки приспособились почти исключительно к гидро-, тело-, гео- и ксилобионтному образу жизни, то лимонииды, отличаясь значительно большим экологическим диапазоном, используют почти все возможности, которые может предоставить им среда. Кроме упомянутых выше экологических типов, общих с долгоножками, у лимониид известны еще такие формы экологической специализации, как развитие в высших грибах (Lindner, 1958b), в минах внутри растительных тканей (Swezei, 1915), в почвах, соленость которых достигает 16‰ (Slipka, 1959), и даже в открытом море (Tokunaga, 1940). Именно результатом столь широкой адаптивной радиации является, с одной стороны, большее морфологическое разнообразие, а с другой — большая численность видов лимониид по сравнению с долгоножками.

Если у долгоножек яйца, за немногими исключениями, лаково-черные, непрозрачные, с плотным бесструктурным хорионом, во многих систематических группах с жгутиком, которого нет ни в одном другом семействе типулоидных, то у лимониид (Lindner, 1958a) и у цилиндротомид (Peus, 1952) они всегда светлые, полупрозрачные, с бородавчатым или ячеистым хорионом, свойственным также панорпоидным (Stitz, 1926) и, по-видимому, унаследованным от них.

Анальный сегмент личинок долгоножек в типичных случаях с шестью выростами вокруг стигмального поля, а у лимониид — максимум с пятью. С филогенетической точки зрения это особенно важно, поскольку указывает на то, что в личиночной фазе долгоножки по строению анального сегмента ближе к исходному для всех типулоидных бибионидному типу, нежели лимонииды. У личинок бибионид на анальном сегменте, не считая плевроальных, тоже шесть выростов (Theowald, 1957a), а уменьшение их числа до пяти является несомненно вторичным, что делает происхождение долгоножек от лимониид очень маловероятным.

По Эдвардсу (Edwards, 1938), самцы долгоножек принципиально отличаются строением внутренних частей полового аппарата как от лимониид, так и от цилиндротомид. Этому обычно не уделяется надлежащего внимания, хотя строение органов размножения имеет очень важное, иногда решающее значение при определении родственных взаимоотношений различных типулоидных. За исключением рода *Prionocera*, а также некоторых других примитивных групп семейства (Frosner, 1963), у долгоножек везика не имеет фиксированной связи с админикулумом, а нитевидный, дуговидно согнутый penis, ответвляющийся от везики спереди, отличается необычайной длиной (рис. 36). Лимонидам и цилиндротомидам, наоборот, свойственны фиксированная связь везики с админикулумом и сравнительно короткий, почти прямой penis, ответвляющийся от везики сзади (рис. 109). При этом у лимониид связь между админикулумом и везикой осуществляется при помощи парамер, прикрепленных к аподемам последней, а не путем непосредственного прикрепления ветвей админикулума к боковым стенкам везики, как у долгоножек из рода *Prionocera* (Tjeder, 1948).

По данным Уайта (White, 1949), очень велика разница между долгоножками и лимонидами в цитологическом отношении. Хотя в монофилетическом происхождении всех современных типулоидных нет сомнений, цитологически лимонииды занимают среди них совершенно обособленное место. В этом отношении они имеют больше общего с семействами кулицид и психодид, тогда как долгоножки и все другие типулоидные стоят, по Уайту, ближе к «неуроптероидным» насекомым.

По-видимому, нет оснований в дальнейшем считать долгоножек только более молодой и специализированной ветвью лимониид, а следует принять точку

зрения Геннига (Hennig, 1950), что долгоножки и лимонииды «представляют собою, вероятно, два фактически координированных филогенетических единства (сестринские группы, — E. C.), которые сходятся друг с другом лишь при основании», т. е. в месте ответвления общего генеалогического ствола современных типулоидных от их анцестральных форм.

В схеме филогении современных типулоидных, которую дает Родендорф (рис. 108), долгоножки ответвляются от архитипулид тоже независимо от лимониид и цилиндротомид, хотя исходные ветви всех этих трех семейств размещены на общем генеалогическом стволе очень близко друг от друга.

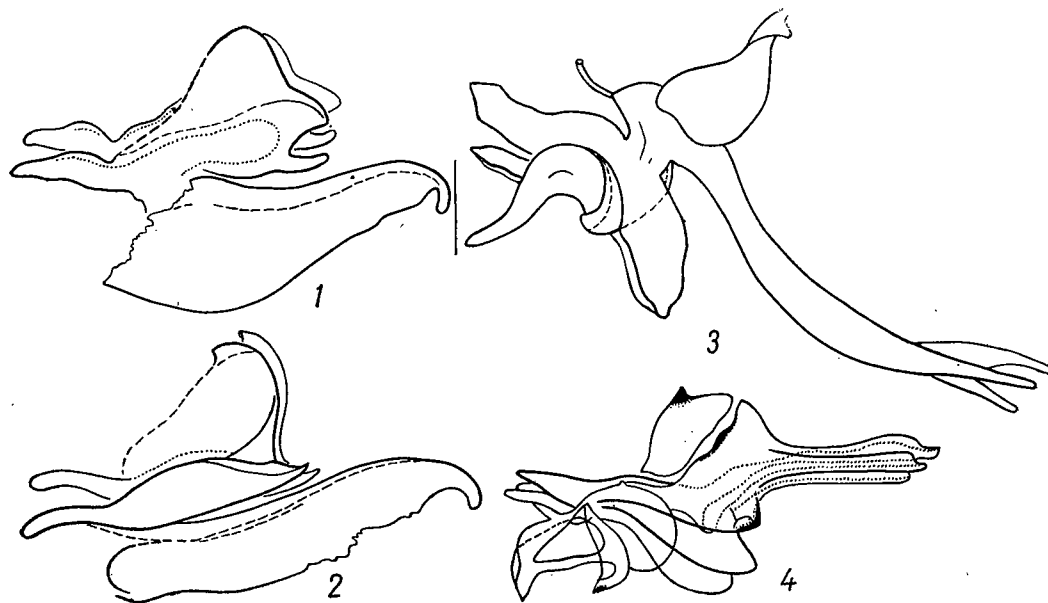


Рис. 109. Эдеагус сбоку. По Пеусу (3, 4).

1, 2 — сем. Limoniidae, 3, 4 — сем. Cylindrotomidae.

У большинства верхнетриасовых и юрских архитипулид субкостальная жилка соединялась на вершине не с основным радиальным стволом, а посредством передней ветви sc_1 с костальным краем крыла; судя по рисункам в работах Гандлирша, жилка sc_2 у большинства архитипулид была, по-видимому, атрофирована, что характерно и для некоторых современных лимониид, но не для долгоножек, которые всегда имеют sc_2 и лишь очень редко одновременно и sc_1 . Поэтому в качестве предположительных предков долгоножек можно рассмотреть лишь некоторых архитипулид из рода *Architipula* Hand. (например, лейасового *A. clara* Hand.), имевших двуветвистую sc . Но и эти виды отличались от ряда современных долгоножек достаточно специализированным жилкованием крыльев. У них, например, ячейка M_1 была уже стебельчатой, тогда как современные долгоножки из родов *Nephrotoma* Mg., *Nigrotipula* Huts. et V.-W. и некоторых других систематических групп еще сохраняют более примитивную ячейку M_1 сидячего типа, ограниченную целиком автономными вершинными ветвями m_1 и m_2 . Таким образом, среди архитипулид, вероятно, должны были существовать и другие, еще не обнаруженные в ископаемом виде примитивные формы, от которых могли непосредственно отделиться долгоножки.

Как уже отмечалось выше, фактических палеонтологических материалов, на основании которых можно было бы точно установить геологический возраст долгоножек, пока нет. Первые достоверные ископаемые виды этого семейства обнаружены в Европе лишь на грани эоцена и олигоцена (Alexander, 1931b; Theobald, 1937), но уже в значительном количестве и достаточно разнообраз-

ные в отношении строения и систематической принадлежности. Уже тогда семейство было дифференцировано на отдельные подсемейства и роды, среди которых были и современные (*Tipula* L. из циркумглобальных, *Brachypremna* и *Megistocera* из тропических). Учитывая относительно медленные темпы становления систематических групп насекомых высшего ранга вообще, а также то, что даже большинство современных родов насекомых имеет по меньшей мере палеогеновый возраст (Handlirsch, 1913, 1939), можно предполагать, что палеогеновые долгоножки — продукт продолжительного исторического развития семейства, которое охватывало не только начало третичного периода, но и значительную часть мезозоя. На мезозойский возраст долгоножек указывают и зоогеографические данные, в частности практически всеветное распространение этого семейства и наличие некоторых современных циркумглобальных родов его (например, *Dolichopeza* и др.) в Австралии, которая утратила сухопутную связь с другими континентами еще в начале кайнозоя. Отсутствие долгоножек в палеонтологических материалах из юрских и меловых отложений ни в коей мере не противоречит их мезозойскому возрасту, так как ископаемая энтомофауна позднего мезозоя вообще еще почти не изучена.

В соответствии с филогенетическими реконструкциями Родендорфа, долгоножки должны были появиться не позже чем в середине юры (доггер), а может быть, и в верхнем лейасе (нижняя юра), что кажется даже более вероятным, так как к верхней юре их архитипулидные предки, по-видимому, уже полностью вымерли. Если так, то они существуют по меньшей мере уже 160—170 миллионов лет.

Средняя юра с ее гумидным, влажным и теплым, недифференцированным климатом и однородной фауной (Синицын, 1962) была очень благоприятной для развития и расселения на земном шаре архаических долгоножек. Как в основном дендрофильные и достаточно гигрофильные насекомые, они заселяли тогда, по-видимому, главным образом влажные тропические и субтропические леса, а в личиночной фазе, подобно своим предкам из архитипулид, развивались или в прибрежных мелководьях, или в земноводных условиях. Вторичноназемных форм их, которые в современной фауне составляют преобладающее большинство видов семейства (в Палеарктике, например, до 74—78%), тогда, по-видимому, вообще еще не было.

Опираясь на палеонтологические материалы из юры Каратау (Казахстан), в фауне которой длинноусые составляли 87% всех обнаруженных двукрылых, а типулоидные были одной из наиболее многочисленных групп длинноусых (Родендорф, 1947), можно предположить, что долгоножки достигали в юре значительного развития.

Процесс вторичного перехода долгоножек к наземному образу жизни начался, вероятно, не раньше верхней юры, когда гумидная фаза в истории Земли снова уступила место аридной, и продолжался в течение нижнего мела, когда тоже господствовал аридный геократический режим, хотя, правда, и не такой суровый, как в среднем триасе.

Весьма вероятно, что именно в мелу выработались основные современные экологические типы долгоножек с вторичноземноводными и почвенными личинками. Это изменение экологического типа личинок и их морфологических приспособлений, обусловленное увеличением площади суши и континентальности климата, происходило, по Гилярову (1949), вследствие пересыхания небольших водоемов и прибрежных мелководий в более крупных водных бассейнах, где раньше развивались архаические долгоножки. При этом с переходом к жизни в почве у личинок долгоножек, сохранивших метапнейстический тип дыхательной системы, протекала, с одной стороны, редукция приспособлений к дыханию на разделе вода/воздух в виде бахромки ресничек по краям стигмального поля, а также жаберных мешков, а с другой — развивались приспособления к передвижению в более плотном субстрате в виде дифференцированных по размеру и отчасти склеротизованных циркумстигмальных выростов.

Переход долгоножек в личиночной фазе к жизни в почве с использованием в качестве промежуточного биотопа земноводных условий был, вероятно, не единственным путем эволюции наземных форм семейства в мезозое. Параллельно с ним имел место и другой путь смены архаическими долгоножками среды обитания по схеме: водные мхи—полуводные мхи—сырые наземные мхи—почва. Большое значение мхов в эволюции наземной флоры, с одной стороны, и в расселении многих водных организмов на суше — с другой, хорошо известно. Интересным примером эволюционного ряда могут служить современные виды долгоножек из подрода *Savtshenkia* Mnnhs., среди которых имеются все переходные формы от водных до почвенных включительно. Жить непосредственно в воде могут, например, личинки *Tipula* (*S.*) *rufina* Mg. (Theowald, 1957a), в насыщенных водой погруженных мхах живут личинки *T.* (*S.*) *simulans* Sav., *T.* (*S.*) *cheethami* Edw. и *T.* (*S.*) *goriziensis* Str. (Савченко, 1966a, 1966b), способные, однако, развиваться и в очень сырых наземных мхах. Преобладающее большинство *Savtshenkia* обитает в более или менее влажных наземных мхах, но некоторые из них, как *T.* (*S.*) *alpium* Bergt. и *T.* (*S.*) *benesignata* Mnnhs., способны развиваться в достаточно сухом мху (Theowald, 1957a; Савченко, 1963). Наконец, некоторые наиболее специализованные виды, в частности *T.* (*S.*) *odontostyla* Sav., живут в личиночной фазе преимущественно в умеренно влажных и сухих мхах, причем не только в их толще, но и в верхнем слое почвы под ними, обнаруживая тенденцию перехода к геобионтному образу жизни (Савченко, 1965b).

В смене личинками мезозойских долгоножек водной среды обитания на наземную переход типа водные—полуводные—наземные мхи—почва сыграл, возможно, даже большую роль, чем переход типа мелководье—болото—почва. Из наиболее специализованных, факультативно геобионтных личинок подрода *Savtshenkia*, эволюция которых шла по первому типу, могут быть легко выведены облигатно геобионтные личиночные формы долгоножек, тогда как более примитивный геобионтный подрод *Tipula* s. str., которым в семействе завершается эволюционный ряд второго типа, представляет собою своего рода эволюционный тупик и не обнаруживает каких-либо реальных родственных связей ни с одной из других геобионтных групп рода *Tipula*, стоящих на сравнительно более высоком эволюционном уровне.

Как другой путь разрешения противоречий между гигрофильностью семейства, с одной стороны, и аридизацией условий существования — с другой, параллельно с формированием почвенных форм в нижнем мелу началось, вероятно, формирование ксилобионтных групп, развивающихся в гнилой древесине. На первый взгляд кажется наиболее вероятным, что последние могли обособиться от почвообитающих форм, так как в отношении характера трофических связей принципиальной разницы между теми и другими нет (Brauns, 1953b). Однако наличие у личинок некоторых более плезиоморфных ксилобионтных *Stenophorinae* рудиментарной бахромки ресничек по краям стигмального поля указывает на то, что их предками были не почвообитающие, а земноводные или даже водные формы. Возможно, что геократический аридный режим нижнего мела в связи с массовым и относительно быстрым пересыханием мелководий, где развивались личинки архаических долгоножек, принудил часть их не только к приспособлению к новым условиям существования в почве, но и к поискам других «зон переживания», которыми могли стать так называемые гидротельмы — микроводоемы, образующиеся в тропических и субтропических лесах в дуплах деревьев в периоды дождей (Rhonert, 1950). Известно, что в таких микроводоемах формируется весьма интересная гидрофауна, в состав которой входят и типулоидные. Сначала архаические гидробионтные долгоножки, прячась в дупла от жары и недостатка влаги, откладывали в воду гидротельм яйца факультативно, и постэмбриональное развитие их проходило тут по обычному для них типу. Далее, с увеличением аридности среды, гидротельмы в сухие периоды начинали, очевидно, постепенно пересыхать, благодаря чему личинки долгоножек оставались вне водной среды раньше, чем успевали окук-

литься. Одни из них погибали, развитие других, однако, не прерывалось, так как различные растительные остатки, заполняющие обычно дупла деревьев, оставались достаточно влажными еще известное время после высыхания гидрофильных. Так гидробийонтные формы постепенно перестраивались сначала к факкультативному, а затем к облигатному сапроксилобийонтному режиму, причем с экологической точки зрения этот процесс принципиально мало отличался от процесса эволюции почвообитающих форм семейства.

Формирование отдельных гео- и сапроксилобийонтных групп семейства именно в мелу подтверждается как систематическими, так и зоогеографическими данными, в частности наличием таких форм, с одной стороны, в систематических группах долгоножек, всесветное или близкое к таковому распространение которых указывает на их мезозойский возраст (род *Nephrotoma* и некоторые подроды рода *Tipula* из *Tipulinae*, архаические *Pselliophora* O.-S. из *Stenophaginae*), а с другой — среди долгоножек Юго-Вост. Азии, фауна которой с мезозоя подверглась гораздо меньшим изменениям, чем голарктическая.

Расцвет долгоножек продолжался и в первой половине третичного периода, когда в фауне земного шара уже началось постепенное вытеснение длинноусых двукрылых более прогрессивными короткоусыми. Как в верхнем эоцене, так и в олигоцене Европы они были представлены значительным количеством видов, принадлежавших в основном к современным родам (Alexander, 1931b; Theobald, 1937). Кроме вымерших подродовых групп рода *Tipula* (*Electrotipula* Al. и др.), в палеогене уже существовали, по-видимому, многие современные подроды этого рода, представленные теперь главным образом в Юго-Вост. Азии (Савченко, 1961а). В палеогене семейство еще сохраняло свой первичный гигрофильный характер. Например, в конце палеогена — в верхнем олигоцене Европы (Ротт) основными биотопами, где преимущественно сосредоточивались долгоножки, были «местности с влажными, заболоченными лесами и кустарниками» (Statz, 1944).

Значительным изменениям в направлении дальнейшей экологической специализации семейство должно было подвергнуться в неогене, особенно с конца миоцена и в плиоцене, когда в умеренных широтах Евразии основными факторами эволюции органического мира стали похолодание и в еще большей мере аридизация климата (Екман, 1935; Вульф, 1944). Начиная со второй половины неогена и позже эволюция долгоножек, как и вообще всех типулоидных (Peus, 1952), проходила при переходе от гигро- к мезо- и ксерофильным условиям существования, а экологическая специализация — соответственно в направлении постепенной эмансипации от влажности среды. Результатом было, с одной стороны, значительное обеднение семейства, доля которого в современной мировой фауне составляет лишь около 3.9% (примерно 3200) общего количества известных ныне видов двукрылых (около 81000), а с другой стороны — формирование в нем за счет гигрофильных тело- и геобионтных групп ряда специализированных комплексов мезо- и ксерофильного типа. Как доказывают зоогеографические данные, почти все более или менее сухолюбивые систематические группы долгоножек, к числу которых принадлежат подроды *Pterelachisus* Rond., *Oreomyza* Pok., *Vestiplex* Bezzi, *Lunatipula* Edw. и *Odonatisca* Sav. из рода *Tipula*, сформировались в самостоятельные таксоны именно в неогене, а некоторые из них, в частности *Lunatipula*, достигли наибольшего расцвета, по-видимому, еще позже, в конце плиоцена или, скорее, в плейстоцене (Савченко, 1961а, 1964а).

Интересно, что на протяжении кайнозойской эры, длительность которой составляла не менее 70 млн лет, семейство долгоножек сравнительно мало таксономически дифференцировалось и морфологически изменилось, если не считать узкого круга признаков, выработавшихся у них преимущественно в личиночной, а отчасти и в имагинальной фазе как приспособление к жизни в условиях недостатка влаги.

Это указывает, во-первых, на большую консервативность, очень медленные

темпы и односторонний характер эволюции долгоножек, свойственные, по-видимому, вообще большинству архаических и геологически древних групп организмов. Во-вторых, это же дает основания считать их, как и всех типулоидных (Родендорф, 1947), реликтовой группой двукрылых, которая, за исключением некоторых прогрессивных узкоспециализированных родов и подродов, находится в настоящее время в состоянии застоя или даже регресса и постепенного вымирания. Реликтовый характер семейства долгоножек отчасти подтверждается наличием в нем — как в умеренных, так и в тропических широтах земного шара — значительного числа систематически очень изолированных небольших (моно- или олиготипических) родов с территориально ограниченными ареалами.

Заслуживает внимания, что таксономически наиболее дифференцированными, богатыми видами и соответственно эволюционноспособными в современной фауне являются не примитивные, а именно наиболее специализированные ксерофильные группы долгоножек, лучше других приспособившиеся к нынешним условиям существования (подроды *Vestiplex* и особенно *Lunatipula* из рода *Tipula*). На примере долгоножек, следовательно, наглядно подтверждается ограниченность правила Роза о прогрессивной редукции изменчивости, по которому эволюционный потенциал организмов с повышением уровня их специализации уменьшается.

Геологический возраст многих современных палеарктических видов долгоножек восходит, вероятно, еще к неогену и достигает, следовательно, минимум 5—20 млн лет. Об этом свидетельствует ряд хотя и косвенных, но достаточно убедительных зоогеографических фактов, в частности большое количество общих и притом стеноморфных видов семейства, с одной стороны, в континентальной Евразии, а с другой — на островах евразийского континентального шельфа, сухопутная связь которых с материком прекратилась в одних случаях (Япония) уже в конце, а в других (Корсика) — еще раньше, в середине или даже в начале плиоцена. На неогеновый возраст ряда видов долгоножек (например, *Tipula apicispina* Al., *T. nigrolamina* Al., *Nephrotoma parvirostra* Al., *N. lamellata* Ried., *Stenophora miyamotoi* Tak.) указывает также амфи-палеарктический характер их современных ареалов, которые сложились в течение плиоцена и во всяком случае не позже начала плейстоцена как результат исчезновения на большей части территории умеренной полосы Евразии широколиственных лесов тургайского типа и распада связанных с ними ценозов.

Подавляющее большинство современных палеарктических видов долгоножек сложилось, очевидно, еще в течение плиоцена и плейстоцена, так как только при этом условии можно понять, почему, например, на видовом уровне практически нет различий между типулоидной фауной континентальной Европы и Британских островов, потерявших непосредственную связь с материком в пост-плейстоценовую эпоху, а также между зуборемонтанными группами долгоножек в пределах северного и южного (горного) участков их дизъюнктивных ареалов, сложившихся вскоре после окончания плейстоценового похолодания в связи со смещением в Европе южной границы таежной зоны далеко к северу.

Судя по косвенным географическим данным, основным фактором видообразования, базирующегося у долгоножек прежде всего на географической изменчивости, является смена условий обитания, обусловленная горообразовательными процессами, климатическими изменениями или пространственной изоляцией, а основным типом его — аллопатрическое видообразование.

В пользу преимущественно аллопатрического типа видообразования у долгоножек говорит, например, обилие в семействе полиморфных циклов близкородственных, географически викарирующих форм, из которых более специализированные и молодые заселяют территории, подвергшиеся лишь сравнительно недавно либо ландшафтной дифференциации, либо осушению от покрывавших их раньше морских трансгрессий, либо поднятию на большие высоты.

Превосходным примером является эволюционный ряд восточноазиатских видов группы *Tipula (Vestiplex) erectiloba* Al. (Савченко, 1960б, 1964а), включающей, кроме номинативного, еще два близкородственных вида, которые несомненно произошли от одной общей анцестральной формы в связи с орогенными процессами, обусловившими в кайновое поднятие над уровнем тетиса Тибетского нагорья и примыкающих к нему территорий Центр. Азии.

Исходным в группе является, очевидно, номинативный вид, обитающий в теплой и влажной субтропической Сычуани и характеризующийся рядом примитивных признаков. Два дочерних вида (*T. pauxilla* Sav., *T. aptera* Lask.), обитающие западнее на холодном и сухом Тибетском нагорье, характеризуются уже более высоким уровнем специализации, общим для большинства насекомых-ореофилов, причем у первого из них, встречающегося в более благоприятной экологической обстановке, эта специализация выражена соответственно значительно слабее, чем у второго, обитающего в экстремальных экологических условиях.

Как другой наглядный пример аллопатрического видообразования у долгоножек могут быть приведены многочисленные средиземноморские группы семейства из подрода *Lunatipula* рода *Tipula*, видовая дифференциация которых связана с рядом сложных тектонических процессов, обусловивших в плиоцене и плейстоцене сильное географическое, орографическое и климатическое расчленение европейского Средиземноморья. Особенно показательна в этом отношении группа *T. (L.) acuminata* Str., представленная в Средиземноморье рядом географически разобщенных, но филогенетически необычайно близких форм, которые представляют собою скорее не самостоятельные виды, а предвиды,⁴ вычленившиеся, по-видимому, из одной анцестральной формы, которая имела транссредиземноморский ареал, когда условия существования на территории Средиземноморья были более однородными.

Аллопатрическое видообразование получило четкое отражение также в особенностях географического распространения многих других систематических групп долгоножек, например в подродах *Angarotipula* Sav. и *Lindnerina* Mnnhs., в группах «*irrorata*» из подрода *Pterelachisus* и «*cocquilletiana*» из подрода *Vestiplex*.

Наряду с аллопатрическим в семействе имеют, очевидно, место и частные случаи симпатрического видообразования на базе гибридизации, а также хромологической или экологической изоляции отдельных внутривидовых популяций, на что указывает частичное или полное совпадение ареалов некоторых близкородственных видов долгоножек (например, в роде *Prionocera*, в номинативном подроде рода *Tipula*, в группе «*latemarginata*» из подрода *Yamatotipula* Mats. и др.), дифференциация которых не может быть объяснена географическим викариванием их анцестральных форм.

Сопоставление таксономической структуры геологически разновозрастных систематических групп долгоножек дает основания для предположения, что не только на высшем, но и на низшем таксономическом уровне темп эволюции в семействе обратно пропорционален возрасту соответствующих таксонов. В более молодых группах видовая и подродовая дифференциация идет, по-видимому, гораздо скорее и отличается более широкой амплитудой адаптивной радиации, чем в более древних, очевидно, генетически более стабилизировавшихся группах, что подтверждается на примере таких процветающих полиципических подродов рода *Tipula*, как *Lunatipula* или *Vestiplex*, по сравнению с такими олиготипическими подродами того же рода, как *Yamatotipula*, *Schumelia*, *Tipula s. str.* и др.

⁴ Термин «предвид» употребляется тут в том же смысле, что и не совсем удачный термин «полувид», которым нередко обозначают внутривидовые формы, стоящие на грани превращения из подвида в хороший вид (Завадский, 1967, и др.).

Эти взаимоотношения у долгоножек еще почти не выяснены. Эдвардс (Edwards, 1926), рассматривая филогению длинноусых двукрылых, допускал, что их гидробионтные формы занимают на родословном древе более высокую ступень, чем гео- и ксилобионтные. Это предположение он обосновывает тем, что сравнительно немногочисленные группы гидробионтных форм длинноусых по большей части обнаруживают признаки достаточно высокой специализации, тогда как более генерализованные формы развиваются в богатой гумусом почве или даже в гниющей и разрушающейся древесине.

Обоснованная в отношении подотряда длинноусых в целом, точка зрения Эдвардса не может быть, однако, исходной при анализе филогенетических взаимоотношений различных таксономических групп долгоножек, так как противоречит и сравнительно-морфологическим данным, и истории развития семейства. Из того, что все без исключения долгоножки, независимо от их экологической специализации, являются в личиночной фазе метапнейстическими, а также из основной для них тенденции к эволюции от гумидных в сторону аридных условий существования, достаточно убедительно следует, что более генерализованными, а следовательно, и исходными в семействе являются не гео- или ксилобионтные, а именно гидро- и гелобионтные формы. Это ни в коей мере не исключает того, что некоторым современным гидро- и гелобионтным группам семейства могут быть присущи и отдельные достаточно специализованные (апomorphicные) признаки, а гео- и ксилобионтам, наоборот, достаточно примитивные (плезиоморфные), т. к. эволюция в различных группах семейства осуществлялась, без сомнения, во-первых, неравномерно и неодинаковыми темпами, во-вторых — по типу дихо- или даже политомического ветвления отдельных таксонов, а не линейно.

На основании сравнения различных групп долгоножек между собою и с их древними панорпойдными и бибионидными предками, плезио- и апomorphicными (в понимании Геннига (Hennig, 1950)) в семействе можно считать следующие важнейшие признаки (ниже слева перечислены плезиоморфные признаки, справа — апomorphicные):

Яйцо	
Удлиненная овоидная форма	Укороченная, иногда почти шаровидная или линзовидная форма
Ячеистый хорин	Бесструктурный хорин
Наличие жгутика	Отсутствие жгутика
Личинка	
Темнополосатая или пятнистая спинка	Одноцветная спинка
Пальцевидные, недифференцированные, слабо склеротизованные сади и по бокам спинные и боковые выросты стигмального поля	Удлиненно-конические, дифференцированные и более или менее склеротизованные (иногда модифицированные в шиш) или даже редуцированные спинные и боковые выросты стигмального поля ⁵
Бахромка ресничек по краям стигмального поля	Далеко идущая редукция или отсутствие бахромок ресничек по краям стигмального поля
Жаберные мешки на подталкивателе	Редукция или отсутствие жаберных мешков на подталкивателе

⁵ Ссылаясь на то, что у личинок бибионид спинные и боковые выросты стигмального поля тоже удлиненно-конические, Теовальд (Theowald, 1957а) считает такую форму их у долгоножек наиболее примитивной. С этим нельзя согласиться, так как форма этих выростов у первичнопочвенных личинок бибионид и у вторичнопочвенных личинок долгоножек, происшедших от водных и полуводных форм, является не гомологичной, а аналогичной, и возникла конвергентно вследствие приспособления к сходным условиям существования в плотном субстрате. Гомологичными в этом случае можно считать лишь такие неадаптивные признаки, как топография и количество циркумстигмальных выростов.

Развитые параанальные выросты

Сближенные вторая и третья (от края) макрохеты в поперечных рядах на спинке брюшка

Недоразвитые или полностью редуцированные параанальные выросты

Раздвинутые вторая и третья (от края) макрохеты в поперечных рядах на спинке брюшка

Куколка

Мелкие шипики в поперечных рядах на сегментах брюшка и изменчивое количество их

Крупные шипы в поперечных рядах на сегментах брюшка и более или менее стабильное количество их

Взрослая фаза

Светлая пигментация
Рудиментарные глазки
Почти цилиндрические или пиловидные членики жгутика усиков

Темная пигментация
Отсутствие глазков
Модифицированные (утолщенные при основании и вырезанные снизу или гребенчатые) членики жгутика усиков

Беспорядочно разбросанные щетинки на жгутике усиков
Макротрихии на крыловой пластинке
Наличие жилки sc_1 или сверхнормативных поперечных жилок
Поперечнополосатые или пятнистые крылья
Сидячая ячейка M_1

Собранные в розетки щетинки на жгутике усиков
Голая крыловая пластинка
Отсутствие жилки sc_1 и сверхнормативных поперечных жилок
Одноцветные крылья

Необычайно длинные и тонкие (нитевидные) ноги
Шов между тергитом и стернитом IX сегмента самца
Явственно дифференцированные гонокоситы самца

Стебельчатая ячейка M_1 или полное слияние жилок m_1 и m_2
Более короткие и толстые (не нитевидные) ноги
Спаянный в цельное генитальное кольцо IX сегмент самца
Неявственно (частично) дифференцированные или редуцированные гонокоситы самца

Простые гоностили самца

Усложненные или, наоборот, редуцированные гоностили самца

Простой VIII стернит самца

Усложненный (с придатками или выступами) VIII стернит самца

Удлиненный склеротизованный яйцеклад с развитыми вальвами у самки

Укороченный мясистый яйцеклад с редуцированными вальвами или видоизмененными церками у самки

Нормальный IX тергит самки

Редуцированный IX тергит самки

Биология

Гидро- и гигрофилия
Откладка яиц в воду, мокрый ил и мох или по одному в верхний слой влажной почвы

Мезо- и ксерофилия
Откладка яиц «гнездами» в более глубокие слои умеренно влажной и сухой почвы или, наоборот, разбрасывание их на ее поверхности

Развитие преимагинальных фаз в воде или насыщенном водой субстрате (болото, полупогруженные мхи)

Развитие преимагинальных фаз в более или менее сухой почве, в сухих мхах или гнилой древесине

Питание личинок продуктами органического разложения или мхами

Тенденция к питанию живыми высшими растениями или древесиной

Би- или поливольтинный цикл развития
Развитие без диапаузы

Моновольтинный цикл развития
Развитие с диапаузой

Наибольшим количеством плезиоморфных признаков характеризуются нитконогие долгоножки (подсем. *Dolichopezinae*), к числу которых в Палеарктике относятся роды *Dolichopeza*, *Oropeza* и *Macgregoromyia*. Лишь у тропического рода *Megistocera* все преимагинальное развитие происходит непосредственно в воде (Rogers, 1949). Типично водные личинки *Megistocera* имеют наиболее примитивное строение стигмального поля, возможно, унаследованное еще от архаических мезозойских типулоидных (рис. 110). Их стигмальная площадка окружена бахромкой очень длинных ресничек, заходящей также на

необычайно длинные пальцевидные циркумстигмальные выросты. Крылья у взрослых *Megistocera* довольно густо покрыты макротрихиями, защищающими их от смачивания водой. Тесная связь *Megistocera* с водной средой проявляется еще в том, что в имагинальной фазе они могут садиться для отдыха и откладки яиц непосредственно на воду, опираясь на ее поверхностную пленку необычайно длинными и тонкими ногами.

Как наиболее плезиоморфная группа, роды семейства *Dolichopezinae* имеют много общего с лимонидами, что проявляется у них в особенностях строения

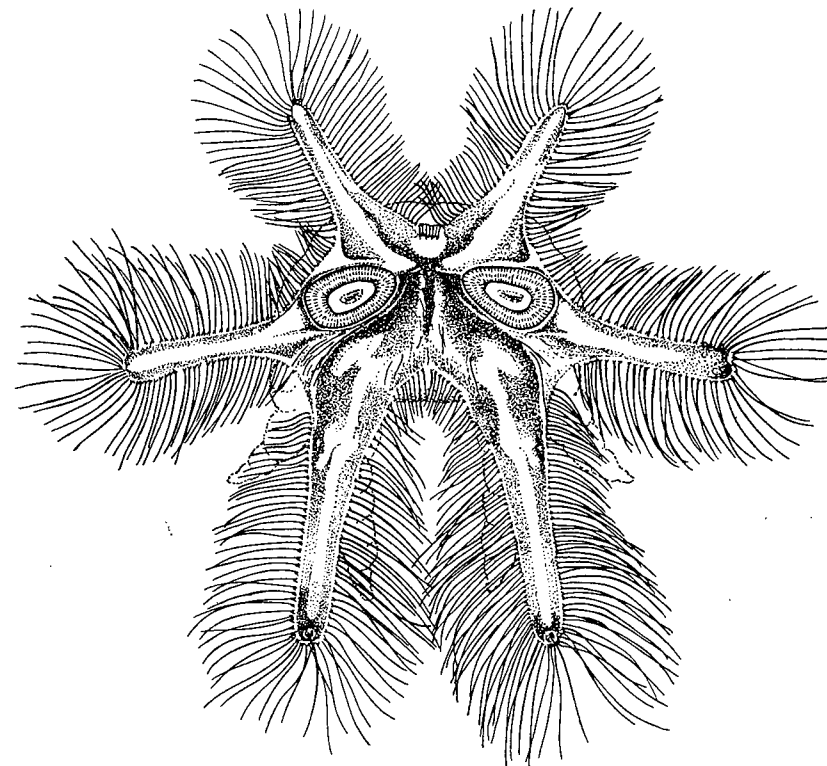


Рис. 110. Стигмальное поле личинки *Megistocera filipes* F. По Роджерсу.

анального сегмента личинок I возраста (*Oropeza*), в прямых вершинах чехликов нижнечелюстных щупиков куколок (*Brachypremna*), а также в сильно упрощенном строении гипопитгия (*Megistocera* и др.) и наличии на крыльях многих видов нормально развитой sc_1 .

Филогенетические взаимоотношения рода *Macgregoromyia* вследствие его крайне недостаточной изученности еще совершенно неясны. Что касается родов *Oropeza* и *Dolichopeza*, то они принадлежат к более апоморфным группам нитконогих. Они обособились, вероятно, где-то в середине мела и специализировались далее в направлении адаптации к более аридным условиям существования. Развиваются *Oropeza* и *Dolichopeza* уже не в воде, а в полуводных и наземных мхах различной степени увлажнения; личинки имеют удлиненные, приближенно конические циркумстигмальные выросты, короткие реснички по краям стигмального поля, сравнительно короткие жаберные мешки и апоморфный тип хетотаксии, куколки — крючковидно загнутые на конце чехлики нижнечелюстных щупиков, характерные для большинства долгоножек, а имаго — редуцированную жилку r_2 и стебельчатую ячейку M_1 . Таким образом, во многих отношениях они даже более апоморфны, чем некоторые роды из в целом более высокоспециализованного подсемейства *Tipulinae*.

Из родов *Ororeza* и *Dolichoreza* первый менее апоморфен, чем второй. У *Ororeza* личинки имеют еще хорошо обособленные спинные выросты стигмального поля, обнаруживающие у *Dolichoreza* тенденцию к слиянию; у имаго *Ororeza* дискоидальная ячейка замкнута, а у *Dolichoreza* вследствие упрощения жилкования, выражающегося в частичной редукции жилки m_3 , открыта; наконец, у самцов многих восточноазиатских и североамериканских *Ororeza* еще сохранились стержневидные выступы админикулума, соединяющие его с везикой (Byers, 1961), тогда как у *Dolichoreza* они или сильно редуцированы (неарктический *D. americana* Needh.), или отсутствуют (*D. albipes* Ström и другие европейские виды). Поэтому более логично думать, что род *Dolichoreza* обособился от рода *Ororeza* или какой-то очень близкой к последнему родовой группы, а не наоборот.

Отличаясь от нитконогих в целом более высокой апоморфностью, подсемейство пильчато- и мутовчатоусых долгоножек (Tipulinae) включает, однако, и ряд плезиоморфных комплексов, которые обнаруживают близкие черты родства с нитконогими, указывающие на его происхождение от общего с ними корня или, что даже более вероятно, непосредственно от них.

Весьма близок к архаическим нитконогим, например, род *Prionocera*. Личинки его видов живут в насыщенной водой почве среди корней болотных растений (Theowald, 1957a) или непосредственно в воде (Nielsen и др., 1954). Строение их анального сегмента характеризуется такой же высокой плезиоморфностью, как и в упоминавшемся выше роде *Megistocera*. Куколки *Prionocera* имеют на брюшке многочисленные очень мелкие шипики, что свойственно плезиоморфным формам долгоножек, а имаго характеризуются наличием рудиментарных простых глазок и простым строением гипопигия (Tjeder, 1948) и этим напоминают как *Dolichopezinae*, так и лимонид. Взрослым *Prionocera* свойственны, однако, и некоторые апоморфные черты. Жилкование крыльев у них, например, типичное для большинства апоморфных Tipulinae. Некоторые другие признаки, в том числе темная пигментация и волосатость тела, развитие в болотах северного типа, а также распространение преимущественно в высоких широтах, населенных геологически сравнительно молодой фауной, тоже указывает на относительно высокую апоморфность рода *Prionocera*, сформировавшегося, по-видимому, не раньше конца неогена и достигшего расцвета, возможно, лишь в плейстоцене. Такую комбинацию плезио- и апоморфных свойств можно рассматривать как свидетельство того, что род *Prionocera* филогенетически связан с какими-то достаточно древними и примитивными, близкими к архаическим *Dolichopezinae* группами Tipulinae, которые обособились от нитконогих еще в мелу, существовали как самостоятельная генеалогическая ветвь в течение палеогена, а с началом новой геократической фазы в неогене вымерли. При этом от них осталась лишь небольшая специализованная боковая ветвь (рис. 111), которая и развилась в род *Prionocera*, приспособившись к существованию в условиях холодного климата севера бореальной зоны и высоких широт.

От близких к нитконогим первичных групп Tipulinae еще в мелу, вероятно, обособились также анцестральные формы всех других локализованных родов этого подсемейства, включая *Ctenacroscelis*, *Tipulodina* и *Indotipula*, а также предки *Nigrotipula*, *Tipula* и *Nephrotoma*, образующих в современной типулид-ной фауне естественный комплекс.

Роды *Ctenacroscelis*, *Tipulodina* и *Indotipula* характеризуются высокой степенью плезиоморфизма. В связи с недостаточной их изученностью как в имагинальной, так и особенно в преимагинальных фазах, их филогенетические взаимоотношения между собою и с их возможными предками совершенно неясны.

Род *Nigrotipula* в личиночной фазе характеризуется сочетанием плезио- и апоморфных признаков. Плезиоморфным является, например, наличие у его личинок остатков редуцированной бахромки ресничек по нижнему краю стигмального поля, апоморфным — отсутствие каких-либо других явственных

гидро- или по меньшей мере гигроморфных адаптаций и геобионтный образ жизни. Взрослые *Nigrotipula* сохранили достаточно плезиоморфное жилкование крыльев с сидячей или же лишь очень коротко и неявственно стебельчатой ячейкой M_1 ; гипопигий самца у них простого сегментального строения. Все это указывает на происхождение рода от каких-то примитивных и древних групп Tipulinae, имевших, возможно, еще геобионтных личинок. Интересно, что у видов *Nigrotipula* наблюдается комбинация ряда признаков, общих с родами *Tipula* и *Nephrotoma*. С первым их сближает дистализованное размещение вершины жилки sc_2 относительно основания, формула шпор (1—2—2) и целиком

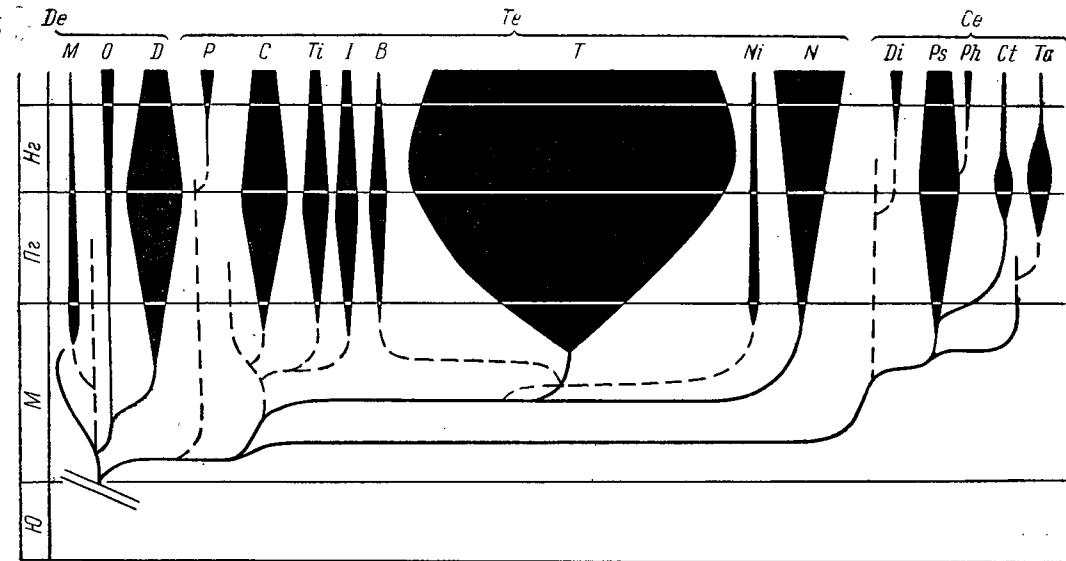


Рис. 111. Гипотетическая схема филогенетических взаимоотношений подсемейств и родов палеарктических долгоножек. По Савченко, с дополнениями.

De — Dolichopezinae, Te — Tipulinae, Ce — Ctenophorinae, M — *Macgregoromyia*, O — *Ororeza*, D — *Dolichoreza*, P — *Prionocera*, C — *Ctenacroscelis*, Ti — *Tipulodina*, I — *Indotipula*, B — *Brithura*, T — *Tipula*, Ni — *Nigrotipula*, N — *Nephrotoma*, D — *Dictendia*, Ps — *Pseliophora*, Ph — *Phorocenia*, Ct — *Ctenophora*, Ta — *Tanyptera*. Остальные обозначения как на рис. 108.

перепончатый переднегрудной сегмент личинки, со вторым — короткое рыльце, сидячая M_1 , усаженная микроскопическими шипиками выемка на вершине IX тергита самца и формула тергальных шипов у куколки. Можно предполагать, что анцестральные формы рода *Nigrotipula* обособились от общего генеалогического ствола Tipulinae раньше, чем от него дифференцировались роды *Tipula* и *Nephrotoma*, и что эти давно вымершие анцестральные формы еще не имели апоморфных признаков, выработавшихся позже у рода *Nigrotipula* в процессе его становления и приспособления к геобионтному образу жизни на фоне превращения палеогеновых болот в современные торфяные.

Не вызывает сомнений монофилетическое происхождение родов *Tipula* и *Nephrotoma*, имеющих ряд общих черт организации как с *Dolichopezinae*, так и друг с другом. В частности, общие для них такие признаки, как тип окраски тела и место разветвления медиальной жилки, считающиеся наиболее специфическими для этих родов. Так, лаково-блестящее тело свойственно не только роду *Nephrotoma*, но и некоторым типичным по совокупности других признаков видам *Tipula* из палеарктического подрода *Dendrotipula* (например, северокитайский *T. hoi* Al.) и особенно внепалеарктическим подкладам *Nobilitipula* Al. и *Microtipula* Al. С другой стороны, дистализованное положение места ответвления жилок m_4 и m_{cu} от жилки m_{3+4} непосредственно в пределах дискоидальной ячейки не является абсолютной монополией рода *Tipula*, поскольку

оно наблюдается и у отдельных палеарктических (Edwards, 1928) и эфиопских видов *Nephrotoma* (Alexander, 1964).

Род *Tipula*, по-видимому, обособился в мелу непосредственно от основного генеалогического ствола *Tipulinae* и уже в конце палеогена или в начале неогена достиг наибольшей в семействе дифференциации и политипичности (рис. 111, 112). Что касается *Nephrotoma*, то он, имея общее с *Tipula* происхождение, обособился в конце мезозоя, очевидно, не непосредственно от рода *Tipula*, а от какой-то промежуточной, более плезиоморфной вымершей группы, возможно, близкой к описанному Александром (Alexander, 1931b) из балтийского янтаря подроду *Electrotipula*, единственный известный вид которого (*E. pinetorum* Al.) своеобразно сочетает в жилковании крыльев особенности родов *Tipula* и *Nephrotoma*.

Несмотря на достаточно высокий уровень экологической специализации, геобионтный род *Nephrotoma* не достиг объема и степени дифференциации рода *Tipula*, что, возможно, объясняется, с одной стороны, несколько меньшим геологическим возрастом, а другой — более узким диапазоном экологической адаптации. Почти полное отсутствие в палеонтологических материалах ископаемых видов *Nephrotoma* можно толковать как свидетельство того, что в геологическом прошлом он никогда не был очень обширным и, возможно, еще не достиг такого расцвета, как в современной фауне.

Предположительно от рода *Tipula* в конце мезозоя обособился в высшей степени aberrantный род *Brithura*, характеризующийся сочетанием плезиоморфных (наличие жилки sc_1 , пятнистость крыльев) и апоморфных признаков (модификация костального края крыльев у самцов, редукция жилки $r-m$). Будучи ближе всего к под родам *Nippotipula* Mats. и *Bellardina* Edw. (Савченко, 1961а), он, возможно, произошел от общих с ними анцестральных форм, но пошел дальше их в направлении специализации и таксономической изоляции.

Наиболее апоморфный в семействе естественный комплекс гребенчатоусых долгоножек (подсем. *Stenophaginae*) характеризуется высоким уровнем экологической специализации: личинки их — облигатные сапроксилобионты, а в роде *Tanyptera* Latr. — факультативно даже настоящие ксилобионты. Явственно выраженный апоморфизм свойствен гребенчатоусым долгоножкам и в имагинальной фазе. Например, в роде *Stenophora* Mg. очень усложненным, апоморфным является строение гоностилей, а в роде *Tanyptera* — всего гипопигия в целом. Однако у представителей этого подсемейства имеется и немало плезиоморфных признаков: короткое рыльце, часто сидячая или лишь очень коротко стебельчатая ячейка M_1 , иногда опушенная крыловая пластинка, сравнительно простые гоноплевриты у самцов, примитивный тип хетотаксии у личинок и куколок. С филогенетической точки зрения особенно большое значение имеет такой плезиоморфный признак, как наличие у некоторых личинок *Stenophaginae* бахромки ресничек по краям стигмального поля (*Stenophora*). Он указывает на происхождение гребенчатоусых не от апоморфных геобионтных, а от плезиоморфных гело- или даже гидробионтных групп семейства. Поэтому кажется вероятным, что гребенчатоусые развились из примитивных земноводных или полуводных анцестральных форм, которые обособились в мезозое от нитконогих, а позже дали начало как пильчато- и мутовчатоусым, так и гребенчатоусым долгоножкам (рис. 111).

Первые архаические гребенчатоусые, подобно современным *Dictenidia*, имели, по-видимому, на члениках жгутика усиков самца по два непарных боковых отростка, которые образовались за счет одностороннего разрастания проксимальных и дистальных утолщений члеников жгутика, свойственных многим *Tipulinae*, и смещения на вершины этих отростков жестких щетинок, находящихся у большинства *Tipulinae* на основаниях члеников жгутика. В процессе дальнейшей эволюции и усложнения усиков за счет расщепления на каждом членике жгутика одного или обоих отростков возникли формы с тремя (*Tany-*

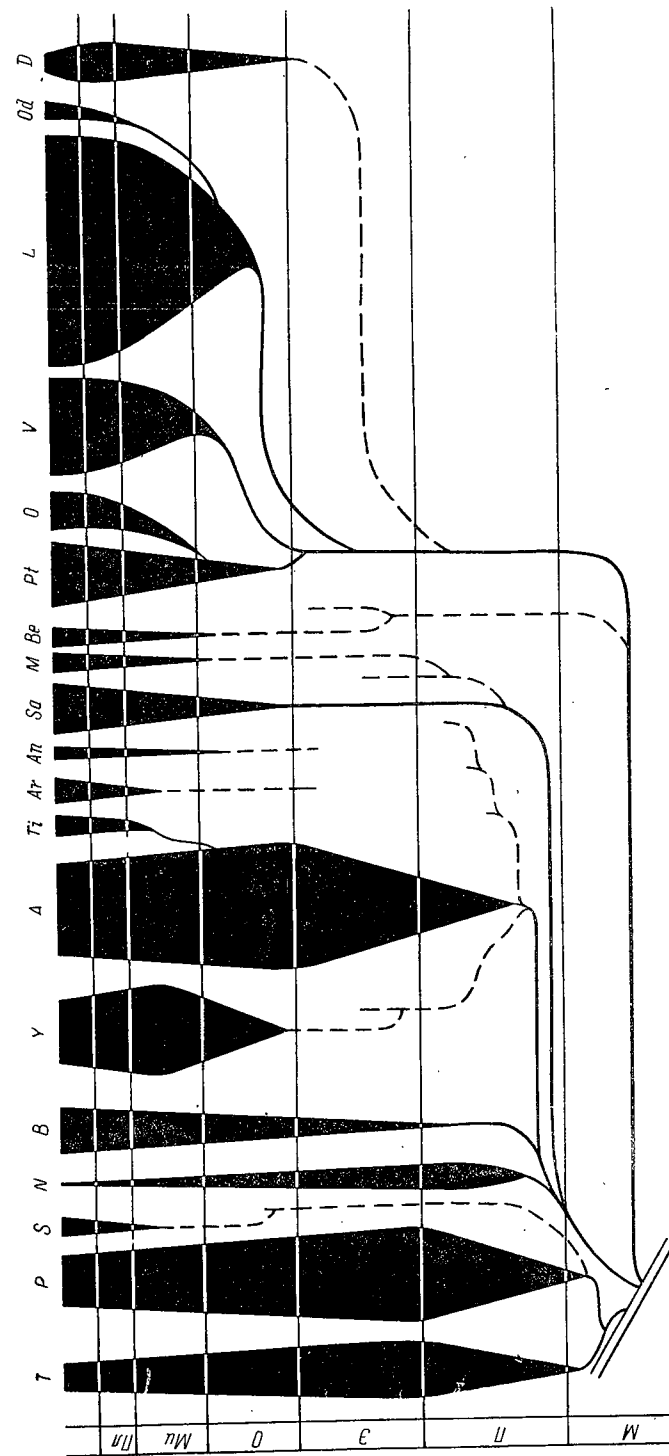


Рис. 112. Филогенетическая схема взаимоотношений палеарктических подродов рода *Tipula* L. По Савченко, с дополнениями.

Геохронологическая периодизация: М — мел, П — палеоген, Э — эоцен, О — олигоцен, Му — миоцен, Па — палеоцен; подроды: Т — *Trichotipula*, P — *Platytipula*, S — *Schummeia*, N — *Nippotipula*, B — *Bellardina*, Y — *Yamatotipula*, A — *Acutipula*, Ti — *Tipula* (s. str.), Ar — *Arctotipula*, An — *Angarotipula*, Sa — *Savitskenskia*, M — *Mediotipula*, Be — *Bellardina*, Pt — *Pterelactisus*, O — *Orcomyza*, V — *Vesitplex*, L — *Lunatipula*, Od — *Odonatiscia*, D — *Dendrotipula*.

ptera) или четырьмя отростками на члениках усиков (*Pselliophora*, *Ctenophora*, *Phoroctenia* Соq.).

Несмотря на ряд плезиоморфных признаков (строение усиков, макротрихии на крыловой пластинке, хорошо развитые циркумстигмальные выросты личинки), род *Dictenidia* не может рассматриваться как первичное звено эволюционного ряда гребенчатоусых, так как он имеет лишь нерезко выраженные таксономические связи с палеотропической фауной земной суши, а в личиночной фазе более апоморфен, чем, например, род *Ctenophora*. Судя по географическому распространению рода *Dictenidia*, это лишь малоспециализованная боковая ветвь каких-то более архаических вымерших групп гребенчатоусых, обособившаяся от них в северном полушарии не раньше конца палеогена или даже в неогене.

Наиболее плезиоморфным среди палеарктических гребенчатоусых является род *Pselliophora*, который образует с родами *Ctenophora* и *Phoroctenia* естественный комплекс, произошедший от общих анцестральных форм с двумя боковыми отростками на члениках жгутика усиков самца. Род *Pselliophora* сложился в самостоятельный таксон, возможно, еще в мезозое, на что косвенно указывает его почти глобальное распространение. Позже от него обособились более апоморфные роды *Ctenophora* и *Phoroctenia*, из которых первый, связанный генетически с наиболее архаическими *Pselliophora*, имеет, вероятно, поздне-мезозойский или раннепалеогеновый возраст, а второй представляет собою ветвь специализованных *Pselliophora*, которая дифференцировалась в таксон родового ранга скорее всего во второй половине неогена, когда под влиянием ухудшения климата в умеренных широтах Голарктики термо- и гигрофильный род *Pselliophora* должен был либо перестроиться, либо вовсе исчезнуть из региональной фауны.

Апоморфный род *Tanyptera*, имеющий примерно палеогеновый возраст, произошел, очевидно, от тех же предков, что и другие роды подсемейства, но специализировался гораздо сильнее, приспособившись в личиночной фазе, габитуально очень напоминающей таковую жуков-усачей, к жизни не только в гниющей, но и в еще твердой древесине.

Филогенетические взаимоотношения между подродовыми и видовыми группировками в пределах отдельных родов долгоножек выяснены еще крайне недостаточно и могут быть поэтому охарактеризованы лишь в самых общих чертах.

Апоморфный номинативный подрод рода *Dolichozepe*, очевидно, является дериватом более плезиоморфных и древних подродовых групп, близких к восточноазиатским подкладам *Neozepe* и *Sinorozepe*, отдельные виды которых еще сохранили такие примитивные признаки, как пятнистость крыльев и наличие макротрихий на крыловой пластинке, полностью утраченные номинативным подродом.

Точно так же в роде *Prionocera* высокоширотная апоморфная видовая группа «*serricornis*», характеризующаяся резко пильчатым жгутиком усиков самцов и гипертрофированным волосатым покровом тела, произошла, по-видимому, от предков, родственных плезиоморфной бореальной видовой группе «*subsericornis*», для которой характерны очень слабо пильчатые усики самцов и сравнительно слабо развитый волосатый покров.

Наиболее распространенный в Палеарктике вид рода *Nigrotipula* (*N. nigra*) достаточно апоморфен. Он имеет темную пигментацию тела и сложное строение гоноплевритов самцов. У родственных плезиоморфных видов, локализованных географически в юго-зап. Азии, тело, как правило, рыжевато-желтое, а гоноплевриты самцов простые.

В границах рода *Tipula* (рис. 112) наиболее плезиоморфны в палеарктической фауне подклады *Trichotipula* Al. и *Platytipula* Mats., жилкованием крыльев и строением гипопигия самцов очень напоминающие нитконогих долгоножек. Александер (Alexander, 1926b) считает, например, что некоторые восточноазиатские виды подклада *Platytipula*, который обособился в самостоятельный

таксон, по-видимому, еще в мелу, находятся в непосредственной родственной связи с нитконогими долгоножками.

Сравнительно апоморфным и молодым ответвлением подклада *Platytipula* (или какой-то близкородственной ему вымершей подкладовой группы рода *Tipula*) является подклад *Schummelia* Edw. (s. str.), возраст которого по меньшей мере эоценовый. На близость подкладов *Platytipula* и *Schummelia*, иногда даже объединяемых в один таксон (Alexander, 1965с), указывают особенности жилкования крыльев и строения гипопигия самцов.

От архаических мезозойских ветвей рода *Tipula* произошли и анцестральные формы подкладов *Acutipula* Al., *Yamatotipula* и *Tipula* s. str., образующих единый комплекс, который, по Теовальду (Theowald, 1957), возможно, заслуживает даже родового ранга и характеризуется рядом плезиоморфных особенностей, в частности гелобионтными и факультативно гидробионтными или же близкими к ним примитивными геобионтными личинками. Наиболее плезиоморфным и древним из них является, вероятно, подклад *Acutipula*, существующий по меньшей мере с нижнего палеогена. От общих с ним анцестральных форм, начиная с олигоцена, параллельно развивался подклад *Yamatotipula*. Есть основания предполагать, что в миоцене от *Acutipula* обособился подклад *Tipula* s. str. — наиболее апоморфный в этом комплексе (Савченко, 1961а). Кроме сходного строения анального сегмента личинок и хетотаксии куколок, все подклады этого комплекса имеют также сходное строение IX тергита и гоноплевритов самцов. За исключением наиболее специализованного геобионтного подклада *Tipula* s. str., все они достигали, по-видимому, максимального расцвета еще в конце палеогена или в миоцене, на что указывает разнообразие их архаических форм в фауне Юго-Вост. Азии.

Вероятно, от общих с комплексом *Acutipula*—*Yamatotipula*—*Tipula* s. str. архаических анцестральных форм произошли и плезиоморфные подклады *Nigrotipula* и *Bellardina*, имеющие предположительно первый—палеоценовый, а второй — по меньшей мере олиго- или даже эоценовый возраст.

Таксономически изолированное и филогенетически неопределенное положение в пределах рода *Tipula* занимают подклады *Savtshenkia*, *Mediotipula* Pierre и *Beringotipula* Sav. Наличие у личинок *Savtshenkia*, эволюция которых шла в ксероморфном направлении, рудиментарных жаберных мешков на подталкивателе и бахромки ресничек вокруг стигмального поля указывает на происхождение этого подклада от плезиоморфных гело- или гидробионтных групп рода *Tipula*. Характерный добавочный выступ перед вершиной вальв куколок самок, который известен еще в роде *Dolichozepe*, сближает подклад *Savtshenkia* даже с последним. Интересно, что сходный выступ есть также у куколок самок из подклада *Mediotipula*, виды которого по ряду других признаков характеризуются сравнительно высокой апоморфностью. Поэтому и *Mediotipula*, несмотря на их значительную специализацию, следует, очевидно, выводить из архаических групп рода *Tipula*. Это же касается и подклада *Beringotipula*, личинки которого наряду с таким апоморфным признаком, как сильная склеротизация задней поверхности циркумстигмальных выростов, сохранили и примитивные признаки, в частности бахромку ресничек вокруг стигмального поля.

О подкладах *Angarotipula* и *Arctotipula* Al. можно лишь сказать, что они, несмотря на их сравнительно небольшой (вероятно, миоценовый) геологический возраст, филогенетически, по-видимому, связаны с архаическими и плезиоморфными гело- и гидробионтными группами рода *Tipula*, хотя далеко уклонились от них в сторону специализации по ряду таксономически важных признаков. Габитуально и по строению гипопигия самцов наиболее примитивные *Angarotipula* (например, *T. rubzovi* Sav.) несколько напоминают специализованных аберрантных *Platytipula* (например, *T. melanoceros* Schumm.). Что касается *Arctotipula*, то по строению IX тергита и гоноплевритов самцов они приближаются не столько к другим подкладам рода *Tipula*, сколько к тропическому роду *Ctenacroscelis*.

Совершенно неясны филогенетические связи подрода *Formotipula* Mats., который не включен по этой причине в филогенетическую схему на рис. 112. Судя по его таксономической изоляции, а также современному ареалу (Юго-Вост. Азия), он должен быть отнесен к более архаическим группам рода *Tipula*, возраст которых восходит к палеогену или даже к мелу, по совокупности же основных морфологических признаков (темная пигментация, полная редукция гоностилей у самцов, далеко зашедшая модификация яйцеклада у самок) — к числу наиболее апоморфных и соответственно молодых из них.

Особую, высоко апоморфную филогенетическую ветвь в роде *Tipula* образуют геологически сравнительно молодые подроды *Pterelachisus*, *Oreomyza*, *Vestiplex*, *Lunatipula* и *Odonatisca*, комплекс которых, возможно, тоже заслуживает родовой квалификации (Theowald, 1957a). О близости этих подродов, которые начали формироваться, по-видимому, в олигоцене или в миоцене, развивались в ксероморфном направлении и достигли значительного расцвета лишь в конце неогена (а *Lunatipula* и *Odonatisca*, возможно, и позже) свидетельствует ряд общих признаков: жилкование и рисунок крыльев, выемчатая вершина IX tergита и строение гоноплевритов самцов, геобионтный тип личинок, имеющих более или менее склеротизованную заднюю поверхность спинных и боковых выростов стигмального поля, крупные и немногочисленные шипы на брюшке куколок и пр. (Савченко, 1964a). Характеризуясь достаточно высокой апоморфностью, эти подроды сохраняют, однако, и некоторые плезиоморфные особенности, например примитивный тип хетотаксии личинок, унаследованный ими от их предков, которыми были, по-видимому, не специализованные, а более архаические группы рода *Tipula*.

Ближе к анцестральным формам стоят подроды *Pterelachisus* и *Oreomyza*, из которых второй — прямой дериват первого. Непосредственное родство их можно, например, наглядно проследить на таких видах, как *T. (P.) mutilla* Wahlg. и *T. (O.) trifasciata* Lw., которые имеют много общего как в строении гипопигия самцов, так и в жилковании крыльев (Савченко, 1964a).

Обособление подрода *Vestiplex* от одного филогенетического корня с подродом *Pterelachisus* тоже не вызывает сомнений. И до настоящего времени в Вост. Азии существуют переходные формы (например, *T. ambigua* Sav.), которые трудно с уверенностью отнести к какому-либо одному из этих двух подродов, так как по строению яйцеклада самки они ближе к первому, а по строению гипопигия самцов — ко второму (Савченко, 1964a).

Несколько более изолирован подрод *Lunatipula*, анцестральные формы которого обособились от общей для всего комплекса филогенетической ветви, вероятно, несколько раньше ее расщепления на подроды *Pterelachisus* и *Vestiplex*. Непосредственно от подрода *Lunatipula* в неогене, по-видимому, дифференцировался подрод *Odonatisca* — наиболее ксерофильный и молодой в комплексе. Его близкие филогенетические связи с подродом *Lunatipula* наглядно подтверждаются особенностями строения их личинок и куколок. Так, личинки *Odonatisca* имеют такие же полностью склеротизованные крючковидные спинные и боковые выросты стигмального поля, как и личинки более специализованных видов группы «*livida*» из подрода *Lunatipula*, а куколки их по строению мало отличаются от куколок видов средиземноморской группы «*falcata*» из того же подрода. Вершинный непарный придаток VIII стернита брюшка самцов *Odonatisca* можно легко вывести из гомологичного, хотя и менее развитого полушероховатого образования видов группы «*falcata*».

Высокой апоморфностью характеризуется подрод *Dendrotipula*, который дифференцировался, вероятно, в олигоцене, достиг наибольшего развития в миоцене и пошел очень далеко в направлении приспособления личинок к питанию за счет гнилой древесины лиственных пород. Такие апоморфные особенности, как редукция циркумстигмальных выростов у личинки и удлинение среднегрудных дыхательных трубочек у куколки, общи у подрода *Dendrotipula* с гребенчатогусыми долгоножками. Однако непосредственной филогенетической связи между ними нет, так как у *Dendrotipula* личинки лишены бахромки ресни-

чек вокруг стигмального поля и, следовательно, более апоморфны, чем личинки *Stenophora* из гребенчатогусых, у которых такая бахромка есть.

Теовальд (Theowald, 1957a) указывает на близкое родство подрода *Dendrotipula* с подродами *Pterelachisus* и *Oreomyza*, проявляющееся в строении анального сегмента их личинок и куколок, о родстве этих трех подродов свидетельствует и плезиоморфный тип хетотаксии их личинок. Таким образом, можно предположить, что анцестральные формы *Dendrotipula* обособились от общей с подродами *Pterelachisus* и *Oreomyza* филогенетической ветви рода *Tipula*, причем это произошло, очевидно, несколько раньше дивергенции ее на подроды *Lunatipula* и *Vestiplex* (рис. 112).

В связи с крайней нечеткой дифференциацией рода *Nephrotoma* на отдельные группы как в имагинальной, так и особенно в личиночной фазе, очень трудно сказать что-либо определенное об их филогенетических отношениях. Можно лишь предположить, что среди его палеарктических представителей наиболее плезиоморфны светлоокрашенные восточноазиатские виды из групп «*sinensis*», «*impigra*», «*analis*» и «*scurra*», а наиболее апоморфны виды из группы «*scalaris-crocata*», характеризующиеся тенденцией к развитию темной пигментации, а некоторые (*N. rossica*) — и к жизни на открытых остепненных пространствах в сравнительно сухих условиях.

Род *Dictenidia* представлен в большей части Палеарктики одним довольно апоморфным видом (*D. bimaculata* L.) с более сложным строением гипопигия самца, чем у ряда светлоокрашенных видов рода, сосредоточенных в Юго-Вост. Азии. Этот вид по сравнению с другими более плезиоморфными *Dictenidia* представляет собою, возможно, более молодую и специализованную ветвь.

Род *Pselliophora* таксономически слишком недостаточно изучен, чтобы можно было судить о филогенетических взаимоотношениях между его отдельными видовыми группами. По-видимому, к числу более плезиоморфных относятся виды этого рода, имеющие зачерненные или пестрые крылья (например, *P. bifascipennis* Brun.), а к числу более апоморфных — виды с непигментированными одноцветными крыльями (например, *P. xanthopimpla* End.).

В пределах рода *Stenophora* по строению преимагинальных фаз более плезиоморфны виды группы «*pectinicornis-guttata*», у личинок которых циркумстигмальные выросты хорошо развиты, а апоморфны — виды группы «*fastuosa-festiva*» с редуцированными циркумстигмальными выростами. По имагинальным признакам обе эти группы связывает как переходная форма *C. elegans* Mg. Однако неясно, в каком направлении шла эволюция: от первой группы ко второй или наоборот. Более вероятным представляется второй вариант, т. е. в целом группа «*fastuosa-festiva*» свойственна более древней фауне Юго-Вост. Азии, а группа «*pectinicornis-guttata*» — сравнительно молодой бореальной фауне.

Вполне определенны филогенетические отношения в пределах рода *Tanyptera*. Евросибирские виды его (*T. atrata*, *T. nigricornis*) — это наиболее молодая апоморфная ветвь, характеризующаяся высокоспециализованным строением гипопигия самцов, который очень узким просветом и почти горизонтальным размещением стилей в генитальной камере принципиально отличается от этого же органа в других группах долгоножек. Эта ветвь развивалась в умеренных широтах из плезиоморфных восточноазиатских видов рода, имеющих гипопигий обычного для долгоножек типа, т. е. с достаточно широким просветом и более или менее вертикальным размещением стилей. Между обеими группами в современной фауне еще существует переходная форма. Это — мелкий и довольно редкий *T. parva*, распространенный на юге Приморского края и в Японии (Савченко, 1965в).

Максимальный расцвет родов *Stenophora* и *Tanyptera* был, по-видимому, в неогене, когда широколиственные леса тургайского типа, с которыми эти роды связаны экологически и трофически, имели почти трансконтинентальное распространение в умеренных широтах Евразии и проникали значительно дальше на север, чем теперь.

СИСТЕМА И КЛАССИФИКАЦИЯ

Современная система долгоножек, которая еще совершенно недостаточно разработана, является в основном имагинальной, так как базируется почти исключительно на морфологических особенностях взрослых насекомых. Лишь в последнее время были сделаны первые попытки использовать для улучшений системы отдельных групп семейства также личиночные, куколочные и отчасти биологические признаки (Theowald, 1957a; Савченко, 1961a, 1964a, 1966a).

Даже в отношении общего систематического статуса долгоножек до сих пор нет согласия между различными исследователями. Начиная с Латрейля (Latreille, 1802—1803), установившего семейство Tipulidae для линнеевского рода *Tipula*, в течение XIX века большинство исследователей трактовало его широко, включая в него, кроме собственно долгоножек, по меньшей мере еще лимонид и цилиндротомид, а иногда и трихоцерид и других типулоидных (Zetterstedt, 1842; Rondani, 1856; Schiner, 1864; Osten-Sacken, 1878, и др.). Широкой трактовки семейства Tipulidae как комплекса долгоножек, лимонид и цилиндротомид, за которыми при этом сохраняется лишь ранг подсемейств, придерживаются современные английские (Edwards, 1938; Coe et al., 1950), американские (Alexander, 1942b, 1965c) и некоторые другие исследователи (Lameere, 1936).

Вслед за Кертесом (Kertész, 1902) преобладающее большинство европейских систематиков считают долгоножек самостоятельным семейством, хотя обычно и не мотивируют своей точки зрения (Hendel, 1928, 1936—1937; Hennig, 1950; Mannheims, 1951; Theowald, 1957a; Савченко, 1961a). Только Пеус (Peus, 1952) отмечает, что такая квалификация долгоножек больше отвечает требованиям построения естественной системы типулоидных и имеет, кроме того, преимущества в отношении удобства обозрения последней.

Однако долгоножки заслуживают ранга семейства не только ради «обозреваемости», а и по другим, более принципиальным соображениям. Если рассматривать высшие таксономические единицы не как «представление, обусловленное потребностью человека в систематизации» (Peus, 1952), а как реальные категории, конкретно отражающие историю развития и современную филогенетическую структуру определенных групп организмов, то ранг долгоножек как самостоятельного семейства не должен вызывать возражений. Как уже отмечалось выше, они существенно отличаются от ближайших к ним групп типулоидных, в частности от лимонид и цилиндротомид, не говоря уже о трихоцеридах, целым комплексом признаков, а именно: морфологией всех фаз развития, строением полового аппарата самцов, формами использования среды обитания, трофическими связями и пр., что характеризует их как систематическое единство со специфическими, свойственными только ему эволюционными тенденциями. К этому следует еще добавить, что долгоножки формировались в отдельный таксон высшего ранга независимо от лимонид и цилиндротомид как координированная с ними сестринская группа, за счет различных предков, дифференцировавшихся еще среди вымерших мезозойских архитипулид. Учитывая все это, в данной работе, как и в других работах автора, за долгоножками сохраняется ранг самостоятельного, морфологически, биологически и эволюционно четко очерченного семейства.¹

В течение XIX века большинство исследователей, занимавшихся систематикой долгоножек, удовлетворялось делением установленного еще Линнеем (Linnaeus, 1758) гетерогенного рода *Tipula*, включавшего наряду с долгоножками и некоторых других типулоидных, на более мелкие и естественные роды, количество которых постепенно увеличивалось.

Классик диптерологии Мейген (Meigen, 1800) впервые выделил из линнеевского рода *Tipula* современные роды *Pales* (= *Nephrotoma* Mg., 1803) и *Flabellifera* (= *Ctenophora* Mg., 1803),² из которых первый был вскоре вторично описан Маккартом (Macquart, 1834) под названием *Pachyrrhina*. Позже Куртис (Curtis, 1825) выделил из рода *Tipula* род *Dolichozepea*, описанный также Мейгеном (Meigen, 1830) под названием *Leptina* и Маккартом (Macquart, 1846) под названием *Apeilexis*, а Лёв (Loew, 1844) — род *Prionocera* (= *Stygeropsis* Lw., 1863). Часть видов мейгеновского рода *Ctenophora* Латрейль (Latreille, 1804) объединил в род *Tanyptera*, который почти через 30 лет Брюлле (Brullé, 1832) переписал под названием *Xiphura*. Для одного из видов *Ctenophora* Брюлле (Brullé, 1833) установил род *Dictenidia*, в работах других авторов фигурировавший еще под названием *Ceroctena* (Rondani, 1856) и *Dicera* (Lioy, 1863).

Кроме родов палеарктической фауны, в XIX веке различными исследователями (Wiedemann, 1828; Macquart, 1838; Loew, 1869; Osten-Sacken, 1869, 1886; Westwood, 1876; Skuse, 1890, и др.) было установлено много других, преимущественно экзотических родов семейства. Вследствие быстрого увеличения их числа возникла необходимость установления в пределах семейства долгоножек высших надродовых таксономических единиц.

Первым разрешил эту задачу, по-видимому, Кертес (Kertész, 1902), который в своем каталоге двукрылых подразделил семейство долгоножек на три подсемейства: Dolichozepeinae (нитконогих), Tipulinae (пильчато- и мутовчатоусых) и Ctenophorinae (гребенчатоусых). Из основных палеарктических родов в первое подсемейство вошел род *Dolichozepea* Curt., во второе — роды *Tipula* (+ *Nigrotipula*) и *Nephrotoma* и в третье — *Dictenidia*, *Ctenophora* и *Tanyptera* (как *Xiphura*). Это подразделение, основанное на разнице в жилковании крыльев (Dolichozepeinae, Tipulinae) или в строении жгутика усиков самцов (Tipulinae, Ctenophorinae), принимают большинство современных систематиков, в частности Эндерлейн (Enderlein, 1936), Гендель (Hendel, 1936—1937), Ву (Wu, 1940) и Маннгеймс (Mannheims, 1951, 1954a и др.); в ряде работ его придерживается и Александер (Alexander, 1942b).³

Несколько иное подразделение семейства долгоножек предложил Пьер (Pierre, 1926). Из чисто формальных соображений, не считаясь при этом с филогенетическими аспектами, он подразделил семейство на два основных отдела («дивизии»), разница между которыми сводится лишь к строению усиков. Первая «дивизия», охватывающая большинство родов семейства, — Tipulinae filicornae, которые имеют усики разного, но не гребенчатого типа; вторая, значительно меньшая — Tipulinae gamicornae — с гребенчатыми усиками (по меньшей мере у самцов). Пьеру следует Масакки (Masaki, 1933), который различал тоже две основные группы (трибы) долгоножек, относя к одной из них гребенчатоусых (Plusiomiyini)⁴, а ко второй (Tipulini) — всех прочих представителей семейства.

Нетрудно увидеть, что, по сравнению с общепринятым подразделением семейства на подсемейства, классификация Пьера и Масакки — это шаг назад, так как, основываясь только на строении усиков и игнорируя все другие мор-

² Большинство европейских диптерологов (Hendel, 1936—1937; Mannheims, 1951, 1954a и др.; Theowald, 1957a) до последнего времени придерживались в отношении долгоножек номенклатуры, предложенной Мейгеном в его работе 1800 года. Исходя из формальных соображений, английские и американские диптерологи (Edwards, 1932a, 1932b, 1932c; Stone, 1941, и др.) выдвинули ряд возражений против нее, считая более правомочной номенклатуру того же Мейгена, предложенную им в 1803 году. В 1963 году последняя была узаконена как рекомендуемая Международной комиссией по зоологической номенклатуре (см.: Bull. zool. Nomencl., 1963, vol. 80, p. 339). В целях обеспечения единообразия диптерологической номенклатуры в этом выпуске «Фауны СССР» автор придерживается рекомендаций Международной комиссии.

³ У Александера и других систематиков, считающих долгоножек подсемейством, последние квалифицируются как трибы.

⁴ От тропического рода *Plusiomyia* Skuse.

¹ Интересно отметить, что, по Геннигу (Hennig, 1950), долгоножки, как очень древняя и дифференцированная группа, заслуживают по сравнению с другими семействами двукрылых насекомых даже еще более высокого таксономического ранга.

фологические, биологические и географические признаки, она отличается большей искусственностью. Например, по Масаки, палеарктические гребенчатоусые, у которых гребенчатыми усиками обладают только самцы, входят в одну систематическую группу с рядом тропических родов ложногребенчатоусых, имеющих гребенчатые усики у обоих полов, но по комплексу прочих признаков стоящих ближе не к палеарктическим гребенчатоусым, а к мутовчатоусым долгоножкам (Osten-Sacken, 1886). Несмотря на самобытность Dolichopezinae и большую, возможно даже решающую роль, которую они сыграли в эволюции семейства на первых этапах его становления, Пьер ограничивает таксономическое значение нитконогих, снижая их таксономический ранг до уровня трибы («1st Tribe: Dolichopezini»), равноценной одной из триб, занимающих подчиненное положение в подсемействе Tipulinae.

Также несколько искусственно подходит к подразделению долгоножек на систематические группы надродового ранга Ламеер (Lameere, 1906), который различает в семействе две подчиненные группы (трибы): Dolichopezini, характеризующуюся отсутствием шпор на голених ног и дискоидальной ячейки на крыльях (фактически, за исключением рода *Dolichopeza*, у большинства нитконогих она есть), и Tipulini, объединяющую остальных палеарктических долгоножек.

Считая, что общепринятое подразделение семейства на три подсемейства обосновано второстепенными, с таксономической точки зрения мало существенными отличиями, имеющими к тому же у гребенчатоусых вторичнополовой характер, Александер в некоторых работах (Alexander, 1920a, 1942b) высказался вообще в пользу отказа от подсемейств и возвращения к старому подразделению семейства лишь на роды. По его мнению, это целесообразно еще и потому, что по мере изучения тропических долгоножек границы между подсемействами их становятся все менее и менее определенными. Такую же концепцию выдвигает Теовальд (Theowald, 1957a), который, предлагая новую классификацию западнопалеарктических долгоножек на основании изучения их имагинальных и преимагинальных фаз, тоже исключает из нее таксоны надродового ранга. Принципов Александера и Теовальда придерживается в своем каталоге японских долгоножек Исида (Ishida, 1955).

В нашей работе, однако, сохранено общепринятое подразделение семейства на три подсемейства. Это не только делает систему долгоножек более обозримой, что важно из практических соображений, так как облегчает их определение, но и целесообразно с филогенетической точки зрения (см. рис. 111), так как нагляднее отражает внутри семейства реальные взаимоотношения между отдельными родами и группами их, имеющими неодинаковый объем, морфологическую дифференциацию, геологический возраст, географическое распространение и т. п. Далее, вопреки мнению Александера, между тремя общепринятыми подсемействами долгоножек, если учесть весь комплекс их особенностей, и в имагинальной, и в преимагинальных фазах развития имеется достаточно морфологических различий, которые легко проследить в типах окраски и рисунка тела, в длине ног и особенно в строении гипопигия самцов, а также в строении подталкивателя анального сегмента личинок. Наконец, каждое из этих подсемейств отражает какое-то одно доминирующее направление эволюции внутри семейства, а именно: Dolichopezinae — в основном переход от гидробионтного к наземному бриобионтному, Tipulinae (за немногими исключениями) — от гидро- и гело- к геобионтному, а Stenophorinae — от гидро- или гело- к сапроксилобионтному и ксилобионтному образу жизни. Родендорф (1964) справедливо отмечает, что таксоны высшего ранга следует рассматривать не только с морфологических позиций, а всесторонне, «как единство, характеризующееся определенными условиями существования, которые отражаются в сходных структурах, функциях, онтогенетическом развитии» и т. п.

Если не подходить к долгоножкам — одному из наиболее архаических семейств двукрылых — с теми же таксономическими критериями, что и к высшим группам отряда, то и отсутствие явных хиатусов между подсемей-

ствами ни в коей мере не может быть аргументом в пользу ликвидации последних. Существование переходных форм от одного подсемейства к другому в такой архаической группе, как долгоножки, в которой до настоящего времени сохранилось немало элементов палеогенового и даже мезозойского возраста, является вполне естественным. В связи с этим уместно напомнить, что аналогичные «мостики» связывают и долгоножек с другими семействами типулоидных, с одной стороны (например, через Dolichopezinae с Limoniidae), и отдельные роды внутри семейства — с другой (*Nephrotoma* с *Tipula*, ориентальных *Dolichopeza* с голарктическими *Oropeza*, также ориентальных *Pselliophora* с палеарктическими *Stenophora* и т. п.).

Обычно в системе долгоножек первым принято рассматривать подсемейство Dolichopezinae, что вполне логично, вторым — Stenophorinae и третьим — Tipulinae, что совпадает с воззрениями Эдвардса (Edwards, 1926), считающего ксилобионтных *Nematocera* более генерализованными, чем, например, гидро- и гелобионтных. На то, что это противоречит действительным филогенетическим взаимоотношениям в семействе долгоножек, уже указывалось выше. Tipulinae стоят к плезиоморфным Dolichopezinae значительно ближе, чем к Stenophorinae, которые как сапроксилофаги являются наиболее апоморфной и специализованной группой семейства. Поэтому и в системе они должны стоять не на втором, а на третьем (высшем) месте, что вполне отвечает схеме филогенетических взаимоотношений внутри семейства (рис. 111).

Рассмотрение систематики подсемейства Dolichopezinae, представленного в Палеарктике тремя, а в СССР всего двумя близкородственными родами, выходит из рамок настоящей работы. Можно лишь отметить, что как большой объем, так и значительная таксономическая дифференциация этого подсемейства, к которому относится ряд резко обособленных родов и родовых групп, настоятельно диктуют необходимость его расчленения на несколько триб.

Что касается подсемейства Tipulinae, то в рамках фауны всей земной суши приемлемым является временное подразделение его на трибы Leptotarsini, Macromastini и Tipulini, предложенные Масаки (Masaki, 1933) в качестве подтриб⁵ под названиями Leptotarsusina, Macromastinina и Tipulinina, а также включение в него предложенной Масаки трибы (подтрибы) Plusiomyini. Применительно к палеарктической фауне трибу Tipulini необходимо, однако, подразделить на две более однородные группы того же ранга. Это целесообразно в связи с тем, что палеарктические Tipulini (s. l.) морфологически и филогенетически достаточно четко дифференцированы на два самостоятельных комплекса, представляющих соответственно два разных направления эволюции в трибе. Один комплекс — пильчатоусые долгоножки из рода *Prionocera*, которые особенно близки к подсемейству Dolichopezinae, второй — все остальные роды, развитие которых хотя и шло за счет тех же анцестральных форм, что и развитие *Prionocera*, но, начиная уже с мела, независимо от последнего (рис. 111). Соответственно филогенетической схеме эти два комплекса рассматриваются ниже как самостоятельные трибы Prionocerini и Tipulini (s. str.). Первая из них представлена в Палеарктике лишь одним родом *Prionocera*, вторая — всеми другими родами подсемейства Tipulinae.

Подсемейство Stenophorinae также целесообразно подразделить на две трибы: Stenophorini и Tanypoterini, которые хорошо отличаются и морфологически, и биологически. Триба Stenophorini характеризуется сравнительно более простым строением гипопигия самца с почти вертикальным положением стилей, коротким яйцекладом самок, который всегда меньше половины длины брюшка, и короткими туповершинными вальвами, далеко не достигающими вершин церок; их личинки имеют более или менее развитые циркумстигмальные выросты и иногда рудиментарную бахромку ресничек вокруг стигмального

⁵ Масаки рассматривает долгоножек как подсемейство с соответствующим снижением ранга всех остальных надродовых таксонов.

поля, а куколки — достаточно длинные среднегрудные дыхательные трубочки обычной для семейства формы. Развитие *Stenophorini* проходит в гнилой древесине, разложившейся до состояния аморфной трухи. Для трибы *Tanypterini* в имагинальной фазе характерны модифицированный гипопитий самцов с почти горизонтально размещенными стилями, очень крупный яйцеклад самки, почти достигающий половины длины брюшка, и длинные острровершинные вальвы, которые лишь немного не достигают вершин церок. Развиваются *Tanypterini* тоже в гнилой, но обычно еще не деформированной, а часто даже в твердой древесине. Из палеарктических родов гребенчатоусых долгоножек к трибе *Stenophorini* относятся *Dictenidia*, *Pselliophora*, *Ctenophora* и *Phoroctenia*, к трибе *Tanypterini* — только *Tanyptera*.

Александр (Alexander, 1942b), а вслед за ним и Теовальд (Theowald, 1957a) считают, что все роды гребенчатоусых долгоножек, кроме ориентальных *Plocimatax* End. и *Prionota* v. d. Wulp, заслуживают лишь подродового ранга, так как между ними якобы нет других, более существенных различий, чем в строении жгутика усиков самцов, что является вторичнополовым признаком. Соответственно они рассматривают роды *Dictenidia*, *Ctenophora* и *Tanyptera* как подроды рода *Ctenophora* (Alexander, 1965c).

Для *Tanyptera* выше уже были приведены существенные отличия, оправдывающие не только сохранение за ним его родового ранга, но и выделение в особую трибу. Существенные отличия имеются и между родами *Dictenidia*, *Pselliophora*, *Phoroctenia* и *Ctenophora*. Прежде всего в этих родах усики разного строения не только у самцов, но и у самок, что исключает оценку этого признака лишь как вторичнополового. Далее имеются следующие различия:

	<i>Dictenidia</i>	<i>Ctenophora</i>
Бока груди	Всегда голые	Всегда опушенные
Крылья самцов	Часто с макротрихиями	Как правило, голые
IX стернит и гонокоситы самцов	Простые	Усложненные
Яйцеклад самок	Прямой	Несколько изогнутый
Стигмальное поле личинок	Без бахромки ресничек	С бахромкой ресничек
Дыхательные трубочки куколки	На переднем конце тела	По бокам тела
Распространение	Исключительно палеарктическое	Голарктическо-ориентальное

Все это дает основания и в дальнейшем рассматривать *Dictenidia* и *Ctenophora* как морфологически и географически четко очерченные роды, что отвечает и общим принципам классификации долгоножек, принятым в настоящей работе. В еще большей мере это же касается родов *Pselliophora* и *Phoroctenia*.

Следует особо остановиться на систематике политипического рода *Tipula*, к которому в мировой фауне принадлежит около 57%, а в палеарктической — около 73% всех известных видов семейства. Еще Шуммель (Schummel, 1833), руководствуясь рисунком крыльев, предложил подразделить род *Tipula* на несколько видовых групп («*notatae*», «*maculatae*», «*vittatae*», «*marmoratae*», «*unicolores*», «*costatae*» и др.). Позднее это подразделение, несмотря на его бесспорную искусственность, принял Ридель (Riedel, 1913). Только Эдвардс (Edwards, 1931) сгруппировал виды рода *Tipula* в подроды, научно обосновав таксономические границы последних комплексом имагинальных морфологических признаков. Несколько обоснованных подродов установили также Бецци (Bezzi, 1924), Александр (Alexander, 1924b, 1965a) и др.

До недавнего времени систематика рода *Tipula* оставалась, однако, весьма несовершенной, так как некоторые подроды его, как и большинство групп Шуммеля и Риделя, объединяли морфологически, экологически и филогенетически крайне разнородные и неравноценные элементы. Особенно гетерогенным был подрод *Oreomyza* (s. l.), который в интерпретации Александра (Alexander,

1935a, 1942b) и Ву (Wu, 1940) представлял собою случайное объединение филогенетически часто очень далеких видов семейства, положение которых в системе рода *Tipula* казалось почему-либо неясным.

На основании сравнительно-морфологического изучения имагинальной и личиночной фаз, а также учитывая особенности экологии и размножения видов подрода *Oreomyza* s. lato (Hemmingsen, 1954—1962), автор настоящей работы выделил из него несколько новых подродов, объединив в них группы видов «*luteipennis-autumnalis*», «*rufina-obsolata-signata*», «*unca*», «*variipennis-irrorata*», «*juncea*» и «*flavolineata*», и уточнил объем нескольких подродов, установленных раньше Эдвардсом для видов из групп «*oleracea-paludosa*», «*varicornis*», «*lateralis*» и некоторых других (Савченко, 1961a, 1964a). Новые подроды для видов из групп «*bidens-stigmatella*» и «*bistilata*» в последнее время установил также Маннгеймс (Mannheims, Pechlaner, 1963), который упорядочил и номенклатуру некоторых ранее установленных подродов рода *Tipula* (Mannheims, 1964b). Применительно к неарктической фауне Александр, со своей стороны, предложил разукрупнить чрезвычайно громоздкий подрод *Lunaticipula* Edw. (Alexander, 1965a), что, по-видимому, необходимо осуществить и в отношении палеарктических видов его.

Всего в настоящее время в род *Tipula* входит более 38 голарктических подродов.⁶ Из них в Палеарктике представлены 24, а именно: *Acutipula* Al., *Angarotipula* Sav., *Arctotipula* Al., *Bellardina* Edw., *Beringotipula* Sav., *Dendrotipula*, Sav., *Emodotipula* Al., *Formotipula* Mats., *Labirotipula* Al., *Lunaticipula* Edw., *Lindnerina* Mnnhs., *Mediotipula* Pierre, *Nipprotipula* Mats., *Odonatisca* Sav., *Oreomyza* Pok., *Platytipula* Mats., *Pterelachisus* Rond., *Savtshenkia* Mnnhs., *Schummelia* Edw., *Tipula* s. str., *Trichotipula* Al., *Triplictipula* Al., *Vestiplex* Bezzi и *Yamatotipula* Mats.

Наряду с естественными в числе перечисленных подродов есть, однако, и отдельные искусственные, объем которых в дальнейшем должен быть пересмотрен на основании изучения преимагинальных фаз. В первую очередь это касается подрода *Yamatotipula*, в котором даже по имагинальным признакам выделяются 3 крупных видовых комплекса, заслуживающих, по-видимому, подродового ранга.

Вообще род *Tipula* нуждается не только в дальнейшем упорядочении его подродовой структуры, но и в более радикальной таксономической реформе. Выше уже говорилось, что в нем между отдельными подродовыми группами имеются явные, нередко очень резкие хиатусы. Нарушая непрерывность эволюционного ряда, эти хиатусы указывают либо на то, что таксономическая дифференцировка внутри рода *Tipula* уже достигла такого уровня, когда четкие грани между таксонами подродового и родового рангов практически исчезают, либо на то (это даже более вероятно), что в нынешнем понимании он представляет собою искусственное полифилетическое образование, объединяющее элементы различного происхождения. В обоих случаях неотложной задачей становится расчленение рода *Tipula* на несколько более однородных с филогенетической точки зрения родов. Первый опыт в этом направлении, в основном на западнопалеарктическом материале, уже был сделан Теовальдом (Theowald, 1957a), сгруппировавшим по несколько подродов рода *Tipula* в естественные комплексы родового ранга.⁷ Идея Теовальда заслуживает дальнейшей разработки на более широкой таксономической основе с привлечением материалов не только из Палеарктики, но и из других регионов.

Несмотря на значительный объем рода *Nephrotoma*, для выделения в нем подродов пока нет оснований, так как различия между отдельными группами

⁶ По Александру (Alexander, 1965a), который считает некоторые роды трибы *Tipulini* (например, *Indotipula*, *Brithura*, *Tipulodina* и *Nigrotipula* Hnts. et V.-W.) лишь подкладами рода *Tipula*; общее количество последних в Голарктике равно 42. Палеарктические виды подрода *Bellardina* он выделяет в особый подрод *Sinotipula* Al.

⁷ «*Vestiplex*-, «*Tipula*-, «*Tipula rufina*-, «*Mediotipula-Komplex*».

видов этого рода, имеющиеся в имагинальной фазе, в преимагинальных фазах или вовсе отсутствуют, или еще не обнаружены.

В некоторых родах Stenophorinae, напротив, четко выражены отдельные эволюционные ветви, заслуживающие подродового ранга. Например, в роде *Stenophora* их три, а в роде *Tanyptera* — две. Соответственно в систематической части этой работы род *Stenophora* подразделен на три, а род *Tanyptera* — на два подрода. Теоретически можно было бы обосновать расчленение также для рода *Dictenidia*, по ввиду его олиготипичности это практически нецелесообразно.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Комары-долгоножки распространены всесветно. Они встречаются на всех континентах, заселяя сушу везде, где летом хотя бы на короткое время поверхность почвы освобождается от снега или льда и развивается какая-либо растительность. Нет их лишь в Антарктиде, на крайнем севере Арктики и в нивальном поясе высокогорий, где сплошной снежный или ледяной покров сохраняется в течение всего года, а также в лишенных растительности пустынях и, по Александру (Alexander, 1919a), на некоторых небольших, открытых для ветров океанических островах (Фиджи, Сейшельских и др.).

В долготном направлении ареал семейства охватывает сплошной полосой весь земной шар, прерываясь лишь акваториями морей и океанов. Насколько велик его широтный диапазон, видно из следующих примеров: в северном полушарии долгоножки встречаются еще далеко за Полярным кругом на расстоянии всего нескольких сот километров от Северного полюса (Alexander, 1919a), а в южном полушарии — на Огненной земле по побережью Магелланова пролива под 53°10' ю. ш. (Alexander, 1920b) и в Южн. Африке на мысе Доброй Надежды примерно под 34—35° ю. ш. (Bergroth, 1888). Не меньше и амплитуда вертикального распространения долгоножек. Начиная от местностей, лежащих в Нидерландах и других странах ниже уровня моря, они обитают во всех высотных поясах земного шара до высокогорий включительно. В советской Средней Азии (Луппова, Савченко, 1966), на Гималаях и в Бирме (Edwards, 1928; Alexander, 1963b) долгоножки обнаружены еще на высотах 4200—4300 м, а в Вост. Тибете на границе с провинцией Сычуань даже на высотах около 5200—5260 м над ур. м. (Alexander, 1962).

Особенности распространения долгоножек обусловлены как историческими, так и современными экологическими причинами. В распространении, например, видов подсемейства гребенчатоусых (Stenophorinae) большое значение имеет трофический фактор — территориальное размещение лиственных и смешанных лесов, так как личинки видов этого подсемейства питаются разлагающейся древесиной лиственных пород. В других подсемействах, которым свойственна более широкая полифагия, пищевые связи отступают на второй план и на первое место как фактор распространения выдвигаются элементы климата и, в частности, режим влажности, так как подавляющее большинство долгоножек характеризуется более или менее высокой гигрофильностью. Именно поэтому долгоножки распространены шире и более многочисленны в увлажненных зонах земной суши; в сухих же явно находятся в депрессивном состоянии и локализируются почти исключительно возле источников воды. Температурный режим влияет на общее распространение долгоножек меньше. Так, *Tipula arctica* Curt. живет даже в пессимальных температурных условиях островов Канадского арктического архипелага (74—83°07' с. ш.), где средняя температура года равна —18 °С, средние температуры с ноября по февраль колеблются от —34 до —40°, а лето длится всего два-три месяца, причем в самое теплое его время среднемесячные температуры не превышают 2.8—5° и спорадически бывают морозы (Bruggemann, 1958).

Некоторые исследователи (Handlirsch, 1913; Hendel, 1936—1937) считали, что долгоножки более характерны для умеренных, чем для теплых климатических зон земного шара. По Гандлиршу, например, количество видов долгоножек, известных из районов земного шара с холодным и умеренным климатом, составляет 1159, тогда как в теплом Средиземноморье — лишь 289, а в жарких тропических странах — 448. Однако эти цифры, полученные еще в начале XX в., отражают не реальное распределение долгоножек по разным климатическим зонам, а тогдашний уровень изученности фауны последних. По ориептировочным подсчетам автора (Савченко, 1966a), скорректированным более поздними данными, количественное соотношение видов семейства и абсолютное их количество в разных климатических зонах в настоящее время принципиально иные (табл. 25). Из тропических и субтропических стран, составляющих большую

Таблица 25

Количественное распределение видов долгоножек по зоогеографическим областям¹

Зоогеографическая область	Dolichopezinae	Tipulinae	Ctenophorinae	Tipulidae
Палеарктическая	29	778	44	851
Неарктическая	17	486	4	507
Итого	46	1264	48	1358
Ориентальная	144	618	100	862
Эфиопская	32	208	1	241
Неотропическая	57	624	3	684
Австралийская ²	30	121	—	151
Итого	263	1571	104	1938
Всего	304	2835	152	3296

¹ По Палеарктике данные оригинальные, по другим областям подсчеты сделаны: для Неарктики — по Александру (Alexander, 1935), для Неотропической и Ориентальной областей — по последним каталогам (Alexander, Alexander, 1970, 1973), для Австралийской области — по Доброворскому (Dobrovorsky, 1968—1974) и по Эфиопской (наиболее приближено и, очевидно, занижено) — по различным литературным источникам на 1970 г.

² Включая Тасманию, но без Новой Зеландии и других островных территорий.

часть Ориентальной, Эфиопской, Неотропической и Австралийской зоогеографических областей, уже известно намного больше (в 1.4 раза) видов долгоножек, чем из умеренных стран, по площади примерно совпадающих с территориями Палеарктики и Неарктики. Количественное преобладание долгоножек в условиях теплого климата по сравнению с умеренным особенно наглядно в наиболее архаическом и геологически древнем подсемействе Dolichopezinae: в теплых странах их в 5 с лишним раз больше, чем в умеренной климатической полосе. В то же время более специализованное и молодое подсемейство Tipulinae представлено в обеих зонах более или менее одинаково, хотя тоже с некоторым перевесом для теплых стран. Если учесть, что фауна тропиков изучена пока гораздо хуже, чем фауна умеренных широт, можно ожидать, что в будущем это преимущество значительно возрастет.

Что центром развития и расцвета семейства, где оно достигло наибольшей таксономической дифференциации и разнообразия форм, являются теплые, а не умеренные страны, подтверждает также количественное распределение их родов на территории различных зоогеографических областей (табл. 26).

Из 59 родов семейства в умеренной климатической зоне встречается лишь 21 (фактически даже меньше, так как в это число включено несколько тропических родов, проникающих лишь на самый юг умеренной зоны и зоогеографически не характерных для нее, например *Brachypremna*, *Tipulodina*, *Holorusia*, *Ctenacrosclis* и др.), тогда как в тропической и субтропической — 57, т. е. со-

Таблица 26

Количественное распределение родов долгоножек по зоогеографическим областям¹

Зоогеографическая область	Dolichopezinae	Tipulinae	Ctenophorinae	Tipulidae
Палеарктическая	3	9	5	17
Неарктическая	4	5	3	12
Итого	6	10	5	21
Ориентальная	9	9	5	23
Эфиопская	4	10	1	15
Неотропическая	6	15	1	22
Австралийская	4	17	—	21
Итого	15	37	5	57
Всего	15 ²	38	6	59

¹ Количество родов подсчитано по каталогу Пьера (Pierre, 1926) с учетом новоописаний. К настоящему времени оно даже уменьшилось, так как некоторые роды рассматриваются теперь лишь как таксоны подродового ранга.

² Общее количество родов естественно меньше их арифметической суммы по отдельным зоогеографическим областям, так как часто встречаются одни и те же роды.

ответственно 36 и 97% от их общего числа. Только подсемейство Ctenophorinae представлено в обеих зонах более или менее одинаковым количеством родов (но лишь за счет Ориентальной области), в других же подсемействах последних в теплых странах в 2.5 (Dolichopezinae)—3.8 (Tipulinae) раза больше, чем в областях с умеренным климатом.

Таблица 27

Уровень эндемизма фауны долгоножек различных зоогеографических областей

Зоогеографическая область	Эндемичных таксонов	
	родов семейства	подродов рода <i>Tipula</i>
Палеарктическая	1	2
Неарктическая	—	3
Ориентальная	3	3
Эфиопская	6	2
Неотропическая	12	2
Австралийская	12	1

В одних случаях территориальная ограниченность родовых ареалов долгоножек является первичной, в других — вторичной. Первично ограниченный ареал имеет, по-видимому, голарктический род *Prionocera*, распространенный в умеренных и высоких широтах Евразии и Сев. Америки, где он и сформировался. Вторично ограничены современные ареалы тропических родов *Megistocera*, *Macromastix* и *Brachypremna*, которые в палеогене распространялись также на Европу и Сев. Америку (Meunier, 1906, 1917; Cockerell, 1921; Cockerell, Haines, 1921; Alexander, 1947b), а в дальнейшем подверглись сокращению в связи с глубокими изменениями климатических и биоценологических условий в их северных частях (рис. 113).

В отличие от многих других групп насекомых и, в частности, от лимониид, среди долгоножек нет видов-убииквистов. Распространение отдельных представителей семейства по большей части ограничено какой-либо одной зоогеографической областью или только частью ее (иногда весьма ограниченной). Лишь

считанные виды встречаются в двух соседних зоогеографических областях. В фауне СССР таковы, например, *Tipula orientalis* Lack. и *Nephrotoma cornicina* L., известные, кроме Палеарктики, первый — также из Эфиопской (Mannheims, 1961a), а второй — из Ориентальной области (Alexander, 1937).

Если считать показателем возраста и самобытности отдельных фаун степень их эндемизма, то наиболее древней и оригинальной является фауна Австралийской зоогеографической области (табл. 27), не имевшая непосредственных

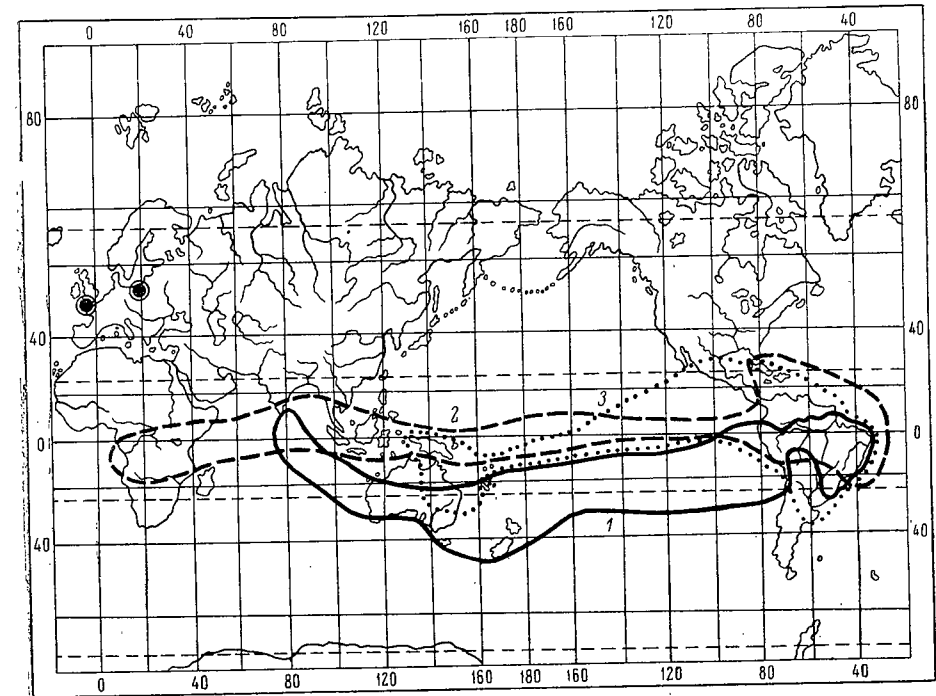


Рис. 113. Олигоценные местонахождения (черные кружки) и современные ареалы тропических родов *Brachypremna* O-S. (1), *Megistocera* Wied. (2) и *Macromastix* Skuse (3).

связей с фаунами прочих зоогеографических областей по меньшей мере с палеогена, если не с мела. Ее эндемизм достигает максимума, составляя на родовом уровне 48%. Только Австралийской областью ограничено современное распространение архаической трибы Leptotarsini, большинства родов трибы Plusiomyini (*Plusiomyia*, *Ctenopyga*, *Clytocosmus*, *Ptylogyna* и др.). С другой стороны, процветающий трансглобальный род *Tipula* L. представлен здесь лишь олиготипическим подродом *Paruatipula*, стоящим на грани обособления в самостоятельный род, а наиболее специализованное подсемейство Ctenophorinae в континентальной части области вообще отсутствует.

Второе место по оригинальности их состава занимают фауны долгоножек Неотропической и Эфиопской зоогеографических областей. На родовом уровне их эндемизм определяется: в первой 55% и во второй — 40%, а на уровне подродов рода *Tipula* соответственно 25 и 50%.

Новые неарктические подроды, которые Александр (Alexander, 1965a) недавно выделил из подрода *Lunatipula* Edw. (s. lato), учтены в табл. 27 лишь частично, так как аналогичное дробление его применительно к палеарктической фауне, хотя и необходимо, но еще не осуществлено. Число ориентальных подродов этого рода явно занижено, вследствие недостаточной разработанности ориентальных видов рода *Tipula*. В будущем число эндемичных подродов рода *Tipula* в ориентальной фауне, вероятно, значительно возрастет.

Из родов семейства для Неотропиков характерны: среди Dolichopezinae — *Stegagmonotus* и *Pehlkea*, среди Tipulinae — *Icriomastix*, *Aldrowandia*, *Ozodicerca* и *Dihexaclonus*, а из подродов рода *Tipula* — *Microtipula*, *Eumicrotipula* и *Pectinotipula*. На подродовом уровне эндемизм неотропической фауны долгоножек даже выше, чем австралийской, что обусловлено большим удельным весом рода *Tipula*.

Характерно, что в неотропической фауне, в отличие от австралийской, резко снижается удельный вес долгоножек из трибы Plusiomyini, представленной тут всего 3 родами (против 6 в Австралийской области), и вовсе нет видов архаической трибы Leptotarsini из подсемейства Tipulinae, но зато появляются геологически более молодые ветви семейства, в частности специализованное подсемейство Stenophorinae, два вида которого, принадлежащие к роду *Pseliophora*, обнаружены в Гватемале и Венесуэле (Alexander, 1944a, 1944b).

В Эфиопской области большинство эндемиков родового ранга принадлежит к трибе Macromastini из подсемейства Tipulinae, достигающей тут наибольшего расцвета. Это роды *Xenotipula*, *Idiotipula*, *Hovatipula*, *Keiseromyia* и *Leptotipula*. Кроме них, для местной фауны эндемичны также род *Goniotipula* из трибы Tipulini, род *Hovapeza* Al. и подрод *Trichodolichozeza* из трибы Dolichopezini, а также подрод *Afrotipula* из рода *Tipula*. Очень обильно представлены подроды *Acutipula* и *Tipula* s. str., которые, по-видимому, сформировались в самостоятельные таксоны именно здесь (Савченко, 1961a). Как специфическую особенность эфиопской фауны можно еще отметить таксономическую изолированность и бедность видами (моно- или олиготипичность) большинства эндемичных для нее родов, что дает основание рассматривать их как остатки (реликты) когда-то многочисленных групп долгоножек, генерализованные представители которых, вероятно, уже вымерли (Hennig, 1954).

Обращает на себя внимание наличие в фаунах долгоножек Австралийской, Неотропической и Эфиопской зоогеографических областей ряда общих для них надродовых и родовых групп долгоножек. Общими для Австралийской и Неотропической областей являются, например, триба Plusiomyini и род *Macromastix* из трибы Macromastini, для Австралийской и Эфиопской — род *Habromastix* из той же трибы, для Неотропической и Эфиопской — род *Megistocera* из подсемейства Dolichopezinae.

Известная общность фауны долгоножек южного полушария говорит в пользу гипотезы о существовании древних сухопутных связей между Австралией, Африкой и Южн. Америкой через Антарктиду, хотя Генниг (Hennig, 1960) и считает ее биологически недостаточно доказанной. По-видимому, такая связь все же имела место в мезозое, когда Антарктида еще не была сплошь покрыта ледниками.

Несмотря на то что в очень богатой и разнообразной фауне долгоножек Ориентальной области, развивавшейся преемственно без каких-либо глубоких изменений с конца мезозоя, сохранилось ее древнее, в основном еще дотретичное ядро, эндемизм ее не превышает на родовом уровне 17.4, а на уровне подродов рода *Tipula* — 17.6%. Основная причина этого, очевидно, — тесные генетические связи ориентальной фауны вплоть до палеогена с фаунами других тропических областей, а в дальнейшем вплоть до настоящего времени — с фаунами умеренной климатической зоны, в отношении которых она в известной мере сыграла роль материнской.

Эндемичны для Ориентальной зоогеографической области всего два рода из подсемейства Dolichopezinae (*Sphaerionotus*, *Mitopeza*) и один род из подсемейства Stenophorinae (*Prionota*), а также подроды *Ramatipula* и *Indratipula* из рода *Tipula*.

Пожалуй, наиболее характерная черта Ориентальной фауны — обилие в ней субэндемичных архаических родов и подродов долгоножек, достигающих тут максимального обилия форм, но едва проникающих на периферию других зоогеографических областей или представленных в них крайне фрагментарно. К числу ориентальных субэндемиков относятся, например, роды *Macgregoromyia*

из подсемейства Dolichopezinae, *Indotipula* и *Brithura* из подсемейства Tipulinae, подроды *Nesopeza* и *Sinoropeza* из рода *Dolichozeza*, а также подроды *Formotipula*, *Nippotipula*, *Trichotipula* и *Bellardina* из рода *Tipula*. Вторая характерная черта Ориентальной области — локализация в ней большинства видов подсем. Stenophorinae из циркумтропического рода *Pseliophora*, превышающего таковое во всех остальных зоогеографических областях, вместе взятых.

Наименее оригинальны фауны долгоножек Неарктической и Палеарктической областей. В первой из них эндемичных родов семейства нет, а во второй их всего 1, или 6% от общего числа (*Nigrotipula*). Подродовой эндемизм применительно к роду *Tipula* в обеих областях также невелик — соответственно 3 и 2 (*Hesperotipula*, *Nesotipula* и *Tipulodinodes* в Неарктике, *Dendrotipula* и *Mediotipula* в Палеарктике). Эндемичны для обеих областей исключительно геологически более молодые и специализованные таксоны семейства, что указывает на относительную молодость их фаун и принципиально отличает их от других зоогеографических областей, в фаунах которых безраздельно господствуют палеоэндемичные.

Как в Неарктике, так и в Палеарктике основное ядро фауны составляют преимущественно трансглобальные роды *Tipula* и *Nephrotoma*, представители же родов, характеризующихся более ограниченными ареалами, имеют незначительный удельный вес. Из них для обеих областей наиболее характерны роды *Prionocera* и *Phoroctenia*, а также два рода гребенчатоусых долгоножек (*Ctenophora*, *Tanyptera*), представленные единичными видами еще в Ориентальной зоогеографической области. Характерными для Неарктики и Палеарктики подкладами рода *Tipula* являются *Arctotipula*, *Schummelia*, *Lindnerina* и *Odonatisca*.

Обогащаясь рядом тропических и субтропических элементов (роды *Megistocera*, *Brachypremna*, *Ctenacroscelis*, подрод *Eumicrotipula* из рода *Tipula*), неарктическая фауна долгоножек на крайнем юге области постепенно переходит в неотропическую. Аналогичная трансформация фауны происходит в Палеарктической подобласти Палеарктики, где по мере продвижения к югу постепенно увеличивается число тропических (*Ctenacroscelis*, *Longurio*, *Tipulodina*), в частности ориентальных (*Indotipula*, *Brithura*) родов семейства.

За исключением крайнего юга, где локализованы упомянутые выше тропические элементы, принципиальной разницы между фаунами долгоножек Неарктической и Палеарктической областей нет. Как будет видно из дальнейшего изложения, и по составу, и по генезису они настолько сродны и близко родственны друг другу, что едва ли заслуживают ранга самостоятельных зоогеографических областей и могут быть объединены в единую Голарктическую область.

МЕЖРЕГИОНАЛЬНЫЕ СВЯЗИ

В палеарктической фауне долгоножек прослеживаются связи с фаунами ряда других зоогеографических областей земной суши. В зависимости от специфики геологической истории последних и продолжительности их эколого-географической изоляции эти связи проявляются в одних случаях более четко и на более широком таксономическом уровне, чем в других.

Теснее всего палеарктическая фауна долгоножек связана с неарктической. Эта связь наглядно проявляется в большом сходстве обеих фаун на всех таксономических уровнях от высшего (родового и надродового) до низшего (подродового и даже видового) включительно.

Как в палеарктической, так и в неарктической фауне представлены все три подсемейства долгоножек. Они имеют 9 общих родов, что составляет для первой 53%, а для второй — 75% от всего их количества (табл. 28). За немногими исключениями общие роды имеют широкое голарктическое распространение. Из родов, свойственных лишь одной из этих двух областей, большинство не характерно для них. В Палеарктической области таковы, например, ориентальные

Таблица 28

Роды долгоножек, представленные в фаунах Палеарктической и Неарктической областей

Подсемейство, род	Область	
	Палеарктика	Неарктика
Dolichopezinae		
<i>Megistocera</i> Wied.	—	+
<i>Brachypremna</i> O.-S.	—	+
<i>Macgregoromyia</i> Al.	+	—
<i>Oropeza</i> Needh.	+	+
<i>Dolichopeza</i> Curt.	+	+
Tipulinae		
<i>Holorusia</i> Lw.	—	+
<i>Longurio</i> Lw.	+	+
<i>Ctenacroscelis</i> End.	+	—
<i>Tipulodina</i> End.	+	—
<i>Brithura</i> Edw.	+	—
<i>Indotipula</i> Edw.	+	—
<i>Prionocera</i> Lw.	+	+
<i>Tipula</i> L.	+	+
<i>Nigrotipula</i> Huts. et V.-W.	+	—
<i>Nephrotoma</i> Mg.	+	+
Ctenophorinae		
<i>Dictenidia</i> Brul.	+	—
<i>Pselliophora</i> O.-S.	+	—
<i>Ctenophora</i> Mg. (s. str.)	+	+
<i>Tanyptera</i> Latr.	+	+
<i>Phoroctenia</i> Coq.	+	+
Всего	17	12

Macgregoromyia и *Brithura*, циркумтропические *Ctenacroscelis* и *Pselliophora* O.-S., а в Неарктической — тропические *Megistocera* Wied. и *Brachypremna* O.-S. В обоих случаях такие роды лишь немного заходят на крайний юго-восток и юг соответствующих областей, но отсутствуют на остальной их территории (Савченко, 1960а; Alexander, 1965с); поэтому их присутствие не может рассматриваться как принципиальное различие между фаунами долгоножек Палеарктики и Неарктики.

Многие общие для Палеарктики и Неарктики роды долгоножек, очевидно, существуют тут еще с тех раннетретичных времен, когда значительная часть нынешней территории Голарктики, представляя географически единое целое, была заселена более или менее однородной фауной, связанной биоценологически с широколиственной древесной растительностью тургайского типа, до сих пор сохраняющейся в обедненном виде на востоке Азии и в южных приатлантических районах Сев. Америки. Что касается родов, локализованных на юге обеих областей, то тут возможна альтернатива: они либо проникли сюда вторично, соответственно из Ориентальной и Неотропической областей, причем дальнейшее распространение их на север приостановили экологические барьеры, либо сохранились тут как реликты третичной субтропической фауны, в палеогене широко распространенной в северном полушарии и достигавшей южного побережья Балтики. В свете палеонтологических данных второй вариант более вероятен.

Большое сходство между палеарктической и неарктической фаунами долгоножек сохраняется и на подвидовом уровне. Так, из 29 палеарктических и неарктических подвидов обширного рода *Tipula*, составляющего ядро обеих фаун, общими для них являются 18 (табл. 29). Подобно голарктическим родам се-

Таблица 29

Подроды рода *Tipula* L., представленные в фаунах Палеарктической и Неарктической областей¹

Подрод	Область	
	Палеарктика	Неарктика
<i>Acutipula</i> Al.	+	—
<i>Angarotipula</i> Sav.	+	+
<i>Arctotipula</i> Al.	+	+
<i>Bellardina</i> Edw. (= <i>Sinotipula</i> Al.)	+	+
<i>Beringotipula</i> Sav.	+	—
<i>Dendrotipula</i> Sav.	+	—
<i>Emdotipula</i> Al.	+	—
<i>Eumicrotipula</i> Al.	—	+
<i>Formotipula</i> Mats.	+	—
<i>Hesperotipula</i> Al.	—	+
<i>Labiotipula</i> Al.	+	+
<i>Lunatipula</i> Edw.	+	+
<i>Lindnerina</i> Mnnhs.	+	+
<i>Mediotipula</i> Pierre	+	—
<i>Nesotipula</i> Al.	—	+
<i>Nippotipula</i> Mats.	+	+
<i>Nobilitipula</i> Al.	—	+
<i>Odonatisca</i> Sav.	+	+
<i>Oreomyza</i> Pok.	+	+
<i>Platytipula</i> Mats.	+	+
<i>Pterelachisus</i> Rond.	+	+
<i>Savtshenkia</i> Mnnhs.	+	+
<i>Schummelia</i> Edw.	+	— ²
<i>Tipula</i> s. str.	—	+
<i>Tipulodinodes</i> Al.	—	+
<i>Trichotipula</i> Al.	+	+
<i>Triplictipula</i> Al.	+	+
<i>Vestiplex</i> Bezzi	+	+
<i>Yamatotipula</i> Mats.	+	+
Всего	24	23

¹ Для Неарктики данные приведены по Александру (Alexander, 1965а) с небольшими изменениями, в частности с исключением новых подродов *Eremotipula* Al., *Serratipula* Al. и *Settipula* Al. как малообоснованных; кроме того, подрод *Oreomyza* Pok. рассматривается как самостоятельный таксон, а не как синоним подрода *Pterelachisus* Rond.

² Завезен недавно из Палеарктики в Неарктику с корабельным балластом, но не является аборигенным.

мейства, почти все общие подроды рода *Tipula* имеют в Голарктике широкое распространение, очевидно свидетельствующее о том, что ареалы их сложились раньше, чем в региональных фаунах начались процессы географической дифференциации.

Несмотря на обилие общих подродов, в таксономической структуре палеарктической и неарктической фаун долгоножек на подвидовом уровне все же уже намечается некоторая тенденция к их индивидуализации, проявляющаяся в различной зоогеографической валентности тех подродов рода *Tipula*, которые локализованы в одной из них.

Если, например, локальные роды голарктических долгоножек, как это было отмечено выше, могут быть объединены в одну группу третичных субтропических и тропических реликтов, то группа локальных подродов рода *Tipula* включает географически довольно разнородные элементы, характеризующиеся и разным геологическим возрастом и различными типами экологических адапций.

Так, из 6 подродов рода *Tipula*, представленных в Палеарктике, но отсутствующих в Неарктике, два (гидробионтный *Emodotipula* Al. и гелобионтный *Acutipula* Al.) связаны в настоящее время географически в основном с зоной Древнего Средиземья, один (умеренно гигромезофильный *Tipula* s. str.) — с современным Средиземноморьем и по одному (предположительно гидробионтный *Formotipula* Al. и бриобионтный *Mediotipula* Pierre) — соответственно с Палеарктической подобластью и горными районами западной части Палеарктики (Савченко, 1961а). С другой стороны, в Неарктике один из локализованных тут подродов рода *Tipula* (*Nobilitipula* Al.) обнаруживает явственные ориентальные связи (Alexander, 1961b), второй, ксерофильный *Hesperotipula* Al., субэндемичен для Калифорнии, третий, *Eumicrotipula* Al., — неотропический подрод, едва заходящий на юг Неарктики, а четвертый, *Nesotipula* Al., самостоятельность которого еще нуждается в обосновании, известен пока лишь с субарктических островов Прибылова (Alexander, 1965а).

Таким образом, в подродовом аспекте фауне долгоножек Палеарктики и Неарктики присуща более четкая дифференциация, которую можно рассматривать как один из начальных этапов их эволюции в самостоятельные географические единицы высшего ранга.

Еще нагляднее эта дифференциация проявляется на групповом и видовом уровнях. Подавляющее большинство видовых групп и отдельных видов в пределах каждой из этих двух фаун эндемично, хотя часто сохраняет очень близкие черты родства со своими географическими викариантами. Однако в Палеарктике и Неарктике сохранились и общие группы близкородственных видов, и даже общие виды, которые в связи с относительной геологической молодостью обеих областей еще не успели подвергнуться сколько-нибудь существенной перестройке, выходящей из рамок внутривидовой изменчивости.

Общепалеарктическими являются, например, следующие группы видов из рода *Tipula*:¹

Группа	Палеарктика	Неарктика
« <i>varicornis</i> »	<i>T. varicornis</i> Schumm. <i>T. zernyi</i> Mnnhs.	<i>T. annulicornis</i> Say <i>T. magnifolia</i> Al.
« <i>lateralis</i> »	<i>T. lateralis</i> Mg. <i>T. montium</i> Egg.	<i>T. fulvilineata</i> Doane
« <i>rubzovi</i> »	<i>T. rubzovi</i> Sav.	<i>T. illustris</i> Doane
« <i>signata</i> »	<i>T. signata</i> Staeg. <i>T. benesignata</i> Mnnhs.	<i>T. nebulipennis</i> Al. <i>T. phoroctenia</i> Al.
« <i>unca</i> »	<i>T. unca</i> Wied.	<i>T. borealis</i> Walk. <i>T. grata</i> Lw.
« <i>truncorum</i> »	<i>T. truncorum</i> Mg.	<i>T. pseudotruncorum</i> Al.
« <i>serta</i> »	<i>T. subexcisa</i> Lund.	<i>T.serta</i> Lw. <i>T. neptun</i> Al.
« <i>scripta</i> »	<i>T. scripta</i> Mg. <i>T. subscripta</i> Edw.	<i>T. caroliniana</i> Al. <i>T. longiventris</i> Lw.
« <i>leucoprocta</i> »	<i>T. leucoprocta</i> Mik <i>T. subcentralis</i> Al.	<i>T. centralis</i> Al. <i>T. ballioptera</i> Lw.
« <i>fascipennis</i> »	<i>T. erectispina</i> Sav.	<i>T. parshleyi</i> Al.
« <i>junceae</i> »	<i>T. juncea</i> Mg.	<i>T. optiva</i> Al.

В роде *Nephrotoma* Mg. общей для Палеарктики и Неарктики является группа «*erebus*», представленная в восточном полушарии, кроме номинативного вида, еще *N. rubriventris* Sav., а в западном — крайне близким к последнему *N. lugens* Lw.

Общие для обеих областей: *Tipula quadrivittata* Staeg., *T. lionota* Holm., *T. aleutica* Al., *T. besselsi* O.-S., *T. carinifrons* Holm., *T. arctica* Curt., *T.serta* Lw., *T. illinoiensis* Al., *T. trispinosa* Lund., *T. macrolabis* Lw., *T. pribilofensis* Al., *Nephrotoma lundbecki* J. Niels. и *Phoroctenia vittata* Mg., а, по Александру

¹Ввиду того что гениталии многих неарктических долгоножек описаны недостаточно или вовсе не описаны (род *Nephrotoma* Mg.), сейчас трудно точно учесть количество общепалеарктических видов и групп семейства. Несомненно, что фактически оно больше учтенного.

(Alexander, 1933а), также *Tipula cineracea* Coq., *T. katmaiensis* Al. и *T. malaisei* Al.

Большинство их представлено в Старом и Новом Свете идентичными географическими расами, и лишь у некоторых уже выработались таксономически обособленные подвиды. Несколько таких викарирующих пар подвидового ранга приведено ниже.

Палеарктика	Неарктика
<i>Tipula quadrivittata quadrivittata</i> Staeg. <i>T. q. subsulphurea</i> Al. <i>T. q. cinifera</i> Sav. <i>T. lionota lionota</i> Holm. <i>T. carinifrons carinifrons</i> Holm. <i>T. c. gynaptera</i> Al. <i>T. c. violovitshi</i> Sav. <i>T.serta bistilata</i> Lund. <i>T. s. landstroemiana</i> Al. <i>T. s. rectangularis</i> Sav. <i>T. trispinosa trispinosa</i> Lund. <i>Phoroctenia vittata vittata</i> Mg.	<i>T. quadrivittata sulphurea</i> Al. <i>T. lionota coracina</i> Al. <i>T. carinifrons whitnei</i> Al. <i>T.sertaserta</i> Lw. ² <i>T. trispinosa satyr</i> Al. <i>Ph. vittata angustipennis</i> Lw.

В некоторых из этих пар таксономическая дифференциация находится еще на грани между подвидом и низшими внутривидовыми категориями неноменклатурного ранга (*Tipula lionota* Holm., *T. trispinosa* Lund., *Phoroctenia vittata* Mg.).³

Кроме таксономической структуры, фауны долгоножек Палеарктики и Неарктики сходны по зональному размещению систематических и экологических групп семейства, которое в Евразии и Сев. Америке складывалось, очевидно, синхронно в связи с однотипностью климатических изменений на обоих континентах по меньшей мере в течение всего антропогена (Flint, Brandtner, 1964).

Как и у других групп насекомых (Warnecke, 1958), в обеих областях в широтном направлении чередуются фауны Tipulidae арктического, бореального и средиземноморского типов. Это чередование, более четкое на востоке Сев. Америки, несколько нарушается на западе ее в связи с меридиональным размещением тут горных хребтов, способствующих, как и на востоке Азии, далекому проникновению к югу северных фаунистических элементов. Как и в Бореальной подобласти Палеарктики, для Канадской подобласти Неарктики характерны долгоножки из рода *Prionocera* Lw. и из подродов *Arctotipula* Al., *Beringotipula* Sav., *Yamatotipula* Mats., *Lindnerina* Mnnhs., *Pterelachisus* Rond., *Vestiplex* Bezzi и *Odonatisca* Sav. рода *Tipula*, тогда как Сонорская подобласть представляет собою царство *Lunatipula* Edw. (Савченко, 1964а), являясь, таким образом, аналогом палеарктического Средиземноморья. Последнее особенно примечательно, так как многие исследователи, основываясь на распространении других групп животных, в том числе насекомых, считают Сонорскую подобласть фаунистически наиболее далекой от Палеарктики и настолько своеобразной, что высказываются в пользу ее выделения в самостоятельную зоогеографическую единицу высшего ранга (Бартнев, 1933; Бельшев, 1965).

Поскольку зоогеографическая индивидуальность фауны долгоножек Палеарктики и Неарктики выражена достаточно четко лишь на низших таксономических уровнях (преимущественно видовом и групповом), а эндемизм зоогеографических единиц высшего ранга должен быть по меньшей мере родовым (Крыжановский, 1965) или, для прогрессивных, таксономически глубоко дифференцированных групп организмов, даже более высоким, то применительно

² В специальной части этой работы (Савченко, 1964а) палеарктические расы *Tipulaserta* Lw. рассматриваются как самостоятельный типический вид *T. bistilata* Lund. Сравнение их с неарктическим материалом показало, однако, что они заслуживают лишь ранга подвидов *T.serta* Lw., имеющих почти тождественное строение гипопигия самцов.

³ Интересно, что у ряда голарктических видов (например, у *Tipula quadrivittata* Staeg., *T. carinifrons* Holm. и *T.serta* Lw.) тенденция к морфологической дифференциации проявляется в Палеарктике, по-видимому, интенсивнее, чем в Неарктике, фауна которой в этом отношении более консервативна и стабильна.

к долгоножкам в дальнейшем, очевидно, нет оснований считать Палеарктику и Неарктику самостоятельными зоогеографическими областями. Более правильно их объединение в единую Голарктическую зоогеографическую область, что уже осуществлялось на основании распространения млекопитающих такими видными советскими зоогеографами, как Гептнер (1936) и Бобринский (1946), и было детально обосновано на обширном энтомологическом материале Крыжановским (1965), предложившим рассматривать Палеарктику и Неарктику лишь в качестве двух подчиненных частей Голарктического доминиона, хотя географически в настоящее время и широко разобщенного, но единого.

Сходство фаун Палеарктики и Неарктики, как известно, обусловлено существованием в прошлом непосредственных сухопутных связей между Евразией и Сев. Америкой. Большинство биогеографов считают, что решающую роль при этом сыграла так называемая Берингская суша, или Берингида, которая, то погружаясь, то вновь восстанавливаясь, существовала в течение большей части кайнозоя, связывая восток Евразии с Сев. Америкой, и окончательно опустилась лишь в середине плейстоцена (Dahl, 1925; Økland, 1927; Тугаринов, 1929; Simpson, 1946, 1947a, 1947b; Hopkins, 1959; Верецагин, 1963). Другие исследователи отдают предпочтение западным связям через гипотетическую Атлантиду или через Британско-Гренландский мост (Handlirsch, 1913; Arldt, 1919; Вульф, 1944; Пидопличко, Макеев, 1952; Пидопличко, 1954), который хотя и существовал реально до плейстоцена, но обеспечивал широкий межконтинентальный контакт лишь до начала неогена.

Как индикаторы сравнительной роли различных типов межконтинентальных связей в формировании современной общности фауны долгоножек Палеарктики и Неарктики значительный интерес представляют следующие факты:

1. Среди представленных в фауне Европы общеголарктических родов и подродов семейства нет ни одного, который отсутствовал бы в Вост. Азии и, следовательно, мог бы расселиться в Голарктике только «западным» путем.

2. Единственный эндемичный для Европы и Сев. Африки подрод рода *Tipula* — ореофильный *Mediotipula* Pierre — отсутствует как во всей палеарктической Азии, так и в Сев. Америке. Центром расцвета этого подрода, формированием которого было связано с эпохой альпийского орогенеза в неогене (Савченко, 1961a), является именно юго-западная часть Палеарктики, откуда он имел все шансы проникнуть в Сев. Америку, если бы взаимопроникновение между Палеарктикой и Неарктикой осуществлялось в неогене «западным» путем посредством трансатлантической связи. Это же касается видов группы «*maxima*» из рода *Tipula*, локализованных также на юго-западе Палеарктики (рис. 114), но отсутствующих в большей части Азии и во всей Сев. Америке.

3. Количество видов долгоножек, общих для Европы и Сев. Америки, но отсутствующих в Азии, ничтожно и с прогрессом в изучении фауны обоих континентов не увеличивается, а уменьшается. Например, европейский *Nephrotoma flavescens* L., ранее указанный для Неарктики (Alexander, 1919a), исключен из последнего каталога неарктических двукрылых (Alexander, 1965c) как чуждый для местной фауны вид. Не исключено, что нахождение этого геобионтного вида в США связано со случайным завозом его личинки с почвой из Европы.

4. Кроме европейского *Tipula paludosa* Mg., недавно завезенного на о-в Ньюфаундленд и прижившегося там (Fox, 1957; Alexander, 1962b), из встречающихся в Европе видов семейства на северо-востоке Америки достоверно зарегистрированы лишь *T. besselsi* O.-S., *T. arctica* Curt. и *Nephrotoma lundbecki* J. Niels. Все это типично высокоширотные, геологически сравнительно молодые виды, адаптированные к специфическим условиям существования в Арктике и высокогорьях. Они имеют, как правило, циркумарктические ареалы, в связи с чем одинаково, вероятно, их расселение в Голарктике как трансатлантическим, так и аналогичным транспацифическим путем.

5. Ни один вид долгоножек, распространенных в умеренной полосе Европы, а также на Фарерских островах и в Исландии, до сих пор не обнаружен западнее

Гренландии, равно как и все виды (кроме упомянутых выше), достигающие в сев.-вост. Америке Баффиновой Земли, безусловно отсутствуют в Европе, включая самые северо-западные окраины ее континентального шельфа. И это при условии, что Гренландию от Баффиновой Земли отделяет лишь сравнительно узкий пролив Дэвиса, ширина которого не превышает 350 км.

Таким образом, за исключением небольшой группы высокоширотных специализированных форм, для большинства палеарктических и неарктических видов

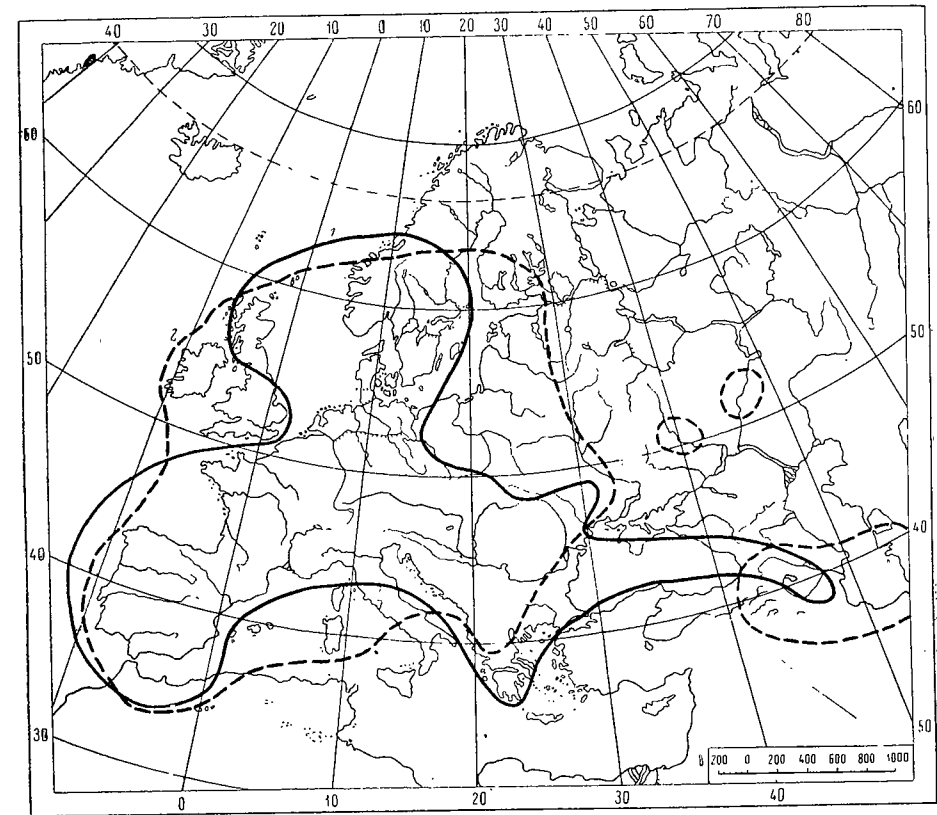


Рис. 114. Ареалы западнопалеарктических видов подрода *Mediotipula* Pierre (1) и группы «*maxima*» из подрода *Acutipula* Al. рода *Tipula* L. (2).

долгоножек между Гренландией и Баффиновой Землей по проливу Дэвиса проходит весьма эффективная зоогеографическая граница, которая была установлена Линдротом (Lindroth, 1957, 1961) для ряда групп насекомых, характеризующихся, подобно долгоножкам, слабым полетом и, следовательно, ограниченной способностью к активному расселению.

Отсутствие долгоножек с амфиатлантическими ареалами в бореальной фауне Европы, которая начала формироваться уже с конца миоцена — начала плиоцена, и трудно проходимый характер границы по проливу Дэвиса убедительно свидетельствуют о том, что между Палеарктикой и Неарктикой по меньшей мере с середины неогена не было сколько-нибудь широкой и продолжительной миграции долгоножек «западным» трансатлантическим путем. Если он и имел место, то лишь в очень ограниченных масштабах и только на Крайнем Севере, причем на очень узкой экологической базе, которая в связи со свойственными ей экстремальными условиями существования служила непреодолимым барьером для распространения как с востока на запад, так и в противоположном направлении всех экологических групп семейства, кроме наиболее узкоспециализированных высокоширотных. Поэтому в формировании современной общ-

ности палеарктической и неарктической фаун долгоножек трансатлантическая связь сыграла лишь минимальную роль.

Принципиально иначе решается вопрос о значении восточных транспацифических связей. Как и в ряде других групп насекомых (Kolbe, 1912; Lindroth, 1957), большинство общих с Неарктикой родов, подродов и видов семейства локализовано в Палеарктике на крайнем востоке Азии, но отсутствует в ее центральных и западных районах. В палеарктической фауне, например, лишь в Вост. Азии представлены общеголарктические роды *Oropeza* и *Tipulodina*, подроды *Nippotipula* Mats. и *Trichotipula* Al. из рода *Tipula*, а также такие общеголарктические виды последнего, как *T. macrolabis* Lw., *T. illinoiensis* Al., *T. subarctica* Al., *T. pribilofensis* Al. и некоторые другие, едва ли могшие проникнуть в Вост. Азию с запада трансатлантическим путем. Поэтому кажется очевидным, что в формировании общности фауны долгоножек Палеарктики и Неарктики решающими были транспацифические межконтинентальные связи.

Большое сходство фауны долгоножек Вост. Азии и Сев. Америки на различных таксономических уровнях свидетельствует о том, что связь между ними осуществлялась по Берингиде в течение весьма продолжительного времени и притом на различном экологическом фоне.

Очень характерно, что общие для Вост. Азии и Сев. Америки группы долгоножек четко подразделяются на два комплекса по предполагаемому геологическому возрасту, экологическим адаптациям, современной структуре и степени разобщенности амфиарктических участков их ареалов.

Первый комплекс включает более архаические и геологически древние таксоны родового (*Oropeza*, *Tipulodina*) и подродового ранга (*Nippotipula*, *Trichotipula*), возраст которых восходит по меньшей мере к палеогену, а для родов, возможно, и к мезозою. Компоненты его — типичные гигрофилы и связаны биоценологически с широколиственно-хвойной растительностью тургайского типа, а географически — с Палеарктической подобластью Палеарктики и восточной приатлантической частью Сев. Америки (рис. 115), где существуют в малоизмененном виде соответствующие древесные формации. С севера распространение этого комплекса ограничено в Евразии линией, пересекающей Приморье, южн. Сахалин и южн. Курилы; ареал его, следовательно, далеко не достигает южных пределов Берингиды. Это обуславливает наряду с географической, также широкую экологическую изоляцию палеарктического и неарктического участков ареала комплекса. По экологическим причинам эти участки в настоящее время, очевидно, не сомкнулись бы даже при восстановлении транспацифической сухопутной связи между Вост. Азией и Сев. Америкой на месте Берингиды. В связи с этим голарктический ареал данного комплекса мог сформироваться в прошлом лишь при условии, что либо Берингида простиралась к югу значительно дальше, чем это обычно допускается, либо древесная растительность тургайского типа во время его формирования была распространена дальше на север, чем теперь, и покрывала также южную часть Берингиды. Несмотря на всю его привлекательность, первое предположение трудно обосновать фактами, второе же хорошо согласуется как с палеофлористическими, так и с палеогеографическими данными. Известно, например, что на рубеже олигоцена и миоцена, когда северный полюс был в районе Аляски, японский остров Хоккайдо находился под 30° с. ш. (Esaki, 1932a), т. е. примерно на 15° южнее, чем теперь, и лишь немного севернее Шанхая, расположенного уже в субтропической зоне. Соответственно к югу была смещена вся нынешняя территория Вост. Азии, что делало вполне возможным существование по южному побережью Берингиды широколиственной древесной растительности. Поэтому весьма вероятно, что формирование непрерывного голарктического ареала первого комплекса могло быть приурочено именно к миоцену, а может быть, и к палеогену, когда, по мнению некоторых исследователей (Schmidt, 1946), Вост. Азию и вост. Америку уже населяла зоогеографически сходная фауна.

Ко второму комплексу относятся более специализованные и геологически молодые таксоны преимущественно видового ранга, сложившиеся, очевидно, не раньше плиоцена, а некоторые, возможно, еще позже — в течение плейстоцена. Большинство компонентов второго комплекса — типичные мезо- или ксерофилы, связанные биоценологически с открытыми и полуоткрытыми пространствами типа гольцов, песчаных дюн или кустарниковой лесотундры и ло-

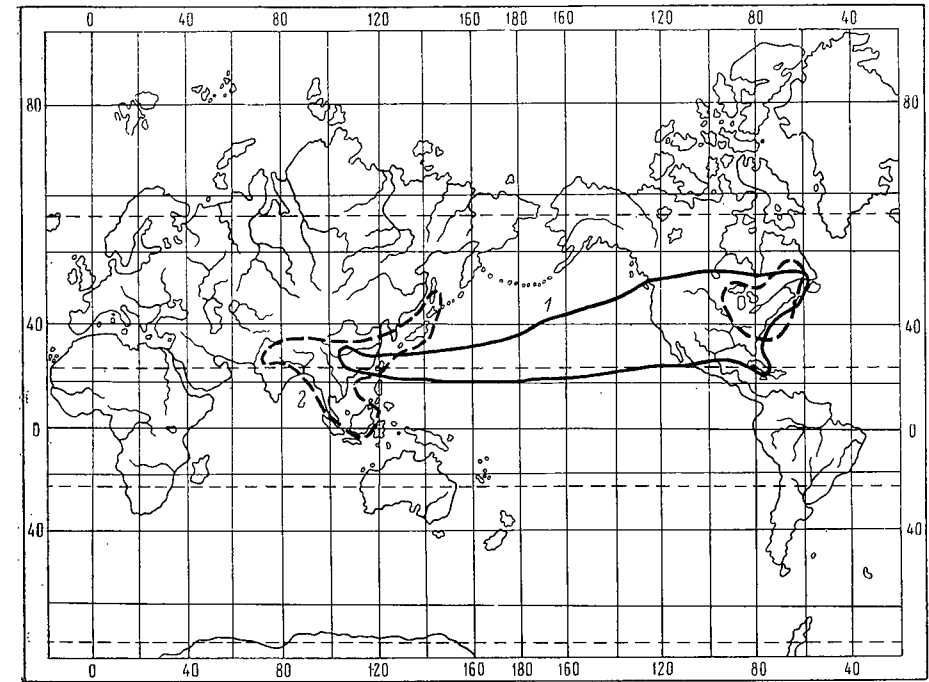


Рис. 115. Палеарктическо-неарктические связи на подродовом уровне: голарктические ареалы подродов *Trichotipula* Al. (1) и *Nippotipula* Mats. рода *Tipula* L. (2). По Савченко, с изменениями.

кализированные географически в Палеарктике исключительно на северо-востоке Ангарской, а в Неарктике — преимущественно на северо-западе Канадской подобласти. От первого комплекса второй очень наглядно отличается не только широтной локализацией, но и иной структурой ареала. Если у отдельных его компонентов, например у *Tipula illinoiensis* Al., ареал состоит из двух географически явно разобщенных участков (рис. 116), то у большинства ареалы практически непрерывны и разделены лишь узким (шириной около 90 км) Беринговым проливом. Так распространены, например, *T. macrolabis* Lw., а также виды *Tipula* из группы «*carinifrons*» (*T. cineracea* Coq., *T. katmaiensis* Al., *T. malaisei* Al. и др.), встречающиеся как на острове Врангеля, Чукотке, Камчатке и Курильских островах, так и на Аляске (Alexander, 1933c), т. е. на территориях, представляющих собою остатки Беринговой суши. Сходные ареалы имеют также *T. subarctica* Al., известный в сев.-вост. Азии с севера Камчатки, с Анадыря и сев. Курил, а в сев.-зап. Америке — с Аляски, и *T. pribilofensis* Al., встречающийся, кроме сев. Азии, еще только на субарктических островах Прибылова, тоже входивших в состав Берингиды. Экологического барьера между западным и восточным участками ареалов всех перечисленных выше видов, очевидно, нет, и при возобновлении транспацифической связи между Вост. Азией и Сев. Америкой на месте Берингова пролива, по-видимому, ничто не препятствовало бы их слиянию.

Как правило, по обе стороны Берингова пролива компоненты второго комплекса представлены тождественными географическими формами, что отмечено также Кольбе (Kolbe, 1912) для жукелиц из рода *Carabus* L. и Линдротом (Lindroth, 1961) для бабочки *Coenonympha tullia* Müll., имеющих сходное географическое распространение. Отсутствие в этих и многих других аналогичных случаях сколько-нибудь заметной внутривидовой дифференциации убедительно

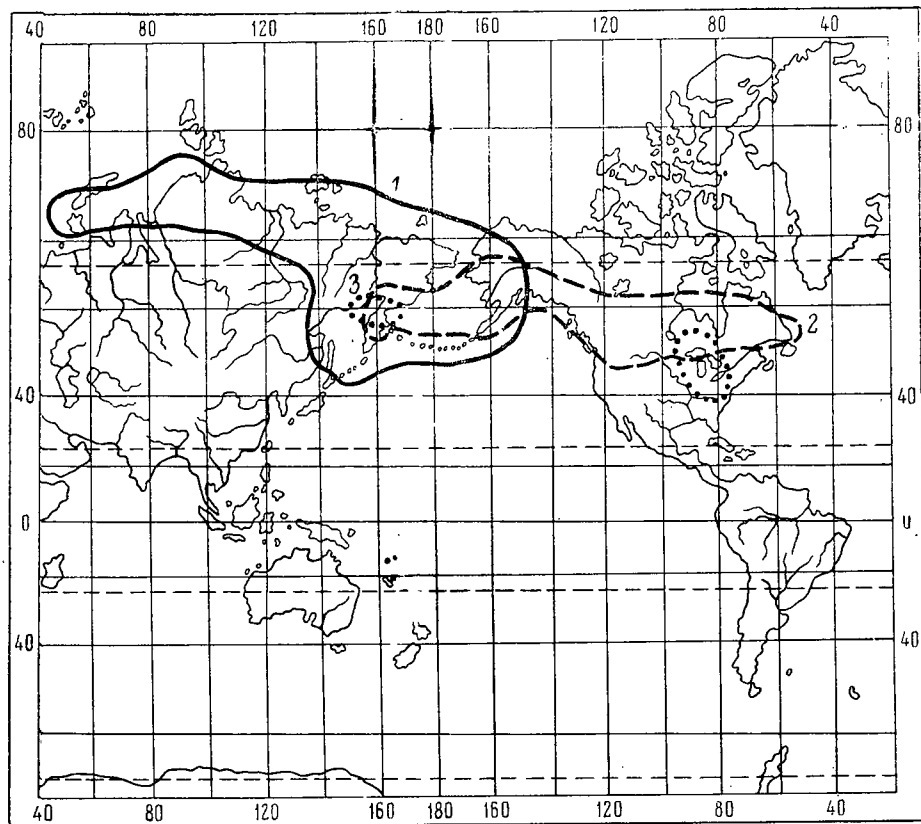


Рис. 116. Палеарктическо-неарктические связи на групповом и видовом уровнях. Голарктические ареалы групп «*carinifrons*» из подрода *Pterelachisus* Rond. (1) и видов *T. (Lunaticipula) macrolabis* Lw. (2) и *T. (Lindnerina) illinoensis* Al. рода *Tipula* L. (3). По Савченко, с изменениями.

тально свидетельствует о том, что амфицифическая дизъюнкция на месте Берингова пролива возникла геологически сравнительно недавно. Поэтому в процессе формирования современных палеарктической и неарктической фаун долгоножек трансцифическая связь между Вост. Азией и Сев. Америкой могла выполнять свои транзитные функции значительно дольше и в более широких масштабах, чем трансатлантическая связь Сев. Америки с Европой.

Несмотря на то что географически Палеарктика изолирована от Ориентальной области значительно слабее, чем от Неарктической, в ее фауне долгоножек ориентальные связи выражены менее четко, чем неарктические.

Если по сравнению с Неарктикой в Палеарктике имеется всего 2 отсутствующих в ней широко распространенных эндемичных рода долгоножек, то по сравнению с Ориентальной областью количество таких родов возрастает до 6 (*Oropeza*, *Prionocera*, *Nigrotipula* Hnts. et V.-W., *Dictenidia* Brul., *Phoroctenia* Coq., *Ctenophora* Mg.). С другой стороны, в фауну Ориентальной области входят 7 родов, отсутствующих в Палеарктике, тогда как в Неарктике таких родов

нет, если не считать малохарактерных для нее тропических *Brachypremna* и *Megistocera*.

Кроме всеветно или почти всеветно распространенных родов *Dolichozeza*, *Tipula* и *Nephrotoma*, все общие с Ориентальной областью роды долгоножек имеют в Палеарктике очень локальное распространение, ограниченное Палеарктической подобластью или даже ее крайним югом (китайские провинции Сычуань и отчасти Юньнань), представляющим в зоогеографическом отношении переходную зону между палеарктической и ориентальной фаунами долгоножек (Савченко, 1960а). Только до северных пределов Палеарктической подобласти проникают характерные для ориентальной фауны тропические роды *Indotipula*, *Tipulodina* и *Pseliophora*. Севернее ее южных районов не заходят ориентальные роды *Macgregoromyia* и *Brithura* и тропические роды *Ctenacroscelis* и *Longurio* Lw.

Следует, однако, отметить, что некоторые палеарктические и ориентальные роды долгоножек связаны очень тесными узлами родства, указывающими на их происхождение от общих анцестральных форм и на наличие в далеком прошлом прямых генетических связей между палеарктической и ориентальной фаунами долгоножек. В качестве примера таких родов можно привести палеарктических *Phoroctenia* и *Ctenophora*, которые, вероятно, являются специализированной и геологически молодой ветвью характерного для тропиков, особенно для Ориентальной области, рода *Pseliophora*, замещающей его в фаунах умеренных широт северного полушария (Савченко, 1973).

На подродовом уровне связи между палеарктической и ориентальной фаунами долгоножек еще слабее, чем на родовом. Из 17 подродов рода *Tipula*, более или менее широко распространенных в Палеарктике, семи (*Schummelia* Edw., *Arctotipula*, *Lindnerina*, *Tipula* s. str., *Mediotipula*, *Dendrotipula* Sav., *Odonatisca*) вовсе нет в Ориентальной области и столько же (*Angarotipula* Sav., *Beringotipula*, *Savtshenkia* Mnnhs., *Yamatotipula*, *Pterelachisus*, *Oreomyza*, *Lunaticipula*) представлено в ней единичными видами, локализованными преимущественно в экстразональных биотопах высокогорий. Соответственно такие ориентальные подроды, как *Formotipula* и *Nippotipula*, известны до сих пор лишь с крайнего юго-востока Палеарктики (рис. 115), а ориентально-африканский подрод *Platytipula* Mats.; хотя и широко распространен в Палеарктике, но представлен вне палеарктической и юга центральноазиатской подобластей только немногими aberrantными видами (*Tipula moivana* Mats., *T. luteipennis* Mg., *T. melanoceros* Schumm., *T. autumnalis* Lw.), так далеко уклоняющимися в таксономическом отношении от ориентальных групп подрода, что, возможно, они вообще заслуживают выделения в самостоятельный подрод. В широком зоогеографическом аспекте общими для палеарктической и ориентальной фаун долгоножек можно считать лишь подроды *Acutipula* и *Vestiplex*. Но в них уже произошла четкая дифференциация. В Палеарктике основная масса более архаических видов подрода *Acutipula*, близкородственных его ориентальным группам, представлена в Палеарктической подобласти, тогда как на остальной территории подрод представлен только небольшими группами aberrantных видов (группы «*maxima*», «*decipiens*», «*luna*», «*vittata*»), представляющими собою несомненно особые филогенетические ветви, связанные с его основным генеалогическим стволом лишь довольно отдаленным родством. Подрод *Vestiplex* в современной палеарктической и ориентальной фауне также представляют различные, обособленные ветви, в первой — более специализированные и ксерофильные (группы «*scripta*», «*excisa*», «*virgatula*», «*leucoprecta*» и др.), а во второй — более примитивные и мезофильные (группы «*avicularia*», «*subtincla*» и др.), заходящие в Палеарктику лишь на крайнем юго-востоке.

На видовом уровне реальные связи между палеарктической и ориентальной фаунами долгоножек почти не выражены. Не считая нескольких общих видов (*Ctenacroscelis flavus* Brun., *C. herculeanus* Al., некоторые *Formotipula*, *Pseliophora* и др.), зарегистрированных на крайнем юге Палеарктической подобласти в переходной зоне, населенной смешанной энтомофауной (Савченко,

1960а), из широко распространенных в Палеарктике видов в Ориентальной области (юго-вост. Китай) обнаружен лишь сравнительно эвритопный *Nephrotoma cornicina* L. (Alexander, 1937), современный ареал которого сложился, возможно, не без участия человека.

Таким образом, ориентальные связи в палеарктической фауне долгоножек, четкие на высшем (надродовом и отчасти родовом) уровне, постепенно сходят на нет на низших (подродовом, групповом и особенно видовом) уровнях. Это означает, что они сложились в очень отдаленное геологическое время, очевидно, еще в раннем палеогене или даже в конце мезозоя, когда в Вост. Азии еще не было сколько-нибудь резко выраженной ландшафтной, а в связи с этим и биогеографической зональности; по мере же ее дифференциации прогрессивно уменьшались за счет таксономической перестройки и постепенного вытеснения гигрофильных фаунистических комплексов ориентального типа более мезофильными и умеренно теплолюбивыми палеарктическими.

Непроходимый географический барьер в виде высочайших горных систем Гималаев, Кунь-Луня и Памира отделяет Палеарктику от Ориентальной области только в Центр. Азии, причем лишь с позднего неогена, а на востоке азиатского материка по меньшей мере с конца мезозоя никаких существенных преград между ними не существовало. Поэтому весьма вероятно, что современные различия между фаунами долгоножек обеих областей обусловлены в основном экологическими факторами. Учитывая высокую гигрофильность семейства в целом, можно предполагать, что основным фактором является гигротермический режим, определяющий границы между, с одной стороны, тропической и субтропической, а с другой — умеренной зонами Азии.

Хотя сухопутные контакты между Передней Азией и Африкой существовали в той или иной степени в течение большей части кайнозоя и прекратились лишь в плиоцене с образованием грабена Красного моря, связи между типулидными фаунами Палеарктической и Эфиопской областей выражены тоже сравнительно слабо.

Общими для них являются лишь более примитивные подсемейства (*Dolichorezinae* и *Tipulinae*), а специализированное сапроксилобионтное подсемейство *Stenophorinae*, представленное в Палеарктике 5 родами, в Эфиопской области имеет всего один род (*Pselliophora*), нахождение которого там не вполне достоверно. Из многочисленных родов семейства, характерных для Эфиопской области, лишь немногие, общие с ориентальной фауной (*Longurio*, *Ctenacroscelis*), представлены также на крайнем юго-востоке Палеарктической подобласти Палеарктики, большинства же (*Scamboneura* O.-S., *Xenotipula* Al., *Idiotipula* Al., *Leptotipula* Al., *Habromastix* Skuse, *Goniotipula* Al.) в последней нет. Соответственно многие характерно палеарктические роды (*Prionocera*, *Nigrotipula* и др.) не обнаружены в эфиопской фауне. Более или менее широко распространены как в Палеарктической, так и в Эфиопской областях лишь виды трансглобальных родов *Dolichopeza*, *Tipula* и *Nephrotoma*.

На подродовом уровне палеарктическую и эфиопскую фауны долгоножек связывают лишь 4 подрода рода *Tipula* (всего 18% от их общего числа в Палеарктике). Это подроды *Acutipula*, *Platytipula*, *Tipula* s. str. и *Savtshenkia*, в современном распространении которых отражаются два разных типа палеарктическо-эфиопских связей, отличающихся друг от друга как по географической локализации, так и по геологическому возрасту.

Первый тип связей наиболее наглядно прослеживается на примере подрода *Acutipula*, имеющего, по-видимому, эфиопское происхождение (Савченко, 1961а). Как уже говорилось, в западной части Палеарктики подрод *Acutipula* представлен лишь немногими специализированными, таксономически обособленными олиго- или монотипическими группами видов («*maxima*», «*decipiens*», «*vittata*»), не обнаруживающими близкого родства с эфиопскими группами. Напротив, из юго-восточной части Палеарктики и из Ориентальной области известны многочисленные, преимущественно примитивные, политипические и близкие между собой видовые группы подрода, родственные его эфиопским

группам и вместе с ними составляющие, вероятно, основной филогенетический ствол его развития.

Южная и восточная части ареала подрода, где сосредоточены более архаические и древние группы его, имеет вид широкой косой полосы, тянущейся из Южной и экваториальной Африки через Мадагаскар и Индию в Вост. Азию (рис. 117), совпадая с зоной, где в палеогене существовала непосредственная сухопутная связь между Вост. Азией и экваториальной Африкой, сыгравшая,

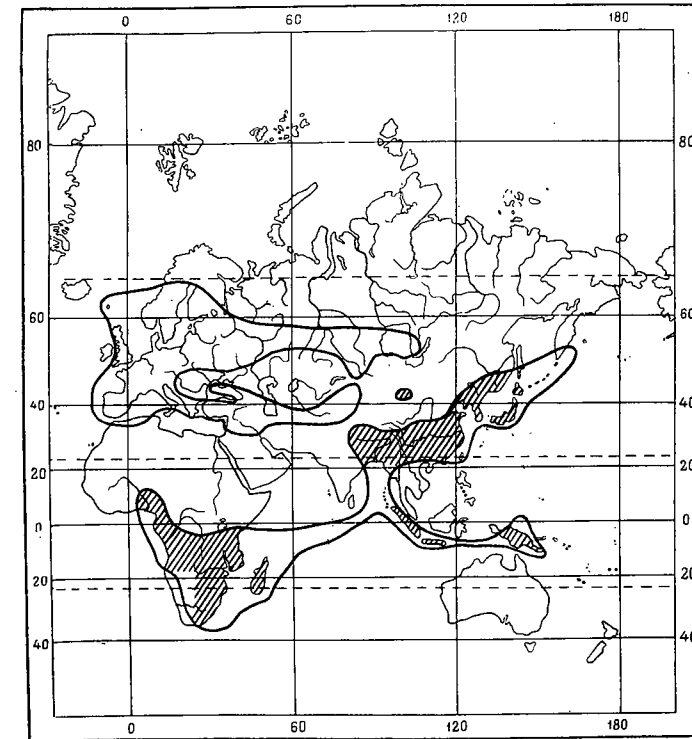


Рис. 117. Палеарктическо-эфиопские связи на подродовом уровне: ареал подрода *Acutipula* L. рода *Tipula* L. Заштрихованы районы распространения архаических видовых групп подрода.

как это общепризнано (Kolbe, 1912; Handlirsch, 1913; Вульф, 1944, и др.), большую роль в обмене фаунистическими и флористическими элементами между двумя континентами.

Это совпадение, по-видимому, показывает путь, по которому в палеогене подрод *Acutipula* проник из эфиопской фауны сначала в ориентальную, а позже, когда в олигоцене Индия, потеряв сухопутную связь с Африкой, присоединилась к остальной части Азии (Синицын, 1962), также в палеарктическую фауну.

Можно предполагать, что геологический возраст эфиопских связей первого типа в палеарктической фауне долгоножек восходит к палеогену и сложился не путем прямого контакта обеих зоогеографических областей, которого на востоке Палеарктики никогда не было, а при участии Ориентальной области, сыгравшей роль промежуточной транзитной территории.

Примером второго типа связей между фаунами долгоножек Палеарктики и Эфиопской области служат особенности распространения подрода *Tipula* s. str. В современной фауне выделяются два центра обилия видов последнего: эфиопский в Южной и экваториальной Африке и палеарктический в Средиземноморье (рис. 118). В обоих преобладают виды с бивольтинным циклом развития, которые считают более архаическими (Alexander, 1956b). Наиболее

примитивные виды, характеризующиеся слабо дифференцированным задним отделом гоношлевритов самцов, локализованы в эфиопском участке подродового ареала, что дает основания считать его более древним и, по-видимому, первичным по сравнению со средиземноморским. Примечательно, что оба центра обилия видов этого подрода почти соединены своего рода «дорожкой», которая, начинаясь в восточной части европейского Средиземноморья, пересекает с севера на юг Ближний Восток, Египет и Судан. Эту дорожку заселяет *T. orientalis* Lask., являющийся, с одной стороны, единственным общим пале-

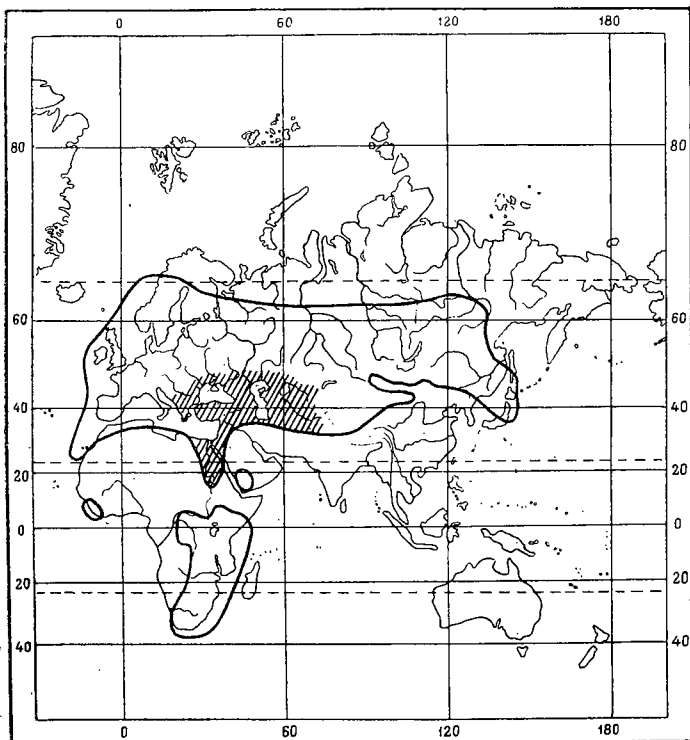


Рис. 118. Палеарктическо-эфиопские связи на подродовом уровне: ареал подрода *Tipula* s. str. из одноименного рода. Заштрихованы районы распространения *Tipula orientalis* Lask.

арктическо-эфиопским видом подрода, а с другой — промежуточным звеном, связывающим его архаических эфиопских представителей с более специализованными палеарктическими.

Судя по структуре его ареала, подрод *Tipula* s. str., сложившись где-то в районе столовых возвышенностей вост. Африки, проник позже на север по горным хребтам сев.-вост. Африки, Малой Азии и юго-вост. Европы, составившими единую горную систему вплоть до нарушения в нижнем плиоцене широкого сухопутного контакта между Аравийским полуостровом и Африкой.

Этот второй тип палеарктическо-эфиопских связей возник в фауне долгоножек, по-видимому, лишь в неогене, т. е. значительно позже первого, причем, в отличие от него, благодаря непосредственному сухопутному контакту между Евразией и Африкой, существовавшему в западной части Палеарктики.

Очевидно, вследствие прекращения этого контакта к концу третичного периода эфиопские связи в палеарктической фауне долгоножек на видовом уровне практически совершенно не выражены. Кроме упомянутого выше *T. orientalis* Lask., не известно ни одного вида долгоножек, общего для Палеарктики и Эфиопской области.

Сравнительно слабо выраженные связи палеарктической и эфиопской фаун долгоножек на первый взгляд противоречат общепринятой точке зрения на значительную роль, которую в неогене эфиопские фаунистические элементы сыграли в формировании на юге Палеарктики так называемых гиппарионовых териокомплексов. Эта точка зрения, находящая подтверждение не только в палеонтологических данных, указывающих на близкое родство гиппарионовых фаун Евразии и Африки (Пидопличко, 1954), но и в современном распространении некоторых жесткокрылых (Крыжановский, 1965) и других насекомых, получила свое крайнее выражение у Бартенева (1934), считающего, что энтомофауна Средиземноморской подобласти Палеарктики вообще эфиопского происхождения.

Противоречие это, однако, лишь кажущееся. Связанная биоценотически с ландшафтами типа африканских саванн, гиппарионовая фауна экологически была мезофильной с тенденцией к развитию в сторону ксерофилии. Все же группы долгоножек, в распространении которых прослеживаются палеарктическо-эфиопские связи, принадлежат либо к гигрофильным гелобионтам (*Ascutipula*), либо к умеренно мезофильным геобионтам (*Tipula* s. str.), которые если и входили в состав гиппарионовой фауны, то лишь на положении локально распространенных экстразональных элементов. Судя по современным биоценозам типа степей и саванн, гиппарионовая фауна должна была быть вообще очень бедна долгоножками. Поэтому она и не могла оказать существенного влияния на характер современной палеарктической фауны долгоножек.

Скрытые позднейшими фаунистическими наслоениями древние связи между фаунами долгоножек Палеарктики, с одной стороны, и Неотропической и Австралийской областей — с другой, проявляются лишь на высшем, главном образом надродовом (подсемейства *Dolichopezinae* и *Tipulinae*) и только частично на родовом уровне. В последнем случае они могут быть достоверно установлены лишь в отношении немногих родов семейства (*Dolichopeza*, *Tipula*, *Nephrotoma*), имеющих всесветное или близкое к нему распространение, корни которого уходят в мезозой, когда еще не было резкой климатической, ландшафтной и биогеографической зональности земной суши, ставшей более четкой лишь после окончательного разобщения материков в течение кайнозоя.

Хотя это и может показаться парадоксальным, наличие в фауне Палеарктики древних тропических связей подтверждается на примере типично бореального рода *Prionocera*, являющегося, по-видимому, сильно модифицированной ветвью какой-то вымершей систематической группы семейства, близкой филогенетически к тропическому роду *Megistocera*.

ОСНОВНЫЕ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ДОЛГОНОЖЕК

Любой реальный таксон независимо от его ранга в чем-либо специфичен. Специфичность эта выражается в различных свойствах, включая и географическое распространение, которое является таким же таксономическим признаком, как строение тела, особенности развития, кормовые связи, норма реакции на воздействие факторов среды и пр. (Кiriakoff, 1956). В связи с этим в природе не существует и не может существовать двух и тем более нескольких близкородственных таксонов с абсолютно тождественным распространением. Как бы ни были они близкородственны друг другу, географическое распространение их всегда чем-либо отличается.

Наряду с различиями в географическом распространении отдельных таксонов обнаруживаются, как правило, и черты сходства. В зависимости от степени этого сходства все организмы могут быть объединены в зоогеографические комплексы и подчиненные им более дробные группы, характерные для зоогеографических единиц различного ранга от высшего до низшего включительно.

Обычно под зоогеографическими комплексами понимают группы организмов, характеризующихся «более или менее сходными условиями обитания и сходным географическим распространением» (Теленга, 1952).

Некоторые исследователи, отождествляя зоогеографические комплексы с фаунистическими, считают их случайными ассоциациями организмов со сходными требованиями к среде. Например, по Ребелю (Rebel, 1931), это условные категории, которые только обеспечивают систематический анализ фауны. Едва ли надо доказывать ошибочность такой точки зрения. Как зоогеографические, так и фаунистические комплексы не являются ни условными, ни тем более случайными категориями. Существовая реально, и те и другие сложились исторически в процессе продолжительного и закономерного развития под влиянием как действовавших раньше, так и ныне действующих геологических, географических и экологических факторов. Принципиальная разница между ними заключается лишь в том, что в состав первых могут входить разнородные по географическому происхождению, геологическому возрасту и таксономическим связям фаунистические элементы, объединенные лишь общностью ареалов и сходными условиями обитания, тогда как вторые могут состоять только из генетически более или менее однородных фаунистических элементов, объединенных в первую очередь общностью происхождения и истории развития. Поэтому ниже зоогеографические комплексы рассматриваются именно как ассоциации конвергентно приспособившихся к сходным условиям существования форм, имеющих не только сходную экологическую валентность, но также и сходные геологический возраст, географическое происхождение и таксономические связи.

Различные исследователи (Rebel, 1931; Теленга, 1952; Friese, 1958; Медведев, 1960, и др.), группируя с зоогеографической точки зрения палеарктических насекомых, вкладывают в установленные ими зоогеографические комплексы и группы различное содержание, отражающее как их индивидуальные зоогеографические воззрения, так и специфику тех групп насекомых, с которыми они работали. В связи с этим их классификации не могут считаться универсальными и требуют в каждом конкретном случае уточнения.

Характеристика зоогеографических комплексов, которые могут быть установлены для палеарктических долгоножек на основании особенностей их распространения и экологии, приводится ниже. При этом рассматриваются лишь важнейшие из этих комплексов и подчиненных им групп без чрезмерного их дробления и детализации. Для них в настоящее время еще нет достаточных материалов, не говоря уже о том, что такая детализация, пожалуй, и не нужна, так как при ней легко переступаются грани, отделяющие региональные зоогеографические группировки от локальных экологических.

Трансглобальный (космополитический) комплекс. Объединяет фаунистические элементы, распространенные на большей части земной суши, кроме отдельных районов с экстремальными условиями, непригодных для существования не только долгоножек, но и большинства других насекомых (высокая Арктика, Антарктика). В Палеарктике к этому комплексу относятся лишь таксоны высших рангов, сложившиеся, возможно, еще в мезозое, когда земная суша не была дифференцирована на современные материки. Это подсемейства *Tipulinae* и *Dolichopezinae*, а также политипические роды *Dolichopezia*, *Tipula* и *Nephrotoma*, представленные в фауне всех или по меньшей мере большинства зоогеографических областей и не характерные для каждой из них в отдельности. Трансглобальный ареал рода *Dolichopezia* находится, по-видимому, в процессе редукции в циркумтропический. Это видно из того, что в тропиках и субтропиках он дифференцирован на ряд подродов (включая и наиболее примитивные) и достигает максимального видового разнообразия, тогда как в умеренных широтах он имеет всего 2 подрода с ограниченным количеством видов.

Циркумтропический комплекс. Включает фаунистические элементы, связанные географически с тропиками и субтропиками. В палеаркти-

ческой фауне к нему относятся архаические гигрофильные роды *Ctenacroscelis*, *Tipulodina* и *Pselliophora*. Несмотря на большое видовое разнообразие их в Юго-Вост. Азии, лишь по одному виду родов *Tipulodina* и *Pselliophora* достигает в Палеарктике границ СССР.

В современной палеарктической фауне циркумтропический комплекс следует, очевидно, рассматривать как реликтовый, сохранившийся в умеренных широтах Евразии в предельно обедненном виде еще с палеогена, когда местная фауна имела если не тропический, то во всяком случае субтропический характер. Судя по тому, что в восточном полушарии этот комплекс представлен ныне гораздо богаче, чем в западном, ареал его, по-видимому, также имеет тенденцию к редукции до уровня палеотропического.

Палеотропический комплекс. Сюда принадлежат фаунистические элементы, формирование которых в самостоятельные таксоны происходило, по-видимому, в пределах Эфиопской и Ориентальной зоогеографических областей. К палеотропическому комплексу в фауне Палеарктики могут быть отнесены гелобиионты подрода рода *Tipula* — *Platytipula* и *Acutipula*, имеющие предположительно палеогеновый возраст (Савченко, 1961а). Наиболее архаические группы подрода *Platytipula* локализованы в экваториальной Африке и Юго-Вост. Азии, а в пределах Палеарктики — лишь в Палеархеарктической подобласти, где они экологически связаны с хвойно-широколиственными лесами японо-маньчжурского типа. На остальной территории Палеарктики подрод представлен лишь небольшой, явно остаточной группой aberrантных видов, подвергшихся вторичной таксономической перестройке и морфологически далеко уклоняющихся.

В палеарктической фауне палеотропический комплекс играет, очевидно, роль реликтового элемента, сохранившегося в умеренных широтах Евразии с миоцена — начала плиоцена, когда здесь были широко распространены леса, близкие по флористическому составу и населявшей их фауне к современной японо-маньчжурской растительности Палеархеарктики.

Ориентальный комплекс. Локальный вариант палеотропического комплекса, включающий фаунистические элементы, которые населяют в основном Ориентальную область, но отсутствуют или представлены лишь фрагментарно в Эфиопской области. К ориентальному комплексу принадлежат архаические палеогеновые или даже мезозойские роды *Macgregoromyia* (рис. 176), *Brithura* (рис. 213) и *Indotipula* (рис. 219), не менее древние подроды *Nesopeza* (рис. 157) и *Sinoropeza* из трансглобального рода *Dolichopezia*, а также архаический подрод *Formotipula* из рода *Tipula*; все они едва проникают на крайний юго-восток Палеарктики, где некоторые из них (*Macgregoromyia*, *Brithura*) даже не достигают границ СССР. По экологической и зоогеографической валентности принадлежащих ему фаунистических элементов ориентальный комплекс близок к палеотропическому.

Голарктический комплекс включает фаунистические элементы с широким трансголарктическим распространением (рис. 149). В палеарктической фауне он представлен на различных таксономических уровнях. Не считая циркумарктических элементов, которые будут рассмотрены отдельно, к голарктическому комплексу относятся, например, роды *Prionocera*, *Phoroctenia* и *Ctenophora*, подроды *Schummelia*, *Arctotipula*, *Angarotipula*, *Beringotipula*, *Oreomyza*, *Lindnerina*, *Lunatipula* и *Odonatisca* из рода *Tipula*, а также ряд видовых комплексов последнего, включая группы «*variicornis*», «*pruinosa*», «*unca*», «*hortensis*», «*truncorum*» и некоторые др. Большинство из них связано с бореальной зоной и может рассматриваться в голарктической фауне также в качестве циркумбореального элемента.

Палеарктический комплекс, ареал которого ограничен пределами Палеарктики, включает всего два рода — *Nigrotipula* и *Dicthenidia*. Характеристика его на подродовом, групповом и видовом уровнях затруднительна, так как относящиеся сюда таксоны имеют в большинстве случаев не транспалеарктическое, а более локальное распространение и соответственно

рассматриваются ниже в составе более мелких зоогеографических группировок, входящих в состав палеарктического комплекса.

Западнопалеарктический комплекс, ареал которого ограничен Европой, Сев. Африкой, Малой и Передней Азией (рис. 114), включает лишь два вида рода *Tipula*, а именно *T. (Yamatotipula) lateralis* Mg. и *T. (Acutipula) maxima* Poda, характеризующиеся первый — палеархеарктическими, а второй — средиземноморскими связями.

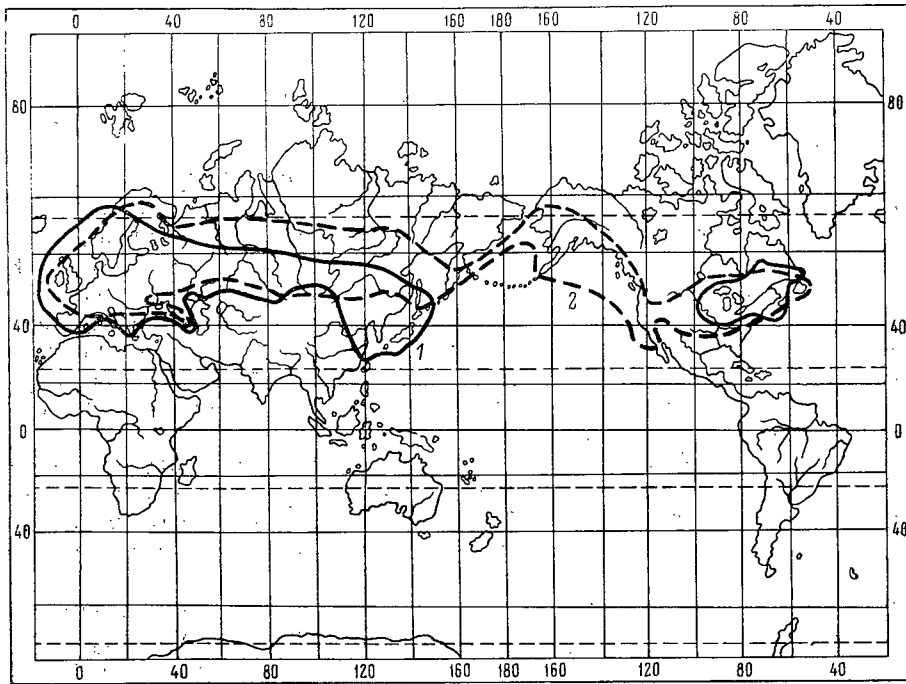


Рис. 119. Голарктические ареалы рода *Ctenophora* Mg. (1) и подрода *Beringotipula* Sav. рода *Tipula* L. (2).

Палеархеарктический комплекс. К нему относятся фаунистические элементы, населяющие в основном Палеархеарктическую подобласть Палеарктики в пределах, установленных Семеновым-Тянь-Шанским (1936). Некоторые из них обнаружены экстразонально также за пределами Палеархеарктики, например, на юге Магаданской обл. (Савченко, 1966в), на сев. Курилах (Савченко, Криволюцкая, 1966) и на юге Камчатки (Савченко, 1966 г), с одной стороны, и в юго-вост. Сибири до Тувы (Савченко, Виолович, 1967) и Алтая включительно — с другой. В этих районах Палеарктики они играют, несомненно, роль реликтов более богатых палеархеарктическими элементами неогеновых фаун. Это подтверждает, что ареал палеархеарктического комплекса был раньше значительно обширнее современного (Куренцов, 1959) и сократился вторично в поздне- и послетретичное время, а возможно, сокращается и сейчас (Зиновьев, Савченко, 1962).

По численности и разнообразию своих фаунистических элементов палеархеарктический комплекс занимает первое место в Палеарктике: к нему принадлежит свыше 370 видов (около 41% всей фауны) из 14 родов. Для его таксономической структуры особенно характерно следующее:

1) значительное количество видов, принадлежащих к архаическим родам и под родам из ориентального (роды *Macgregoromyia*, *Indotipula* и *Brithura*, подроды *Nesopeza* и *Sinoropeza* из рода *Dolichozeza*, *Formotipula* из рода *Tipula*),

палеотропического (подрод *Platytipula* из рода *Tipula*) и даже циркумтропического (роды *Tipulodina* и *Ctenacroscelis*) зоогеографических комплексов;

2) полное отсутствие или лишь незначительное количество видов из более молодых и специализированных групп, входящих в состав циркумбореального (род *Prionocera*, подроды *Odonatisca* и *Lindnerina* из рода *Tipula*) и средиземноморского комплексов (виды типа «*spinosae*» из подрода *Lunatipula* рода *Tipula*);

3) преобладание в ряде под родов рода *Tipula* архаических групп видов, из которых одни (например, группы «*bubo*», «*cockerellina*» и «*biramosa*» из подрода *Acutipula*, «*subtincta*», «*divisotergata*», «*himalaiensis*» и другие из подрода *Vestiplex*) близкородственны также архаическим группам ориентального, а другие (например, группа «*cruciata*» из подрода *Oreomyza*) — более молодым и специализированным группам бореального зоогеографического комплекса;

4) более примитивный характер ряда видов рода *Tipula* по сравнению с викарирующими с ними видами бореального комплекса (например, *T. subscripta* Edw. в группе «*scripta*» и *T. kuwayamai* Al. в группе «*excisa*» из подрода *Vestiplex*; *T. procliva* Al. и *T. pollex* Al. в группе «*hortensis*» из подрода *Pterelachisus*; *T. sibirica* Al. и *T. imitator* Al. в группе «*variipennis*» того же подрода; *T. laetissima* Al. в группе «*crassicornis*» из подрода *Oreomyza*);

5) замещение ряда бореальных рас широко распространенных в Палеарктике видов более плезиоморфными местными расами (*Tipula luteipennis mediolobata* Al., *T. quadrivittata subsulphurea* Al., *T. unca amurensis* Al., *Nigrotipula nigra ligulata* Al., *Tanyptera nigricornis kotan* Tak. и др.);

6) обилие полиморфных циклов близкородственных викарирующих форм (например, в группах «*gracilis*» из подрода *Nesopeza* Needh., «*penicillata*» из подрода *Acutipula*, «*mutila*» из подрода *Pterelachisus*, «*himalaiensis*» из подрода *Vestiplex* и многих др.) с локальными, частично смыкающимися, частично заходящими друг на друга или лишь незначительно разобщенными ареалами.

Судя по перечисленным выше особенностям палеархеарктического комплекса, он длительное время развивался не изолированно, а в тесном контакте с ориентальным комплексом на юге и с бореальным — на севере и северо-западе. Эти контакты носили, однако, совершенно различный характер. Если палеархеарктический комплекс может быть частично выведен из ориентального, как его более молодой и значительно обедненный дериват, то в отношении бореального комплекса он сыграл, очевидно, роль исходного материала, за счет дальнейшего обеднения и таксономической перестройки которого последний в значительной мере сформировался. В свое время Семенов-Тянь-Шанский (1936) на основании изучения жесткокрылых прямо указывал, что палеархеарктическая фауна как бы представляет более древний первообраз фауны бореальной подобласти.

Таким образом, в историческом аспекте палеархеарктический комплекс является промежуточным между ориентальным и бореальным зоогеографическими комплексами.

Геологический возраст палеархеарктического комплекса восходит, по Семенову-Тянь-Шанскому, к миоцену или даже олигоцену (что кажется более вероятным). Экологически он связан преимущественно с хвойно-широколиственной древесной растительностью маньчжурского типа. Основные фаунистические элементы его характеризуются гигрофильностью или умеренной мезофильностью; ксерофилов среди них нет.

Несмотря на значительную геологическую древность, палеархеарктический комплекс, по-видимому, обладает высокой эволюционной динамичностью. В течение своей истории он, очевидно, постоянно подвергался таксономической дифференциации, которая, возможно, продолжается и в настоящее время. В этом отношении намечается аналогия с палеархеарктическим комплексом сем. *Brasconidae* (Hymenoptera); в котором, по Теленге (1952), даже в квартале продолжались бурные процессы видообразования.

В состав палеархеарктического комплекса долгоножек входит несколько

зоогеографических групп, ареалы которых в основном совпадают с территорией отдельных провинций, на которые Семенов-Тянь-Шанский подразделял Палеарктику.

Маньчжурская группа включает палеарктические элементы, составляющие основное ядро фауны сев.-вост. Китая, Приморья, среднего и южн. Приамурья, а возможно, также севера Корейского полуострова (Wu, 1940; Савченко, 1961а, 1964а, 1964в).

Из всех групп палеарктического комплекса маньчжурская, по-видимому, наиболее обеднена и вторично утратила большинство ориентальных и палеотропических элементов. Из последних к маньчжурской группе могут быть отнесены лишь единичные *Tipulodina* (*T. hopeiensis* Al.) и *Pselliophora* (*P. bifascipennis* Brun.), роды же *Macgregoromyia*, *Brithura* и *Ctenacroscelis*, а также подрод *Formotipula* из рода *Tipula* в ней отсутствуют.

Наиболее типичные элементы маньчжурской группы — *Tipula tsioscenica* Al. и *T. emiliae* Sav. из подрода *Bellardina* Edw.; *T. multibarbata* Al. из подрода *Emdotipula*; *T. koreana* Al. из подрода *Savtshenkia*; *T. acanthophora* Al., *T. vana* Al. и *T. bicompressa* Al. из подрода *Acutipula*; *T. conjuncta* из подрода *Arctotipula*; *T. derbecki* Al., *T. interposita* Sav. и *T. mitophora* Al. из подрода *Pterelachisus*; *T. pallitergata* Al. из подрода *Vestiplex*; *T. biaculeata* Al., *T. lamentaria* Al., *T. fulminis* Al., *T. validicornis* Al. и *T. pallidicornis* Sav. из подрода *Lunatipula*; *Nephrotoma mannhemsi* Sav., *N. barbiger* Sav., *N. chosensis* Al., *N. martynovi* Al., *N. pilicauda* Sav. и *N. biappendiculata* Sav., а также местные географические расы таких широко распространенных видов, как *Tipula luteipennis* Mg., *T. solstitialis* Westh., *T. quadrivittata* Staeg., *T. pruinosa* Wied. и *Nigrotipula nigra* L.

Японская группа населяет Японию (включая остров Сикоку, но без острова Кюсю; фауна долгоножек которого имеет уже ориентальный характер), крайний юг Сахалина (с о-вом Монерон) и южные острова Курильской гряды, а возможно, и южную часть Корейского полуострова (Masaki, 1933а; Ishida, 1955, 1956; Alexander, 1966b; Савченко, Криволицкая, 1966; Савченко, 1970а). В эту группу входит уже значительное количество видов из ориентальных, палеарктических и циркумтропических родов: *Macgregoromyia* (*M. shikokuana* Al.), *Indotipula* (*I. itoana* Al., *I. mendax* Al., *I. tetracantha* Al., *I. quadrispicata* Al.), *Longurio* (*L. pulverosa* Westw.) и *Tipulodina* (*T. joana* Al.), а также один вид из подрода *Nippotipula* рода *Tipula* и многочисленные архаические виды этого же рода из подродов *Platytipula* (группы «*insulicula*», «*nipponensis*», «*escaudata*»), *Yamatotipula* (*T. nova* Walk., *T. jucunda*, группа «*sempiterna*»), *Acutipula* (*T. turbida* Al., *T. kuzuensis* Al. и др.), *Oreomyza* (*T. seticellula* и *T. nudicellula*), *Emdotipula* (*T. naviculifer* Al., *T. holoteles* Al. и др.), *Lunatipula* (*T. pendula* Al.) и *Dendrotipula* (*T. dichroistigma* Al., *T. isshikii* Al. и др.), ряд архаических видов рода *Nephrotoma* из группы «*analis*» и подрода *Cnemoncosis* End., из рода *Ctenophora* (*C. nohirae* Mats., *C. ishiharai* Al., *C. yezoana* Al.), а также большинство видов архаического подрода *Protanyptera* из рода *Tanyptera* Latr. (*T. angustistyla* Al., *T. perangusta* Al., *T. tsurugiana* Al.). Следует отметить, что японская и маньчжурская группы долгоножек отличаются друг от друга скорее количественно, чем качественно, что говорит об их сравнительно недавнем обособлении, происшедшем лишь после окончательного отделения японских островов и Курил от континентальной Азии в плейстоцене. Не говоря уже о таксонах надвидового ранга, в обеих группах очень много общих видов, характерных для всей северной части Палеарктики. Общими являются, например, *Dolichopeza katoi* Al., *Oropeza bispinula* Al., *Indotipula yamata* Al., *Tipula imanishii* Al., *T. aino* Al., *T. latemarginata* Al., *T. patagiata* Al., *T. koreana* Al., *T. bubo* Al., *T. cockerelliana* Al., *T. sibirica* Al., *T. futilis* Al., *T. flavocostalis* Al., *T. kuwayamai* Al., *T. manca* Al., *Nephrotoma bifusca* Al., *N. flammeola* Al., *N. hirsuticauda* Al., *N. parvirostra* Al., *N. pullata* Al., *N. repanda* Al., *Dictenidia pictipennis* Ports., *Ctenophora miyamotoi* Tak., *Tanyptera minuta* Ports. и многие др. Коэффициент общности обеих групп превышает 30% и обнаружи-

вает тенденцию к быстрому росту, так как по мере их дальнейшего изучения в этих группах обнаруживается все больше и больше общих видов (Савченко, 1964в; Савченко, Криволицкая, 1966). В связи с этим, целесообразно рассматривать их как одну северопалеарктическую группу, эволюция которой ныне идет в направлении географической дифференциации на континентальную и островную подгруппы, а в последней также легко проследить обособление, с одной стороны, центральнояпонской, а с другой — Сахалино-Хоккайдской фаунистических групп.

Центральнокитайская группа, образующая основное ядро фауны долгоножек центр. Китая (Сычуань с примыкающими к ней северными районами Юньнани), — самая типичная из всех групп палеарктического зоогеографического комплекса. Для нее характерна максимальная насыщенность с одной стороны, фаунистическими элементами ориентального и палеотропического происхождения, а с другой — древнепалеарктическими, послужившими, очевидно, одним из исходных материалов для развития палеарктической фауны в целом.

В состав центральнокитайской группы входят многочисленные виды ориентальных, палеотропических и циркумтропических родов: *Macgregoromyia* (*M. szechwanensis* Al., *M. celestina* Al., *M. brevicula* Al.), *Ctenacroscelis* (*C. brobdignagus* Westw., *C. herculeanus* Al., *C. nimbus* Al., *C. ignicaudus* Al., *C. libertus* Al., *C. quadrifasciculatus* Al., *C. flavus* Brun. и др.), *Brithura* (*B. imperfecta* Brun., *B. fracticosta* Al., *B. argyrosphila* Al.) и *Pselliophora* (*P. xanthopimpla* Edw., *P. scurra* Al. и др.), а также таких ориентальных подродов рода *Tipula*, как *Nippotipula* (*T. sinica* Al., *T. brevifusca* Al., *T. phaedina* Al.) и *Formotipula* (*T. omeiana* Al., *T. oblitterata* Al., *T. rufizona* Edw., *T. friedrichi* Al. и др.). Из рода *Tipula* характерны также подрод *Trichotipula* и многочисленные архаические виды подродов *Platytipula* (*T. angustiligula* Al., *T. cumulata* Al., *T. membranifera* Al. и др.), *Bellardina* (*T. gloriosa* Al., *T. persplendens* Al., *T. exquisita* Al. и др.) и *Acutipula* (*T. graphiptera* Al., *T. melampodia* Al., *T. omeiensis* Al., *T. oncerodes* Al. и многие др.), *Pterelachisus* (*T. mutiloides* Al., *T. submutilla* Al., *T. procliva* Al., *T. pollex* Al. и др.), *Oreomyza* (*T. excerta* Al., *T. laetissima* Al., *T. legalis* Al. и др.) и *Vestiplex* (*T. erectiloba* Al., *T. subscripta* Edw., ряд видов группы «*himalayensis*»); из рода *Nephrotoma* — виды группы «*impigra*», *N. omeiana* Al., *N. grahami* Al., *N. aurantiocincta* Al., более архаические виды *Dictenidia* (*D. glabrata* Al., *D. luteicostalis* Al.), *Ctenophora* (*C. perijocosa* Al.) и *Tanyptera* (*T. antica* Al., *T. cognata* Al., *T. subcognata* Al.).

Гималайская группа, локализованная в Гималаях, включая их южные склоны выше субтропического пояса и крайний юго-восток Тибета, представляет собою таксономически несколько переработанный, но структурно почти тождественный вариант центральнокитайской группы. Для ее состава (Brunetti, 1912; Alexander, 1942а, 1959, 1961а, 1961b, 1961с, 1963b) характерны в основном те же роды, подроды и видовые группы, что и для центральнокитайской, с той лишь разницей, что в ней они представлены другими, часто несколько более специализованными, но преимущественно близкородственными видарными видами.

Ориентальный, палеотропический и циркумтропический элементы выражены в гималайской группе еще сильнее, чем в центральнокитайской. Соответственно она включает значительное количество видов циркумтропического рода *Ctenacroscelis* (*C. serricornis* Brun., *C. majesticus* Brun., *C. fulvolateralis* Brun., *C. cerebranus* Al. и др.) и ориентального рода *Indotipula* (*I. gupta* Al., *I. sudra* Al., *I. pugionis* Al. и др.), а также из ориентального подрода *Nesopeza* рода *Dolichopeza* (*D. longisetosa* Al., *D. himalayensis* Al., *D. microphallus* Al., *D. orientalis* Brun. и др.) и палеотропического подрода *Platytipula* рода *Tipula* (*T. argentacea* Al., *T. argentestigma* Al., *T. atrosetosa* Al., *T. tanyrhina* Al. и др.). Очень характерно также обилие видов рода *Tipula*, принадлежащих к группе «*himalayensis*» из подрода *Vestiplex* (*T. himalayensis* Brun., *T. nigroapicalis* Brun., *T. bhutia* Al., *T. malla* Al., *T. rana* Al., *T. gorkha* Al., *T. distifurca* Al.,

T. subtinctoria Brun. и др.) и «*thibetana*» из подрода *Bellardina* (*T. savtshenkana* Al., *T. dyrope* Al., *T. lithostrata* Al., *T. sicula* Al. и др.).

Экологически гималайская группа, включающая многочисленных ореофилов, является типично горной. Наиболее вероятно, что она формировалась параллельно с поднятием Гималаев за счет подъема на большие высоты ряда южнопалеарктических и североориентальных элементов. Поскольку поднятие Гималаев происходило в основном в течение неогена (Синицын, 1962), геологический возраст гималайской группы можно, очевидно, считать в основном неогеновым. По сравнению с центральнокитайской группой, в которой сохранились наиболее древние палеарктические элементы, гималайская группа является геологически более молодой.

Тибетская группа, населяющая Тибет (без его восточных и юго-восточных окраин), Цайдам и Цинхай, представляет собою также модификацию центральнокитайской группы, пошедшую по пути таксономической перестройки в направлении приспособления к высокогорным, в частности к аридным, условиям существования значительно дальше, чем гималайская группа, и, кроме того, принципиально отличающуюся от нее почти полным выпадением ориентальных и палеотропических элементов, что сближает ее с центральноазиатской группой. Для тибетской группы (Edwards, 1928; Савченко, 1961а, 1964а; Alexander, 1963b) прежде всего характерна малочисленность (всего около 15—16 видов), обусловленная несомненно ее обитанием в экстремальных, крайне неблагоприятных для долгоножек экологических условиях. Качественно она характеризуется прежде всего отрицательными особенностями. Из нее, например, полностью выпали более древние гигрофильные группы семейства, включая в целом подсемейство Dolichopezinae, а также такие роды подсемейства Tipulinae, как *Stenacroscelis*, *Indotipula* и *Brithura*. В ее составе нет также видов подсемейства Stenophorinae, связанных с листовыми древесными породами, практически отсутствующими на Тибетском нагорье. Характерные для палеарктической фауны примитивные гигро- и гелобионтные комплексы рода *Tipula* представлены всего двумя видами палеотропического подрода *Platytipula* из гималайской группы «*continuata*» (*T. chumbiensis* Al., *T. xanthopleura* Edw.).

Если не считать *Tipula hingstoni* Al., *T. baileyi* Ad. и *T. kaulbackiana* Al., подродовая принадлежность которых еще неясна, то основным ядром тибетской группы служат виды высокоспециализованного ксерофильного подрода *Vestiplex*, в том числе *T. pauxilla* Sav., *T. aptera* Lack., *T. opilionimorpha* Sav., *T. scandens* Edw., *T. nubila* Sav., *T. kozlovi* Sav. и некоторые др. Для этих видов, локализованных в холодных и сухих полупустынях Тибетского нагорья, характерна тенденция к развитию ряда крайних ксероморфных адаптаций, каковыми являются накопление темного пигмента, укорочение ног, гипертрофия волосяного покрова тела и прогрессирующая редукция крыльев, а в отдельных случаях (*T. aptera* Lack.) также уменьшение размеров и уплощение тела, связанные, возможно, с приспособлением к жизни между камнями и в трещинах почвы (Савченко, 1955б). Из числа этих видов *T. pauxilla* Sav. и *T. aptera* Lack. вместе с более плезиоморфным сычуанским *T. erectiloba* Al. образуют весьма показательный эволюционный ряд, в котором хорошо прослеживается направление ксероморфных адаптаций у видов подрода *Vestiplex* в связи с изменением гигротермического градиента при продвижении из субтропического центр. Китая в глубь предельно континентального Тибетского нагорья.

Из рода *Nephrotoma* в состав тибетской группы условно могут быть включены зоогеографически совершенно недостаточно изученные *N. distans* Edw. и *N. villosa* Sav., характеризующиеся кроме меланистической окраски еще совершенно необычайной для этого рода гипертрофией волосяного покрова (Савченко, 1973).

По аналогии с гималайской группой формирование тибетской группы шло, вероятно, за счет древнепалеарктических элементов в связи с мощным орогенезом, поднявшим Тибетское нагорье в неогене и плейстоцене на большую

высоту, причем под влиянием сложившегося тут экстремального гигротермического режима тибетская группа, в отличие от гималайской, подверглась не только более основательной таксономической переработке, но и сильному обеднению. Следует отметить, что при этом в видообразовательный процесс были, по-видимому, вовлечены и некоторые более северные палеарктические элементы ангарского происхождения. В тибетской группе таковы, например, несомненно виды подрода *Vestiplex* из группы «*arctica*», центр первоначального формирования которой находился, вероятно, где-то в районе южного Прибайкалья, где и сейчас обитает наиболее примитивный вид этой группы *Tipula hirticeps* Sav.

Не исключено, что более детальное знакомство с таксономической структурой и географическими связями тибетской группы, ныне изученной еще совершенно недостаточно, позволит вообще отказаться от нее как от самостоятельной зоогеографической единицы, присоединив часть относящихся сюда видов долгоножек к гималайской, а вторую часть — к монгольской группе центральноазиатского комплекса.

Амфиарктический комплекс объединяет ряд зоогеографических элементов с дизъюнктивным европейско-восточноазиатским распространением. Их современные ареалы состоят из двух широко разобщенных участков, расположенных один на крайнем востоке Азии в пределах Палеарктики, а второй — в Европе, преимущественно в пределах Бореальной подобласти Палеарктики. В обширном пространстве, разделяющем эти участки, элементы амфиарктического комплекса либо отсутствуют, либо встречаются лишь небольшими островками, не имеющими, как правило, контакта ни друг с другом, ни с основными участками ареала. Эти островки носят явно реликтовый характер, что подтверждается большой редкостью, а нередко и явной ущербностью обитающих на их территории популяций амфиарктических видов, которые находятся тут, по-видимому, в антагонизме с окружающей средой и, возможно, стоящих на пути к медленному вымиранию (Савченко, 1966а). По характеру распространения амфиарктический комплекс долгоножек повторяет закономерности, отмечавшиеся, начиная с Уоллеса (Wallace, 1876) и Энглера (Engler, 1879), многими биогеографами в распространении ряда групп животных и растений (Кожанчиков, 1946).

Из палеарктических видов к амфиарктическому комплексу принадлежат:

1) подрод *Dendrotipula* из рода *Tipula* (рис. 120). Центр обилия на севере Палеарктической подобласти, где встречается 6 видов подрода (*T. dichroistigma* Al., *T. fortistyla* Al., *T. isshikii* Al., *T. curvicauda* Al., *T. westwoodiana* Al., *T. hoi* Al.); один вид (*T. flavolineata* Mg.) в Европе, включая Кавказ, но исключая большую часть европейской территории СССР (Савченко, 1964а);

2) подрод *Cnemoncosis* из рода *Ctenophora* (рис. 120). Ареал сходен с таковым *Dendrotipula* с той разницей, что восточный и западный участки его отличаются не столько количественно, сколько качественно: для первого характерны более архаические (группа «*nohirae*»), для второго — более специализованные виды подрода (группа «*festiva-ornata*»);

3) группа «*nova*» из подрода *Yamatotipula* рода *Tipula* (рис. 121). Основная масса видов (*T. nova* Walk., *T. hexacantha* Al., *T. patagiata* Al., *T. jucunda* Sav.) локализована в Юго-Вост. Азии на северо-западе до среднего Приамурья, один вид (*T. fenestrata* Schumm.) спорадически встречается в Зап. Европе и восточнее примерно до долготы Ленинграда, а также на Южн. Урале (Савченко, 1961а);

4) группа «*sempiterna*» из того же подрода (рис. 121). Центр обилия видов в северной части Палеарктической подобласти, включая Японию, Корейский п-ов и Приморский край, где встречается 5 видов (номинативный, *T. ompoensis* Al., *T. nigrolamina* Al., *T. misakana* Al., *T. tsurugiana* Al.); недавно один вид (*T. fendleri* Munhs.), очень близкий или даже тождественный дальневосточному *T. nigrolamina*, обнаружен в Фенноскандии (Mannheims, 1963с);

5) группа «*mutila*» из подрода *Pterelachisus* рода *Tipula* (рис. 121). Большинство видов (*T. mutiloides* Al., *T. submutila* Al., *T. haplorabda* Al. и др.) локализовано в центр. Китае (Сычуань); в Европе всего два вида (*T. mutila* Wahl., *T. wahlgreni* Lask.), из которых первый недавно обнаружен также на Алтае (Савченко и др., 1972) и Южн. Курилах (Савченко, 1970а);

6) группа «*trifasciata*» из подрода *Oreomyza* рода *Tipula* (рис. 121). Дальневосточный участок ареала, где достоверно встречается 6 видов группы (*T. quadrifasciata* Mats., *T. ishiharana* Al., *T. excerta* Al. и др.), простирается от центр.

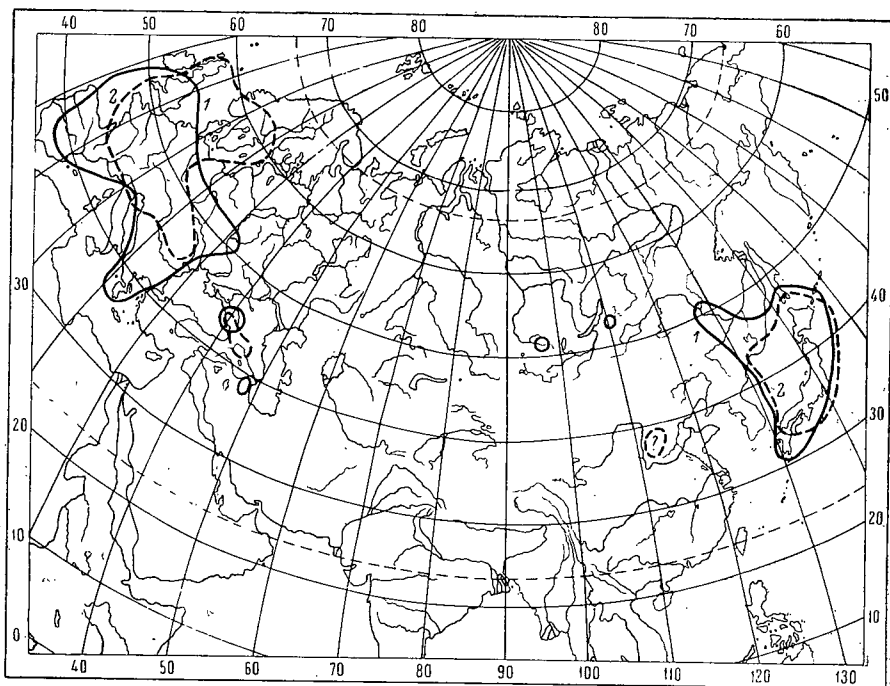


Рис. 120. Амфипалеарктические дизъюнкции на подродовом уровне; ареалы подродов *Ctenomoncostis* End. из рода *Ctenophora* Mg. (1) и *Dendrotipula* Sav. рода *Tipula* L. (2).

Японии до центр. Китая (Сычуань) и Гималаев; в Европе лишь один вид (*T. trifasciata* Lw., возможно идентичный японскому *T. quadrifasciata*), идущий на восток до западных окраин Подольско-Волынской возвышенности (Савченко, 1964а) и Закарпатья (Mannheims, 1966b); вновь появляется изолированно на Алтае (Савченко и др., 1972);

7) *Tipula apicispina* Al. (рис. 122). С одной стороны — южн. Приморье, с другой — Предкарпатье.

8) *Nephrotoma parvirostra* Al. (рис. 122). Палеарктика от Сычуани на юге до Южн. Курил, южн. Сахалина и Амурской обл. на севере; спорадично — МНР (Mannheims, Savtshenko, 1967), Красноярский край, Иркутская обл. и окр. Ленинграда (Савченко, 1973);

9) *Nephrotoma lamellata* (Ried.). Север Палеарктики (южн. Сахалин, Южн. Курилы, Приморье и юг Амурской обл.), юг Сибири в пределах Иркутской обл., Красноярского края, Тувинской АССР и Алтайского края; МНР; спорадично в европейской части СССР (Валдайская возвышенность, Прибалтика), в Чехословакии (Карловы Вары) и Франции (Фонтенебло);

10) *Ctenophora fastuosa* Lw. (рис. 122). Приамурье, Приморье и сев.-вост. Китай на востоке; юг ФРГ, Болгария, среднее Приднепровье (район Канева) и Предкарпатье на западе (Савченко, 1966д), в промежутке Тува (Савченко, Виолович, 1967).

11) *Ctenophora miyamotoi* Tak. (рис. 122). Япония (Хонсю) и Приморье (Савченко, 1964в); недавно найден также в Швеции (Mannheims, 1967e), где представлен резко дифференцированной местной расой.

В отношении экологической валентности амфипалеарктический комплекс очень близок к палеарктическому. Как и в нем, в его состав входят преимущественно гигрофильные или умеренно мезофильные элементы, связанные биоценотически с листопадной широколиственной древесной растительностью. Эта связь настолько тесна, что европейско-сибирский разрыв в распространении амфипалеарктического комплекса долгоножек почти точно совпадает с аналогичным разрывом в распространении широколиственной лесной растительности в умеренной зоне Евразии.

Судя по таксономическому составу, амфипалеарктический комплекс, по видимому, одного возраста с палеарктическим. Его, очевидно, следует рассматривать как производное когда-то широко распространенного на территории Евразии третичного лесного комплекса, сложившееся в результате редукции его ареала под влиянием аридизации и похолодания климата в неогене и особенно плейстоцене.

Древнесредиземноморский комплекс населяет территорию Древнего Средиземья в границах, принятых Лавренко (1962), который относит к нему почти весь юг Палеарктики, включая всю степную зону Евразии на восток примерно до Большого Хингана (рис. 123).

Как геологически очень древний (по меньшей мере неогеновый, а может быть, и палеогеновый), таксономически вторично существенно перестроившийся и дифференцировавшийся, этот комплекс лишь слабо выражен в палеарктической фауне долгоножек. Наиболее характерны для него виды рода *Tipula* из подрода *Lunatipula*, объединяемые часто условно в тип «*Fasciculatae*» (= *Fasciculatae*). Распространенные в Древнем Средиземноморье почти повсеместно от крайнего запада до крайнего востока, *Fasciculatae* представлены тут не только многочисленными специализованными и молодыми, но и примитивными генерализованными группами видов, самки которых имеют исходное строение яйцеклада с мало или даже вовсе не модифицированными церками и вальвами (группа «*zimini*», ряд видов группы «*livida*» и др.). Поскольку эти видовые группы сконцентрированы именно в пределах Древнего Средиземноморья, а севернее представлены лишь единичными видами, можно считать, что они сформировались автохтонно именно на его территории.

В состав древнесредиземноморского комплекса входит также группа «*scripta*» из подрода *Vestiplex* рода *Tipula*, большинство видов которой, включая и наиболее архаические (*T. subscripta* Edw., *T. semivittata* Sav., *T. intermixta* Ried.), распространены, викарируя друг с другом, в ряде районов древнего Средиземноморья от Юньнани и юго-вост. окраин Тибета на востоке до Пиренейского полуострова на западе. Предположительно к этому же комплексу могут быть отнесены недавно описанный подрод *Emodotipula* Al. и группа «*rufina*» из подрода *Savtshenkia* рода *Tipula*. Хотя они и далеко проникают на север Палеарктики, плезиоморфные виды их географически тяготеют к области Древнего Средиземноморья, являющегося, вероятно, центром их формирования.

Средиземноморский комплекс характерен для территории Средиземноморской подобласти Палеарктики в понимании Семенова-Тян-Шанского (1936) с некоторым расширением ее пределов на север за счет южно-русских степей, в фауну которых входит ряд типично средиземноморских элементов (Савченко, 1966а).

После палеарктического комплекса средиземноморский, пожалуй, наиболее самобытный в палеарктической фауне. Количественно он лишь немного уступает бореальному комплексу: в его состав входит около 195 видов из 3 родов (22% всей фауны). Основными его элементами являются (Mannheims, 1954b, 1963a, 1963d, 1965a, 1966a, 1966b, 1966c, 1967a, 1968; Mannheims, Theowald, 1959):

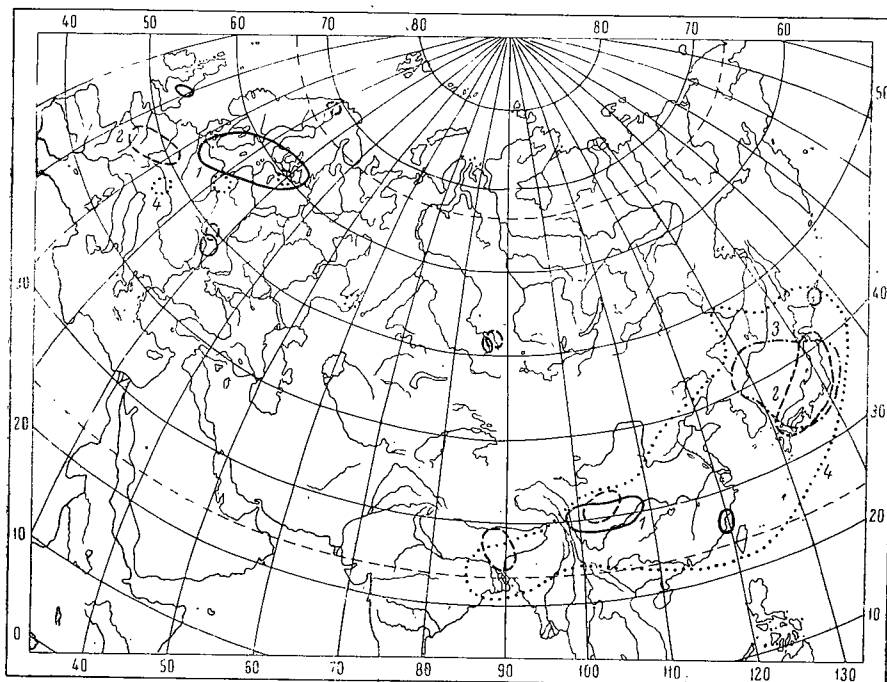


Рис. 121. Амфипалеарктические дизъюнкции на групповом уровне: ареалы групп «mutila» из подрода *Pterelachisus* Rond. (1), «trifasciata» из подрода *Oreomyza* Pok. (2), «sempiterna» (3) и «nova» из подрода *Yamatotipula* Mats. рода *Tipula* L. (4). По Савченко, с изменениями и дополнениями.

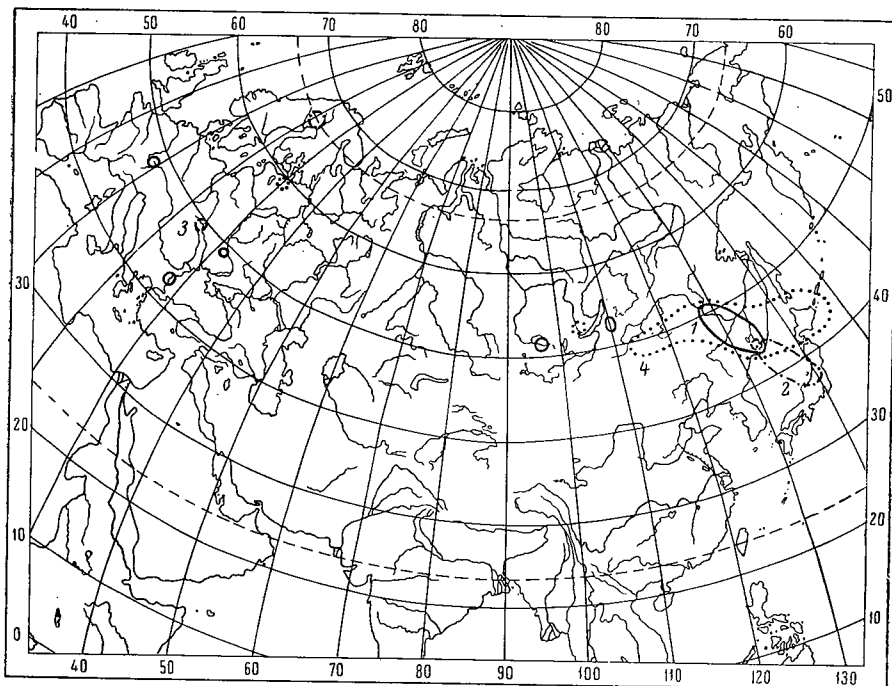


Рис. 122. Амфипалеарктические дизъюнкции на видовом уровне: ареалы *Stenophora fastuosa* Lw. (1), *S. tuyamotoi* Tak. (2), *Tipula apicispina* Al. (3), и *Nephrotoma parvirostra* Al. (4). По Савченко, с изменениями и дополнениями.

1) виды типа «*Spinosae*» из подрода *Lunatipula* рода *Tipula*, которые за пределами Средиземноморья или вовсе отсутствуют, или представлены лишь немногими формами, близкородственными средиземноморским (рис. 125); этот тип сформировался здесь, очевидно, автохтонно за счет более древних видовых групп типа *Fasciculatae*, на что указывает наличие в региональной фауне промежуточных форм (например, *T. lanispina* Mnnhs. из Албании), у которых комбинируются признаки обоих типов (Mannheims, 1966c);

2) многие виды из группы «*bullata*» типа *Fasciculatae* («*onusta*», «*fasciculata*», «*helvola*», «*falcata*» и др.) из того же подрода, распространение которых в основном тяготеет к Средиземноморью;

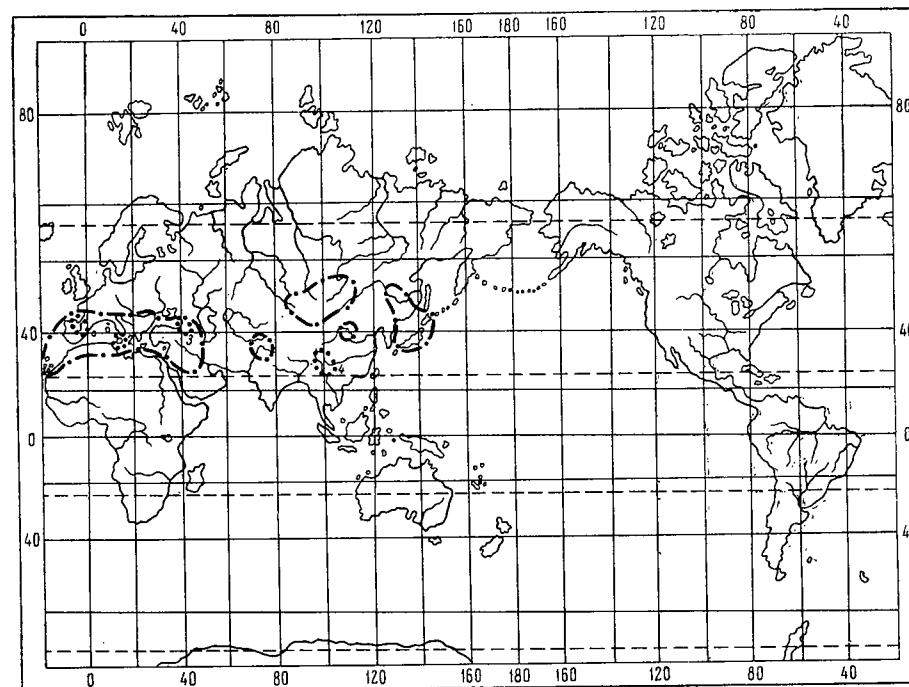


Рис. 123. Древнесредиземноморские ареалы группы «scripta» из подрода *Vestiplex* Bezzi (пунктирная линия) и «livida» из подрода *Lunatipula* Edw. рода *Tipula* L. (штрихпунктирная линия), распространение отдельных бореальных видов этих групп не показано.

1 — *T. (V.) intermixta* Ried., 2 — *T. (V.) hartigi* Mnnhs., 3 — *T. (V.) semivittata* Sav., 4 — *T. (V.) sub-scripta* Edw.

3) основная масса палеарктических видов подрода *Tipula* s. str. (*T. orientalis* Lack., *T. mediterranea* Lack., *T. kleinschmidti* Mnnhs., *T. italica* Lack., *T. flavolutescens* Pierre и др.);

4) виды группы «*maxima*» из подрода *Acutipula* рода *Tipula* (*T. macra* Sav., *T. anormalipennis* Pierre, *T. doriae* Pierre, *T. triangulifera* Lw. и др.), которые, если не считать широко распространенного на западе Палеарктики *T. maxima* Poda, не могут быть включены ни в один из других палеарктических комплексов (рис. 124);

5) ряд видов трансглобального рода *Dolichozeza* (*D. hispanica* Mnnhs., *D. algira* Vail., *D. helene* Mnnhs., *D. graeca* Mnnhs., *D. hirsuticauda* Sav. и др.; рис. 126).

В отношении таксономической структуры средиземноморский комплекс имеет черты сходства с палеарктическим. В частности, большинство входящих в его состав систематических групп тоже представляет политипические циклы родственных друг другу и, вероятно, лишь сравнительно недавно обособившихся форм, взаимно викарирующих в различных частях Средиземно-

рья. Хорошими примерами таких циклов служат виды рода *Dolichopeza* (рис. 126), виды группы «*maxima*» из подрода *Acutipula* (рис. 124) и особенно многие видовые группы подрода *Lunaticipula* из рода *Tipula*. Как и в средиземноморском комплексе стрекоз (Бельшев, 1960), члены некоторых из этих политипических циклов настолько близки друг другу, что их, возможно, правильнее рассматривать не как виды, а только как хорошо выраженные географиче-

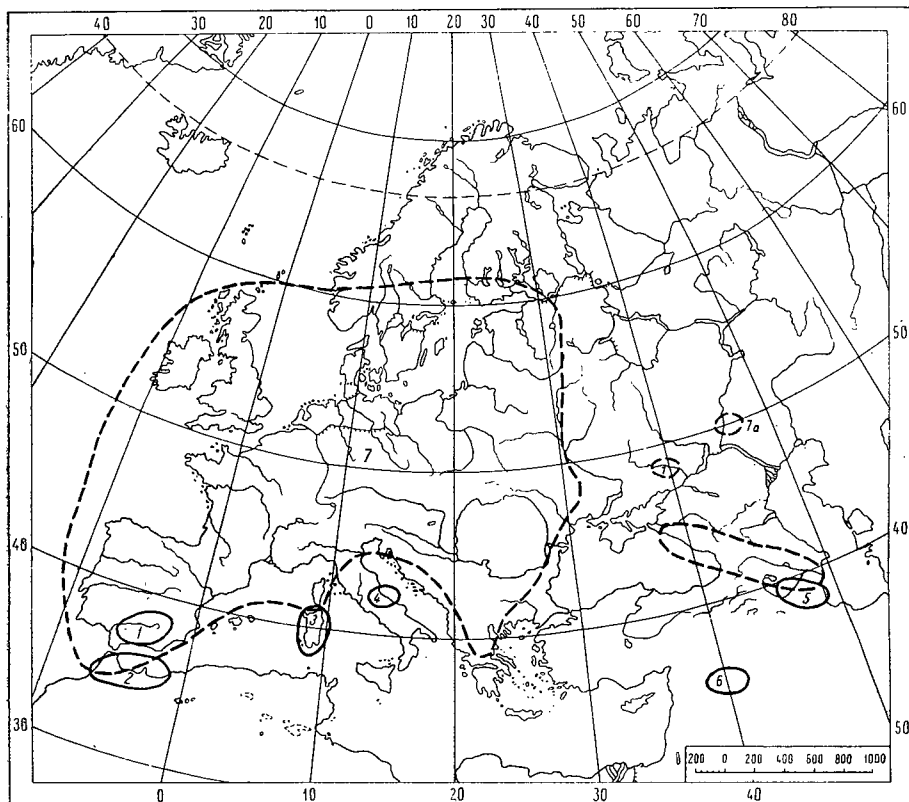


Рис. 124. Ареалы средиземноморских видов группы «*maxima*» из подрода *Acutipula* Al. рода *Tipula* L. (сплошная линия; пунктирная линия — ареал западнопалеарктического номинативного вида группы). По Савченко, с изменениями.

1 — *T. (A.) repanda* Lw. и *T. (A.) triangulifera* Lw., 2 — *T. (A.) anormalipennis* Pierre и *T. (A.) repentina* Mnnhs., 3 — *T. (A.) doricae* Pierre, 4 — *T. (A.) luctuosa* Mnnhs., 5 — *T. (A.) macra* Sav., 6 — *T. (Acutipula) sp.*, 7 — *T. (A.) maxima maxima* Poda, 7a — *T. (A.) maxima transcaucasica* Sav.

ские расы одного вида, стоящие на грани видовой дифференциации. Таковы, например, группа «*acuminata*» из подрода *Lunaticipula* (рис. 125), включающая, кроме номинативного вида, еще *T. borysthena* Sav., *T. macropyga* Sav., *T. subacuminata* Mnnhs. и *T. cypris* Mnnhs., группа «*selenis*» из того же подрода (*T. selenis* Lw., *T. iliensis* Mnnhs., *T. cretis* Mnnhs., *T. miciana* Edw., *T. lithophila* Sav.) и др. Сходная дифференциация наблюдается в пределах отдельных видов средиземноморского комплекса (например, у *T. peliostigma* Schum.), распадающихся на ряд хорошо выраженных подвидов (рис. 130), стоящих на грани обособления в самостоятельные виды (*T. peliostigma pelopea* Mnnhs., *T. p. phoenissa* Mnnhs., *T. p. dorica* Mnnhs.). Все это показывает, что в средиземноморском комплексе бурно идут процессы внутривидовой дифференциации, сопровождающейся переходом низших внутривидовых групп в подвидовые, а последних — в таксоны видового ранга.

Так как формирование средиземноморского комплекса могло начаться лишь после регрессии Тетиса, т. е. не раньше неогена, геологически он сравнительно

молод. В основном он сформировался, очевидно, за счет более мезоксерофильных элементов, существовавших еще в палеогене в пределах территории Древнего Средиземноморья, а отчасти также за счет эфиопских эмигрантов (*Tipula s. str.*), проникших из Африки через Ближний Восток.

За исключением тропических (*Dolichopeza*), эфиопских (*Tipula s. str.*) и некоторых местных элементов (группа «*maxima*»), занимающих в средиземномор-

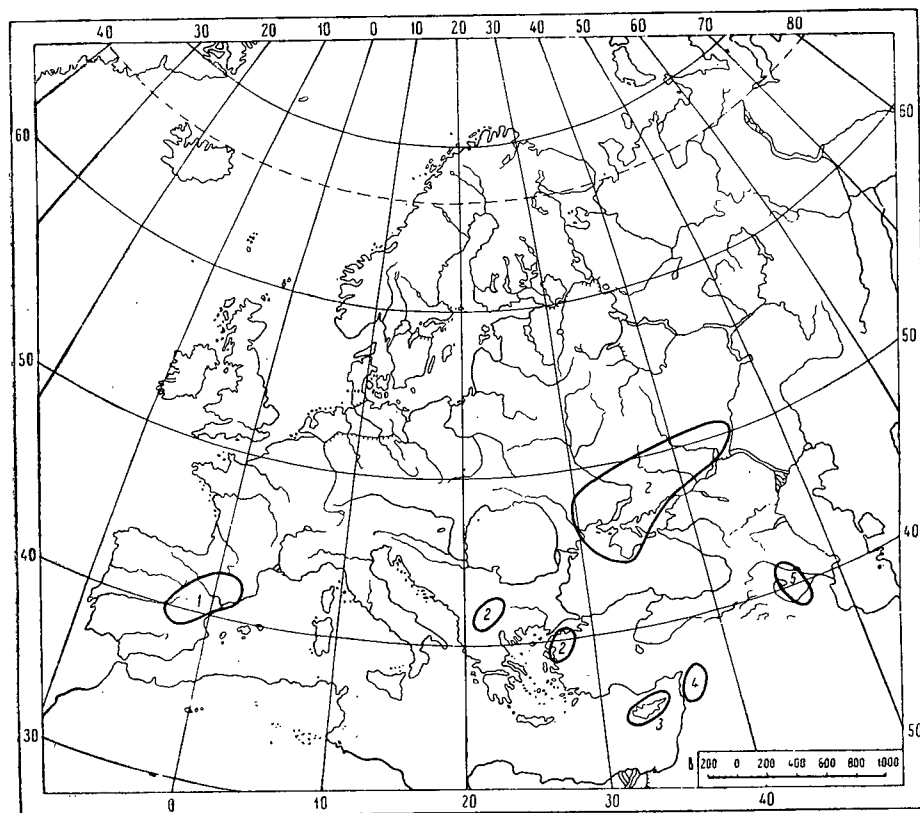


Рис. 125. Ареалы средиземноморских видов группы «*acuminata*» из подрода *Lunaticipula* Edw. рода *Tipula* L. По Савченко.

1 — *T. (L.) acuminata* Lw., 2 — *T. (L.) borysthena* Sav., 3 — *T. (L.) cypris* Mnnhs., 4 — *T. (L.) subacuminata* Mnnhs., 5 — *T. (L.) macropyga* Sav.

ском комплексе численно подчиненное положение, основное ядро его (*Lunaticipula*) характеризуется морфологически высоким уровнем специализации, а экологически — явственной ксерофильностью или по меньшей мере предельной мезофильностью с тенденцией в сторону ксерофилии, что соответствует общему облику и направлению адаптивной радиации фауны и флоры современного Средиземноморья.

Средиземноморский комплекс подразделяется на ряд групп, ареалы которых примерно совпадают с территорией основных биогеографических провинций Средиземноморской подобласти Палеарктики. Их может быть выделено более 10, особенно в восточной части Средиземноморья, фауна которой очень сильно дифференцирована. В целях экономии места рассматриваются лишь важнейшие из них.

Транссредиземноморская группа объединяет наиболее широко распространенные средиземноморские элементы, встречающиеся на большей части территории Средиземноморской подобласти. Для группы характерны главным образом упоминавшиеся выше надвидовые таксоны, а из отдельных видов,

по-видимому, один *Tipula bifasciculata* Lw., распространенный от Пиренейского полуострова до Закавказья. Относительно высокий (преимущественно групповой и подродовой) таксономический ранг элементов этой группы свидетельствует о ее сравнительно давнем геологическом возрасте. Вероятно, она сложилась еще до начала интенсивной биогеографической дифференциации Средиземноморья, т. е. еще в раннем неогене.

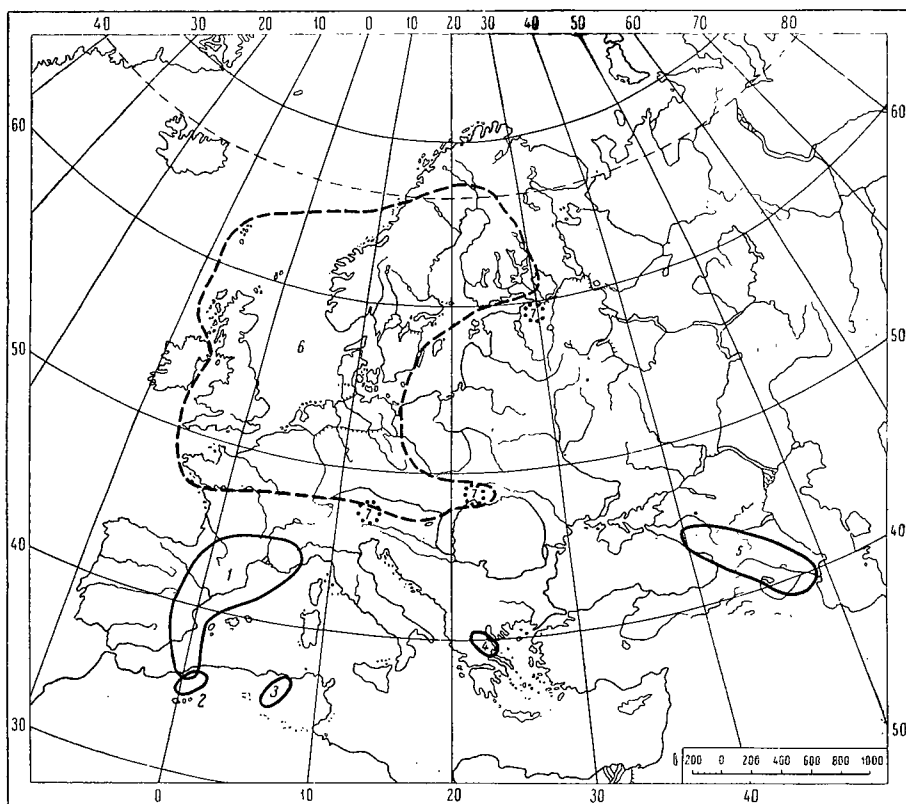


Рис. 126. Ареалы видов рода *Dolichopeza*. По Савченко, с изменениями.

1 — *D. (s. str.) hispanica*, 2 — *D. (s. str.) algira*, 3 — *D. (? subg.) fuscipes*, 4 — *D. (s. str.) graeca*, 5 — *D. (s. str.) hirsuticauda*, 6 — *D. (s. str.) albipes*, 7 — *D. (s. str.) nitida*.

Амфисредиземноморская группа характеризуется западно-восточной дизъюнкцией ареала входящих в нее элементов. К ней относятся средиземноморские виды рода *Dolichopeza*, представленного vicарными видами, с одной стороны, в южн. Франции, на Пиренейском полуострове и в сев.-зап. Африке, а с другой — на Балканах и Кавказе, а также несколько ксерофильных видов рода *Tipula* из подрода *Lunatipula*, например *T. engeli* Theow. и *T. hybrida* Sav., известные первый с Пиренейского полуострова и Балкан, а второй — из сев.-зап. Африки, Пиренейского полуострова и Кавказа (рис. 127). При этом *T. hybrida* Sav. представляют vicарные подвиды (соответственно *T. h. iberica* Mnnhs. и номинативный), а *T. engeli* Theow. во всех частях своего ареала, по-видимому, стеноморфен. В связи с этим можно думать, что дизъюнкция ареалов сложилась в роде *Dolichopeza* на более раннем этапе аридизации Средиземноморья, чем в подрode *Lunatipula*. В обоих случаях она, однако, приурочена к центральному Средиземноморью (Италия), причиной чего мог быть более поздний выход последнего в неогене из-под покрывавших большую часть его территории мор-

ских трансгрессий по сравнению с западным и восточным Средиземноморьем (Вульф, 1944).

Атлантическая (макаронезийская) группа населяет острова Макаронезии (Азорские, Канарские, Мадейру), распадаясь на ряд подгрупп, локализованных на отдельных островах. Если исключить эндемичного для Мадейры *Tipula rufina maderensis* Lack., то специфика атлантической группы по отношению к континентальным группам проявляется исключительно на видовом уровне. В частности, к группе относится ряд видов рода *Tipula* из подродов *Savtshen-*

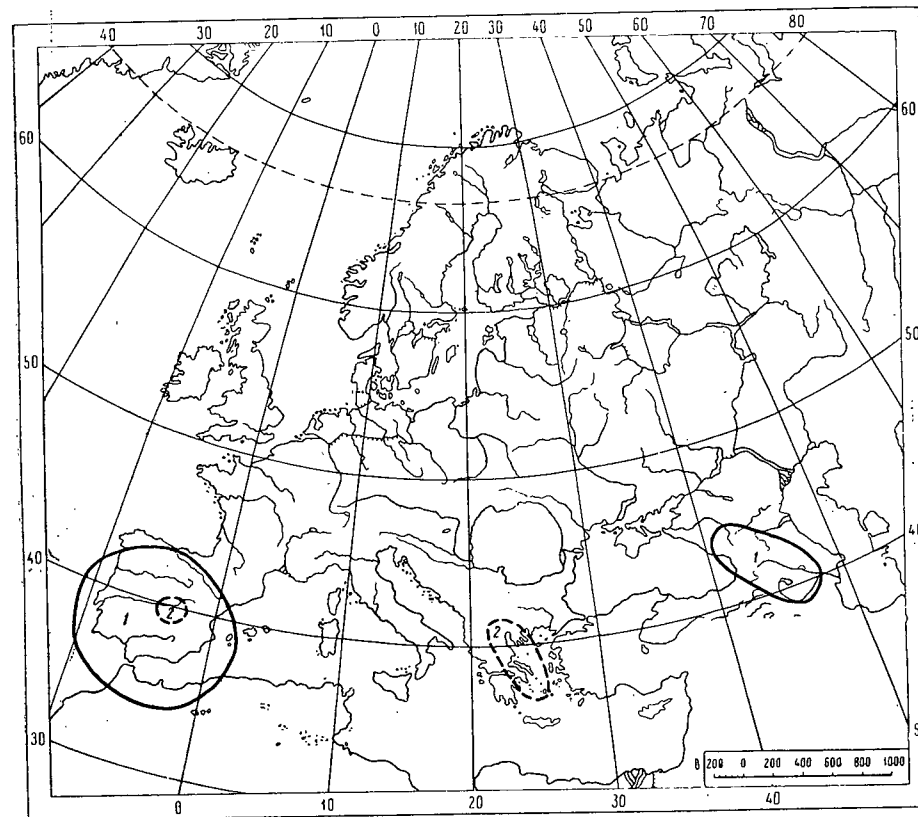


Рис. 127. Амфисредиземноморские ареалы *Tipula (Lunatipula) hybrida* Sav. (1) и *T. (L.) engeli* Theow. (2).

kia (T. stenoptera Mnnhs., *T. lundbladi* Mnnhs.) *Tipula* s. str. (*T. atlantica* Mnnhs., *T. flavolutescens* Pierre) и *Lunatipula (T. lesnei* Pierre), а также несколько видов *Nephrotoma* — полиморфный *N. brevipennis* Woll., *N. antithrix* Mnnhs. и др. (Lackschewitz, 1936; Hemmingsen et al., 1959; Mannheims, 1963d). Как и в других островных группах долгоножек, в атлантической группе ясно выражена тенденция к образованию брахиптерных форм (*Tipula flavolutescens* Pierre и *T. lesnei* Pierre).

Некоторые виды атлантической группы таксономически изолированы в соответствующих родах и подродах, что указывает на их значительный геологический возраст. Это в первую очередь касается *Nephrotoma antithrix* Mnnhs., по-видимому, не имеющего родственных форм ни в палеарктической, ни в эфиопской фауне, и в меньшей мере *Tipula lundbladi* Mnnhs. Возможно, что они сохранились здесь как реликты древнесредиземноморского комплекса, тогда как большинство остальных элементов атлантической группы сложилось, по-видимому, не раньше конца плейстоцена, после утраты Макаронезией материковых

связей. Экологически эта группа может быть охарактеризована как преимущественно мезофильная с тенденцией к эволюции в сторону ксерофилии.

Западномедиземноморская группа территориально связана с сев.-зап. Африкой (Марокко, Алжир), Пиренейским полуостровом и югом Франции (рис. 128); отдельные представители ее проникают в Англию (*Nephrotoma sullingtonensis* Edw.) и Центр. Европу (*Tipula cava* Ried.).

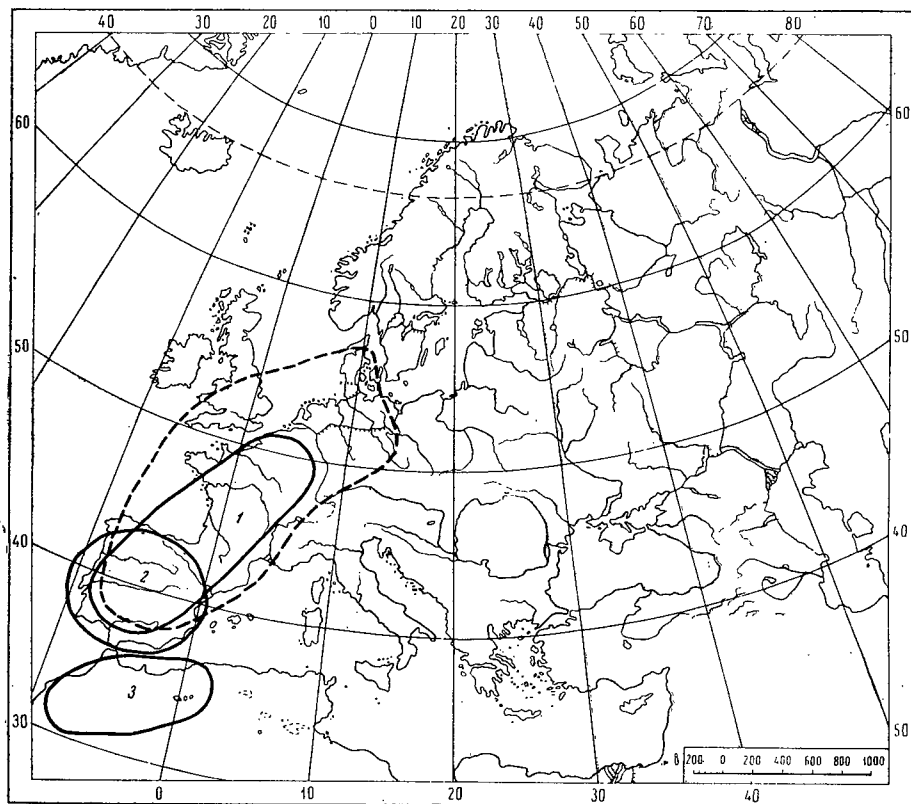


Рис. 128. Ареалы западномедиземноморских видов группы «cava» из подрода *Lunatipula* Edw. рода *Tipula* L. (сплошная линия; прерывистая линия — ареал западноевропейского номинативного вида группы).

1 — *T. (L.) pustulata* Pierre, 2 — *T. (L.) subcava* Mnnhs., 3 — *T. (L.) subpustulata* Mnnhs.

Из видов западномедиземноморской группы три (*Dolichozeza hispanica* Mnnhs., *Tipula brevi antennata* Lask. и *Nephrotoma luteata* Mg.) распространены по обе стороны Средиземного моря; все остальные связаны либо с европейским, либо с африканскими участками западного Средиземноморья. Поэтому западномедиземноморскую группу целесообразно разделить на две подгруппы: европейскую (иберийскую) и африканскую (мавританскую). К иберийской подгруппе относятся многочисленные виды *Tipula* из подрода *Schummelia* (*T. yerburyi* Edw.), *Yamatotipula* (*T. aureola* Mnnhs.), *Acutipula* (*T. repanda* Lw., *T. triangulifera* Lw.), *Tipula* s. str. (*T. kleinschmidti* Mnnhs.) и *Lunatipula* (*T. acuminata* Str., *T. gibbifera* Str., *T. cava* Ried., *T. subcava* Mnnhs., *T. pustulata* Pierre, *T. albostriata* Str., *T. pilicauda* Pierre, *T. ampulifera* Mnnhs., *T. morenae* Str., *T. pseudocinerascens* Str. и др.), а также несколько видов *Nephrotoma* (*N. forcipata* Pierre, *N. semiflava* Str.). Мавританская подгруппа включает два вида *Dolichozeza* (*D. algira* Vail., *D. fuscipes* Berggr.), ряд видов *Tipula*, принадлежащих к подродам *Acutipula* (*T. anormalipennis* Pierre, *T. repentina* Mnnhs.) и *Lunatipula* (*T. subpustulata* Mnnhs., *T. hirsuticauda* Pierre, *T. cinereicolor* Pierre,

T. corniculata Pierre и др.), а также 4 вида *Nephrotoma*: *N. surcoufi* Pierre, *N. astigma* Pierre, *N. allaudi* Pierre, *N. subanalis* Mnnhs.

Для обеих подгрупп характерно наличие близкородственных викарирующих видов семейства, которые сформировались, очевидно, за счет общих анцестральных форм, имевших до прекращения в плейстоцене сухопутной связи между Пиренейским полуостровом и сев.-зап. Африкой более обширные ареалы, объединявшие оба современных участка западного Средиземноморья. Викари-

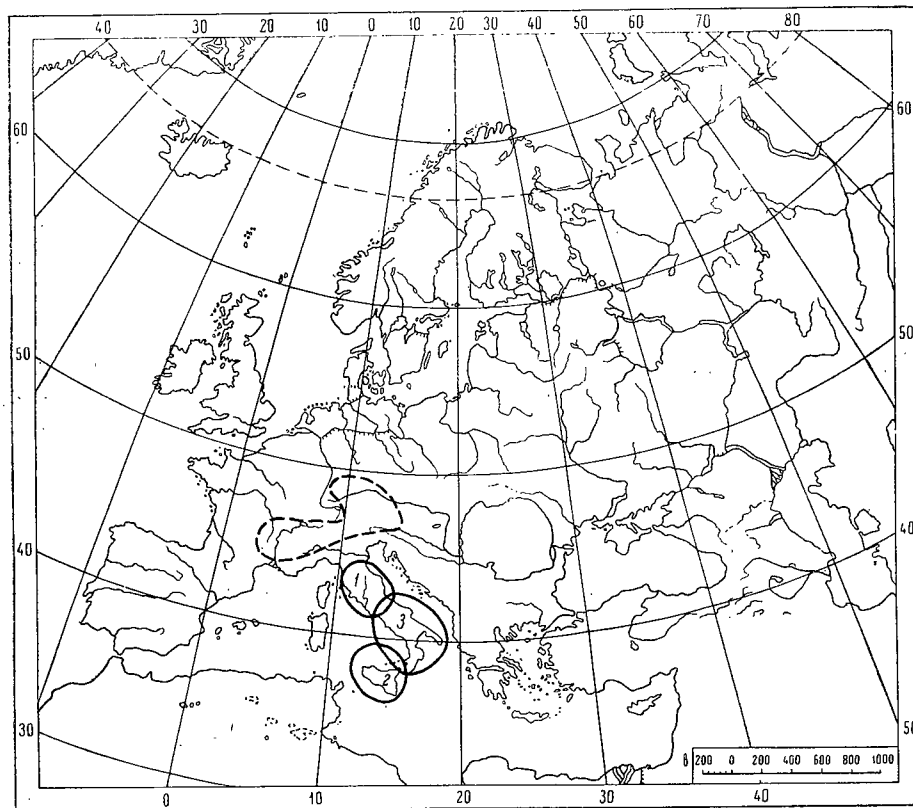


Рис. 129. Ареалы центральносредиземноморских видов группы «bullata» из подрода *Lunatipula* Edw. рода *Tipula* L. (сплошная линия; прерывистая линия — ареал центральноевропейского номинативного вида группы).

1 — *T. (L.) onusta* Ried., 2 — *T. (L.) subonusta* Mnnhs., 3 — *T. (L.) buchholzi* Mnnhs.

рующими парами являются, например, *T. pustulata* Pierre и *T. subpustulata* Mnnhs., из которых первый распространен в Испании, Португалии и южн. Франции, а второй — в Алжире, а также *T. repanda* Lw. и *T. repentina* Mnnhs., встречающиеся соответственно в южн. Испании и Марокко и еще настолько слабо обособленные, что Маннгеймс (Mannheims, 1952) допускает их трактовку в качестве двух географических форм одного вида.

Численно в обеих подгруппах западномедиземноморской группы преобладают ксерофильные виды *Tipula* из подрода *Lunatipula* и мезофильные *Nephrotoma*, гигрофильные же группы занимают подчиненное положение.

Центральносредиземноморская группа (рис. 129) объединяет долгоножек, эндемичных для Апеннинского полуострова и тяготеющих к нему островов Сицилия, Сардиния и Корсика, входивших в состав третичной Тирренской суши. Выделение ее оправдывается, с одной стороны, наличием здесь ряда эндемичных видов, а с другой — выпадением из местной фауны некоторых элементов (например, рода *Dolichozeza*), распространенных в остальном Средиземноморье.

Как и для средиземноморского комплекса в целом, для центральносредиземноморской группы характерно абсолютное преобладание ксерофильных видов рода *Tipula* из подрода *Lunatipula*, принадлежащих в основном к группам «*fascipennis*» (*T. cervina* Mnnhs. et Theow., *T. cervula* Mnnhs. et Theow.), «*helvola*» (*T. subhelvola* Mnnhs. et Theow., *T. rugulosa* Mnnhs. et Theow., *T. rufula* Mnnhs. et Theow. и др.) и «*onusta*» (*T. onusta* Lw., *T. subonusta* Mnnhs. et Theow., *T. bezzii* Mnnhs. et Theow., *T. buchholzi* Mnnhs. et Theow.); из мезо- и гигрофильных форм семейства в эту группу входят немногие *Nephrotoma* (*N. saccai* Mnnhs. et Theow., *N. euchroma* Mik, *N. hartigi* Mnnhs.) и гигрофильные *Tipula* из подродов *Schummelia* (*T. butzi* Edw.) и *Savtshenkia* (*T. jeckeli* Mnnhs. et Theow., *T. sardosignata* Mnnhs. et Theow.) (Mannheims, Theowald, 1959).

Географической дифференциации центрального Средиземноморья на континентальный и островные районы отвечает расчленение центральносредиземноморской группы долгоножек на несколько подгрупп, включающих хотя и очень близкородственные, но таксономически достаточно обособленные виды семейства, вычленившиеся, очевидно, в связи с нарушением в неогене сухопутных связей между Апеннинским полуостровом и близлежащими средиземноморскими островами, с одной стороны, и между последними — с другой. Из таких подгрупп в центральносредиземноморской группе выделяются трансцентральносредиземноморская (*Nephrotoma hartigi* Mnnhs.), апеннинская (*Tipula cervula* Mnnhs. et Theow., *T. subtruncata* Mnnhs. et Theow., *T. forcipula* Mnnhs. et Theow., *T. bimaculata* Ried., *T. onusta* Lw., *T. bezzii* Mnnhs. et Theow., *T. buchholzi* Mnnhs. et Theow., *T. subhelvola* Mnnhs. et Theow., *Nephrotoma euchroma* Mik), сицилийская (*T. griesheimae* Mnnhs. et Theow., *T. trigona* Mnnhs., *T. hartigi* Mnnhs., *T. subonusta* Mnnhs. et Theow.), сардокорсиканская (*T. micciana* Edw., *T. parapeliostigma* Mnnhs.), сардинская (*T. jeckeli* Mnnhs. et Theow., *T. sardosignata* Mnnhs. et Theow., *T. sardolivida* Mnnhs., *T. sacerdotula* Ried.) и корсиканская (*T. butzi* Edw., *T. rugulosa* Mnnhs. et Theow.).

Хорошо выраженные в западосредиземноморской группе, в центральносредиземноморской группе евроафриканские связи пока не обнаружены, хотя теоретически и должны существовать, так как в неогене и Апеннинский полуостров, и Сардокорсика имели сухопутный контакт с Сев. Африкой. Возможно, что они выявятся в дальнейшем, когда фауна долгоножек Сев. Африки будет изучена лучше, чем теперь.

Восточносредиземноморская группа (рис. 130) связана территориально с восточной частью Средиземноморья, ограниченной с запада Балканским полуостровом (включая о-в Крит). Это наиболее богатая видами из групп средиземноморского комплекса (Савченко, 1952б, 1964б, 1964г, 1968а, 1968б, 1969а; Mannheims, 1954б, 1964а, 1966а, 1966б). Наряду с численно преобладающими ксерофильными *Tipula* из подрода *Lunatipula*, характерными для средиземноморского комплекса в целом, в нее входят также более древние и гигрофильные тропические (некоторые *Dolichocheza*) и древнесредиземноморские элементы (группа «*irrequieta*» из подрода *Acutipula* рода *Tipula*), из которых первых нет в центрально-, а вторых и в западосредиземноморской группе.

Своеобразный колорит восточносредиземноморской группе придает наличие в ней элементов амфибореального (*Ctenophora magnifica* Lw.) и центральноазиатского зоогеографических комплексов (*Tipula kosswigi* Mnnhs.), а также нескольких палеоэндемиков (*Tipula bosnica* Ried., *Nephrotoma eugeniae* Sav.), занимающих в соответствующих родах и подродах семейства настолько изолированное положение, что их родственные связи не могут быть достоверно прослежены.

Очень характерно для восточносредиземноморской группы, что в различных частях своего ареала она представлена очень близкими викарирующими видами семейства, которые обособились несомненно от общих анцестральных форм, имевших более широкое распространение в восточном Средиземноморье. Такие ряды викарирующих видов имеются, например, в группах «*acuminata*», «*selene*», «*pelio stigma*», «*livida*» из подрода *Lunatipula* рода *Tipula*, находя-

щихся, по-видимому, в состоянии интенсивной таксономической дифференциации.

Из восточносредиземноморской группы могут быть выделены многочисленные подгруппы, имеющие достаточно четко разграниченные ареалы. Основными являются балканская, балкано-малоазиатская, малоазиатская, переднеазиатская, понтийская, крымская, крымско-кавказская и кавказская.

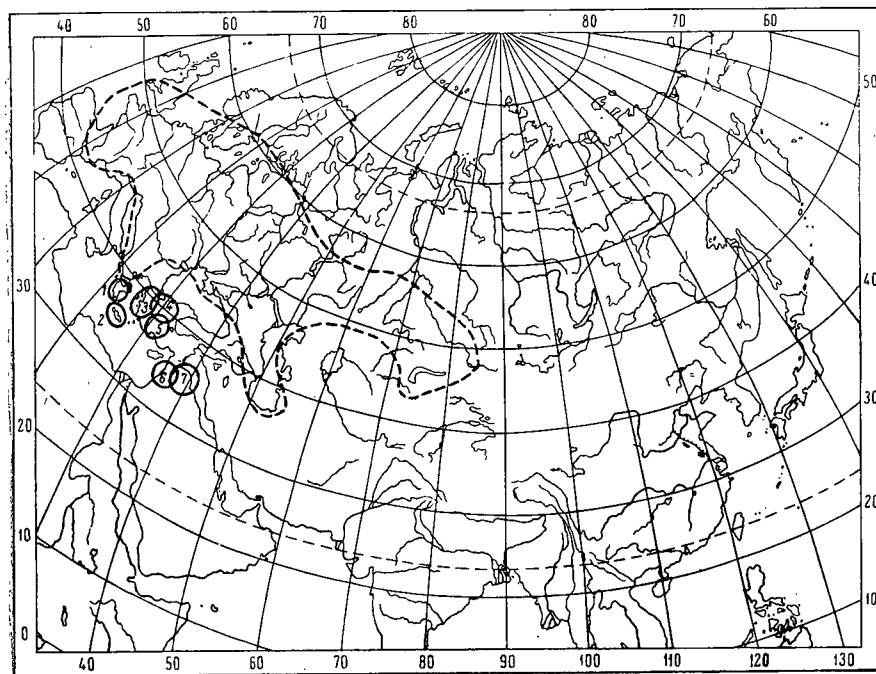


Рис. 130. Ареалы восточносредиземноморских видов и подвидов группы «*pelio stigma*» из подрода *Lunatipula* Edw. рода *Tipula* L. (сплошная линия; прерывистая линия — ареал евро-сибирского номинативного вида группы).

1 — *T. (L.) pelio stigma pelopea* Mnnhs., 2 — *T. (L.) pelio stigma dorica* Mnnhs., 3 — *T. (L.) micropelio stigma* Mnnhs., 4 — *T. (L.) semipelio stigma* Mnnhs., 5 — *T. (L.) ursulae* Mnnhs., 6 — *T. (L.) pseudopelio stigma* Mnnhs., 7 — *T. (L.) pelio stigma phoenissa* Mnnhs.

В балканскую подгруппу входят виды *Dolichocheza* (*D. graeca* Mnnhs., *D. helene* Mnnhs.), *Tipula schmidti* Mnnhs. из древнесредиземноморской группы «*irrequieta*», палеоэндем *Tipula bosnica* Ried. и многочисленные *Lunatipula*, в частности наиболее характерные для нее виды из групп «*truncata*» (*T. truncata* Lw., *T. trunca* Mnnhs., *T. penelope* Mnnhs., *T. beieri* Mnnhs., *T. bispina* Lw. и др.), «*clio*» (*T. melpomene* Mnnhs., *T. clio* Mnnhs., *T. theia* Mnnhs. и др.), «*acuminata*» (*T. dedecor* Lw., *T. savtshenkia* Sim., *T. heros* Egg., *T. afrodite* Mnnhs., *T. ariadne* Mnnhs. и др.); ряд других видов *Lunatipula* (*T. fasciculata* Mnnhs., *T. cinerascens* Lw., *T. animula* Mnnhs., *T. anicilla* Mnnhs., *T. caudispina* Pierre, *T. capreola* Mnnhs., *T. thais* Mnnhs., *T. lanispina* Mnnhs., *T. urania* Mnnhs., *T. erato* Mnnhs., *T. fuscicosta* Mnnhs., *T. graecolivida* Mnnhs., *T. cinerella* Pierre, *T. bulbosa* Mnnhs., *T. phaidra* Mnnhs. и др.), а также *T. (Pterelachisus) plitviensis* Sim.

Несмотря на то что вплоть до начала плиоцена Балканы имели сухопутную связь с Малой Азией, балкано-малоазиатская подгруппа включает всего три вида подрода *Lunatipula*, встречающихся и на Балканах, и в Малой Азии (*T. wolffi* Mnnhs., *T. furcula* Mnnhs., *T. pelio stigma* Schum.). Это указывает на то, что в конце неогена и в плейстоцене географическая и таксономическая дивергенция шла здесь достаточно быстрыми темпами.

К малоазиатской подгруппе, ареал которой кроме Малой Азии включает также о-в Кипр, относится ряд видов *Lunaticipula* (*T. iliensis* Mnnhs., *T. kumerloevi* Mnnhs., *T. cypris* Mnnhs., *T. cedrophila* Mnnhs., *T. decolor* Mnnhs., *T. osmana* Mnnhs., *T. turca* Mnnhs., *T. palifera* Mnnhs., *T. micropeliostigma* Mnnhs., *T. semipeliostigma* Mnnhs.), а также *T. (Vestiplex) kosswigi* Mnnhs., и два вида *Nephrotoma* — *N. beckeri* Mnnhs. и *N. nox* Ried.

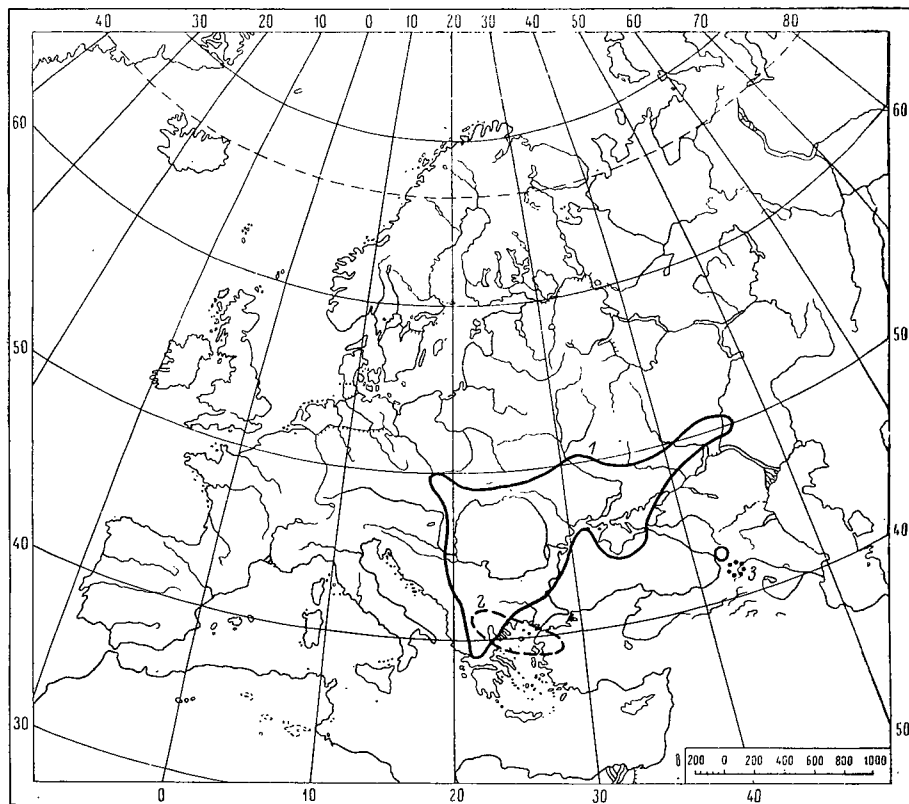


Рис. 131. Циркумпонтийский ареал видов группы «soosi» из подрода *Lunaticipula* Edw. рода *Tipula* L.: номинативный вид (1), *T. (L.) furcula* Mnnhs. (2), *T. (L.) subvelox* Sav. (3). По Савченко, с дополнениями.

Понтийская подгруппа объединяет два вида *Lunaticipula* (*T. soosi* Mnnhs. и *T. borysthena* Sav.), ареалы которых целиком (первый вид) или почти целиком (второй вид) опоясывают Черное море (рис. 131).

Крымская подгруппа может быть выделена лишь условно; в нее входит всего один вид рода *Tipula* — *T. (Pterelachisus) pontica* Sav., эндемизм которого для Крымского полуострова находится еще под вопросом.

Крымско-кавказская подгруппа включает три вида рода *Tipula*: *T. (Lunaticipula) sublunata* Sav., *T. (Savtshenkia) odonatisca* Sav., *T. (Acutipula) nigroantennata* Sav. Собственно для крымско-кавказской подгруппы характерны, по-видимому, лишь *T. odonatisca* и *T. nigroantennata*, ареалы которых (рис. 132) отражают сухопутные связи, вероятно существовавшие между Крымом и Кавказом в плейстоцене (Войновский, 1963). Что касается *T. sublunata*, обнаруженного лишь на Керченском полуострове, то он, возможно, попал в Крым с Кавказа недавно путем залета или завоза в личиночной фазе (Савченко, 1966а).

Для кавказской подгруппы характерны из *Lunaticipula* группа «caucasica» (*T. caucasica* Ried., *T. quadridentata* Sav., *T. talyshensis* Sav.), ряд эндемичных

видов из групп «livida» (*T. deserticola* Sav., *T. adzharolivida* Sav., *T. saltatrix* Sav.), «acuminata» (*T. macropyga* Sav., *T. mima* Sav., *T. simurg* Dzh. et Sav., *T. parasimurg* Sav., *T. theowaldi* Sav.) и «macrosele» (*T. zaitzevi* Sav., *T. aurita* Ried., *T. subaurita* Sav., *T. dumetorum* Sav. и др.), а также отдельные виды из рода *Dolichopeza* (*D. hirsuticauda* Sav.), из амфипалеарктического подрода *Cnemoncosis* рода *Ctenophora* (*C. magnifica* Lw.) и из рода *Nephrotoma* (*N. eugeniae* Sav., *N. kozhevnikovi* Dod.).

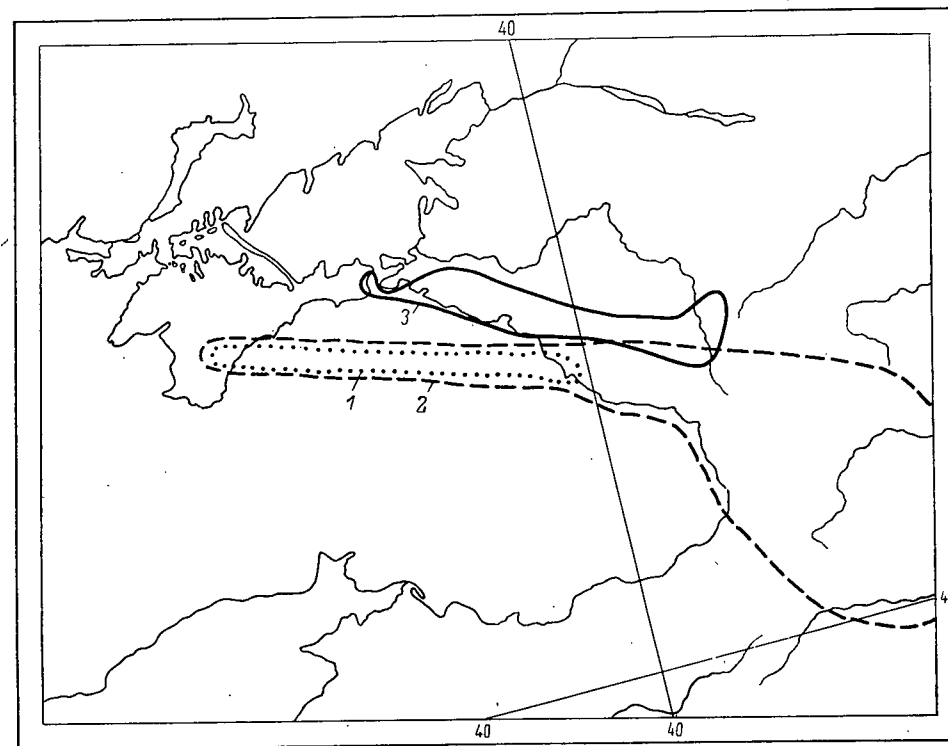


Рис. 132. Крымско-Кавказские ареалы *Tipula (Savtshenkia) odontostyla* Sav. (1), *T. (Acutipula) nigroantennata* Sav. (2) *T. (Lunaticipula) sublunata* Sav. (3). По Савченко, с изменениями.

В состав переднеазиатской подгруппы входят многие *Lunaticipula* (*T. angela* Mnnhs., *T. angelica* Mnnhs., *T. pseudopeliostigma* Mnnhs., *T. subacuminata* Mnnhs., *T. auriculata* Mnnhs., *T. berytia* Mnnhs.) и *Nephrotoma minuscula* Mnnhs.

Бореальный комплекс связан территориально с лесной и лесостепной зонами Палеарктики, исключая из первой подзоны широколиственных лесов Крыма, Кавказа и Дальнего Востока. В пограничных районах отдельные элементы бореального комплекса проникают на севере в лесотундры, на юго-западе — в Средиземноморье (главным образом на Балканах и Кавказе) и на юго-востоке — в Центральноазиатскую (главным образом по Тянь-Шаню) и Палеархартическую подобласти (по долине р. Сунгари и Сихотэ-Алиню). Всего в нем более 210 видов из 9 родов (24% всей фауны).

По таксономической структуре бореальный комплекс может рассматриваться в значительной мере как производное палеархартического комплекса, подвергшееся далеко идущему обеднению за счет зоогеографических элементов с тропическими и субтропическими связями и значительной таксономической перестройке в направлении более высокой специализации. Из тяготеющего к тропикам рода *Dolichopeza* в состав этого комплекса входят лишь два вида. Палеотропические элементы представлены в нем только небольшой группой аберрантных видов подрода *Platytipula* из рода *Tipula*, а ориентальные эле-

менты, обильно представленные в палеарктарктическом комплексе, вовсе отсутствуют. Из родов *Stenophora* и *Tanyptera*, центром локализации плезоморфных представителей которых является Вост. Азия, бореальный комплекс включает преимущественно более молодые и специализованные виды. То же касается рода *Dictenidia*.

Очень характерны для бореального комплекса виды голарктического рода *Prionocera*, а из рода *Tipula* — виды также голарктических подродов *Arctotipula*, *Lindnerina* и *Odonatisca*, не имеющих представителей ни в палеарктарктическом, ни в средиземноморском комплексе. Некоторые архаические группы рода *Tipula* замещены в бореальном комплексе родственными им, но более специализованными группами, например, восточноазиатские группы «*cruciata*» и «*flavocostalis*» подрода *Oreomyza* — группой «*truncorum*». Аналогичный викариат хорошо выражен также на видовом и подвидовом уровнях, примеры чего уже приводились при рассмотрении палеарктарктического комплекса.

Наряду с восточноазиатскими связями должны быть отмечены хотя и более слабые, но реальные средиземноморские и еще более отдаленные и потому несколько завуалированные эфиопские связи. С средиземноморским комплексом его связывают отдельные виды рода *Tipula* из подрода *Lunatipula*, принадлежащие к типично средиземноморским группам «*livida*», «*lunata*» и «*peliosigma*» (рис. 130), а также виды гигрофильного подрода *Acutipula* из средиземноморских групп «*maxima*» (рис. 124) и «*decepiens*». Эфиопские элементы представлены местными видами подрода *Tipula* (s. str.), проникшего из Эфиопской области в Палеарктику через Средиземноморье.

Экологически бореальный комплекс является гигрофильно-мезофильным с небольшой примесью ксерофильных элементов. В этом отношении его можно рассматривать как промежуточный между гигрофильным палеарктарктическим комплексом, с одной стороны, и ксерофильным средиземноморским — с другой.

Геологически бореальный комплекс, очевидно, значительно моложе палеарктарктического. Начавшись в конце миоцена — начале плиоцена, его формирование проходило в основном в течение верхнего плиоцена и начала плейстоцена параллельно с перестройкой в умеренной полосе Евразии третичных лесных формаций тургайского типа в современные бореальные.

В связи с некоторой гетерогенностью бореальный комплекс распадается на ряд групп различного объема и качественного состава.

Трансбореальная группа включает ряд видов с обширными вытянутыми в долготном направлении ареалами, простирающимися от Атлантического до Тихого океана. Генетически состав группы довольно неоднороден. Численно преобладают в ней элементы с палеарктарктическими и даже палеотропическими связями. К первым относятся, например, *Tipula solstitialis* Westh., *T. quadrivittata* Staeg., *T. pseudohortensis* Lack., *Nephrotoma scurra* Mg., *N. dorsalis* F., *Dictenidia bimaculata* L., *Tanyptera atrata* L., *T. nigricornis* Mg.; ко вторым — *Tipula luteipennis* Mg. и *T. melanoceros* Schumm. Древние тропические связи имеют, вероятно, и трансбореальные виды *Prionocera*.

Характерно, что многие виды этой группы, имеющие палеарктарктические связи, представлены в ней более специализованными и молодыми географическими расами, чем в палеарктарктическом комплексе. Особенно типичен в этом отношении *Tanyptera atrata* L., который в Вост. Азии дифференцирован на несколько светлоокрашенных рас, в популяциях которых не бывает меланистических форм, а на остальном ареале представлен специализованной черной расой, у которой иногда наблюдается возвращение к исходному типу, выражающееся в спорадическом появлении светлоокрашенной формы (var. *ruficornis* Mg.), близкой к одной из восточноазиатских форм (*Tanyptera atrata yezoana* Mats.), по-видимому, анцестральной. Отдельные виды трансбореальной группы обнаруживают средиземноморские (*Tipula lunata* L.) и голарктические связи (*T. unca* Wied., *T. juncea* Mg.). По-видимому, их следует рассматривать как более поздние наслоения на основное палеарктарктическое ядро трансбореальной группы.

Зубореальная (собственно бореальная) группа включает небольшое количество видов, распространенных в северной части бореальной подобласти от Фенноскандии и Прибалтики до Вост. Сибири. Ареал их, приблизительно совпадающий с таежной зоной Евразии, имеет приближенно вид вытянутого в долготном направлении треугольника, который постепенно суживается с востока на запад, упираясь вершиной в Фенноскандию (рис. 133). В центр. и Вост. Сибири элементы зубореальной группы достигают на юге северных границ Цен-

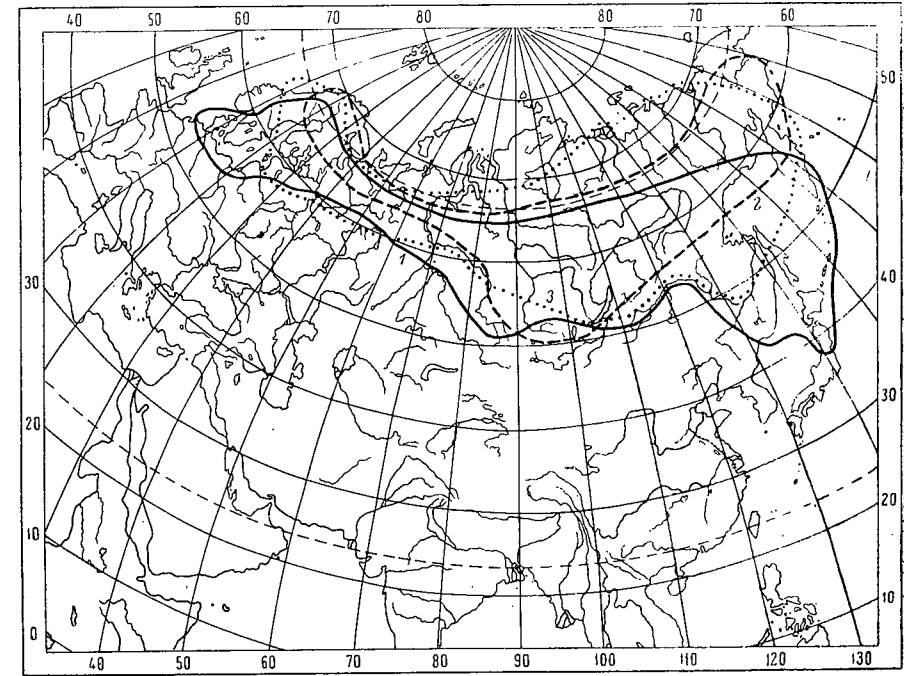


Рис. 133. Зубореальные ареалы *Phorocentia vittata* Mg. (1), *Tipula* (*Lindnerina*) *subexcisa* Lund. (2) и *T. (Vestiplex) transbaicalica* Al. (3).

тральноазиатской подобласти, отчасти даже проникая в нее, в европейской же части СССР не проникают к югу далее Ленинградской области и Прибалтийских республик. По характеру географического распространения зубореальная группа очень близка к скандинаво-сибирскому комплексу, установленному Теленгой (1952) для сем. Braconidae.

К зубореальной группе относятся *Tipula* (*Lindnerina*) *subexcisa* Lund., *T. (Vestiplex) transbaicalica* Al. и *T. (V.) dulkeiti* Sav.⁴ и *Phorocentia vittata* Mg. из подсемейства Stenophorinae. Возможно, что к нему принадлежат также *Tipula kaisilai* Mnnhs. и *Nephrotoma ramulifera* Tjed., распространение которых еще недостаточно выяснено. Одни элементы зубореальной группы генетически связаны с ангарской группой (*Tipula transbaicalica* Al., *T. dulkeiti* Sav.), другие имеют голарктические связи (*T. subexcisa* Lund.). Остаточной ветвью древнетретичных субтропических элементов является, по-видимому, *Phorocentia vittata* Mg. — представитель монотипического голарктического рода, близкого к циркумтропическому роду *Pseliophora*.

С экологической точки зрения зубореальная группа характеризуется мезофилией с тенденцией к ксерофилии и соответственно сравнительно высоким уровнем специализации.

⁴ Описанный из Сибири, этот вид недавно обнаружен в Фенноскандии (Mannheims, Savtshenko, 1967).

Геологический возраст эубореальной группы, очевидно, соответствует таковому таежной зоны Евразии, начавшей формироваться еще в неогене, но локализовавшейся в близких к современным географическим границам лишь в постплейстоцене. Подобно таежной зоне в период, предшествовавший плейстоценовому похолоданию, эубореальная группа имела, вероятно, в западной части Палеарктики более обширный ареал, который в дальнейшем подвергся сокращению, сопровождавшемуся смещением его южной границы далеко к северу (Савченко, Запольская, 1968).

Суббореальная (евросибирская) группа структурой ареала приближается к трансбореальной с той лишь разницей, что занятая ею в Европе территория смещена к югу в зону смешанных лесов, а ее представители отсутствуют восточнее Байкала. По составу она очень близка к трансбореальной группе; в ней легко прослеживаются как древнетретичные тропические (род *Prionocera*) и более поздние палеотропические (*Tipula autumnalis* Lw. из подрода *Platytipula*), так и палеарктические связи. Последние выражены в суббореальной группе, однако уже не на подвидовом, а на видовом уровне, что несколько маскирует их. В качестве примера таких связей можно привести ряд близкородственных викарирующих видов семейства:

Суббореальная группа	Маньчжурская группа
<i>Tipula couckeii</i> Tonp.	<i>T. parvincta</i> Al.
<i>T. variipennis</i> Mg.	<i>T. latemarginata</i> Al.
<i>T. irrorata</i> Mcq.	<i>T. sibiriensis</i> Al.
<i>T. dilatata</i> Schum.	<i>T. derbecki</i> Al.
<i>T. humilis</i> Staeg.	<i>T. lamentaria</i> Al.
<i>T. affinis</i> Schum.	<i>T. pallidicornis</i> Sav.
<i>Nephrotoma lunulicornis</i> Schum.	<i>N. angustistria</i> Al.
<i>N. quadristriata</i> Schum.	<i>N. barbiger</i> Sav.

Экологически суббореальная группа, характеризуясь преобладанием гигрофильных и мезофильных элементов, тоже сходна с трансбореальной. Все это дает основания считать эту группу в основном дериватом палеарктического комплекса, подвергшимся, однако, по сравнению с трансбореальной группой еще более глубокой перестройке и достигшим в связи с этим и более высокого уровня географической и таксономической дифференциации.

Эубореомонтанная группа включает ряд видов долгоножек с характерной дизъюнкцией ареалов, состоящих из двух участков (рис. 134): северного, в ряде случаев почти совпадающего с ареалом эубореальной группы, и южного, в который входят горы Центральной (Альпы, Татры, Карпаты), а в отдельных случаях также Южн. Европы (Балканы, Кавказ) и Передней Азии. На всем протяжении между этими двумя участками виды группы либо отсутствуют, либо встречаются лишь отдельными островками явно реликтового типа, главным образом на торфяных болотах, для которых по сравнению с другими биотопами характерны дефицит тепла и укороченный вегетационный период, что обеспечивает благоприятные условия для существования северных фаунистических элементов (Медведев, 1963а, 1963б; Савченко, Запольская, 1968).

В литературе эубореомонтанный комплекс обычно фигурирует под названием бореальпийского (Holdhaus, Lindroth, 1939; Mannheims, 1959, и др.), которое, как это отметил Геммингсен (Hemmingen, 1965), не может быть признано удачным, так как не отражает особенностей экологии и распространения относящихся сюда видов. Последние не являются ни бореальными в широком смысле, ни тем более альпийскими. Географически они связаны (по крайней мере в Европе, где выражена дизъюнкция в их распространении) лишь с северными районами Бореальной подобласти, а экологически — с хвойными и смешанными лесами таежного типа, а не с альпийскими лугами или субальпийским криволесьем, куда они лишь заходят из горнотаежного пояса.

Большинство видов эубореомонтанной группы имеет евро-сибирское рас-

пространение (*Tipula limbata* Ztt., *T. invenusta* Ried., *T. macrocera* Ztt., *T. interserta* Ried., *T. subnodicornis* Ztt., *T. coerulea* Lack., *T. luridirostris* Schum., *T. crassicornis* Ztt., *T. circumdata* Siebke, *T. limitata* Schum., *T. recticornis* Schum., *T. bistilata* Lund., *Nephrotoma tenuipes* (Ried.), меньшинство распространено только в Европе (*Dolichochepea nitida* Mik, *Tipula alpium* Bergr., *T. benesignata* Mnnhs., *T. siebkei* Ztt., *T. pseudoirrorata* Goetgh., *T. pallidicosta* Pierre, *T. gimmerthali* Lack., *T. saginata* Bergr.). Экстраординарные реликтовые колонии до недавнего времени были известны лишь у *Tipula macrocera* Ztt., *T. subnodicornis* Ztt., *T. interserta* Ried. и *T. coerulea* Lack.; ныне они обнаружены также у *Tipula luridirostris* Schum., *T. bistilata* Lund. и *Nephrotoma tenuipes* Ried., найденных, например, в Белорусской ССР (Савченко, Запольская, 1968). Можно думать, что со временем количество эубореомонтанных видов, для которых известны реликтовые колонии в промежуточной зоне, может еще увеличиться.

Очевидно, эубореомонтанная группа имеет общие генетические корни с эубореальной и сформировалась лишь в голоцене в связи с сокращением их раннечетвертичного ареала, обусловленным, как это отмечено выше, отступлением на север Европы таежных биоценозов по окончании плейстоценового похолодания. В Сибири, где таежная зона сохранила свои прежние географические позиции, не было и вычленения эубореомонтанных элементов из эубореальных. Генетический состав эубореомонтанной группы отражает таковой бореального комплекса в целом. В нее входят, с одной стороны, элементы с древнетретичными (*Dolichochepea nitida* Mik) и древнесредиземноморскими (подроды *Savtshenkia* и *Lunaticipula* рода *Tipula*), а с другой — также с восточноазиатскими и, в частности, палеарктическими таксономическими связями (*Tipula coerulea* Lack., *T. luridirostris* Schum., *T. crassicornis* Ztt., *T. pallidicosta* Pierre), образующие основное ядро бореальной фауны долгоножек.

Восточноевропейская (ангарская) группа включает ряд видов семейства, характерных для бореальной зоны Вост. (заенисейской) Сибири; на юге ареал ее частично распространяется на Туву и северные районы Монголии, а на юго-западе — на зап. Саян и Алтай. С орографической точки зрения ее можно охарактеризовать как нагорносибирскую, так как в ареал ее не входит западная низинная часть Сибири. К восточноевропейской группе относится около 35 видов из 3 родов.

С таксономической точки зрения восточноевропейская группа характеризуется резко выраженной специфичностью, отличающей ее от других групп бореального комплекса и во многом сближающей с арктическим комплексом. В нее входит основная масса палеарктических видов *Tipula* из голарктического подрода *Arctotipula* (*T. hirtitergata* Al., *T. pudibunda* Sav., *T. excelsa* Sav., *T. caliginosa* Sav. и др.), единственный бореальный вид подрода *Angarotipula* (*T. rubzovi* Sav.) и ряд специализованных мезо- и ксерофильных видов из подродов *Pterelachisus* (*T. littoralis* Sav., *T. macrostyla* Sav.), *Lindnerina* (*T. derzhavini* Al.), *Vestiplex* (*T. kamchatkana* Al., *T. subcentralis* Al., *T. hirticeps* Sav. и др.), *Lunaticipula* (*T. erectispina* Sav., *T. subrecticornis* Sav. и др.) и *Odonatisca* (*T. timptonensis* Sav., *T. kamchatkensis* Al.). Явно доминируют в этой группе голарктические таксономические и географические связи (подроды *Arctotipula*, *Lindnerina*, *Angarotipula*, *Odonatisca*, группы «*carinifrons*» из подрода *Pterelachisus*, «*leucoprocta*» из подрода *Vestiplex*, «*erebus*» из рода *Nephrotoma*); все же остальные, включая палеотропические (*Tipula* (*Platytipula*) *moivana* Mats.), палеарктические (*T. (Oreomyza) tshernovskii* Sav.), центральноазиатские (*T. (Vestiplex) longitudinalis* Niels.) едва выражены.

Очень характерно для группы наличие в ней, с одной стороны, генерализованных видов *Tipula* из подродов *Angarotipula* (*T. rubzovi* Sav.) и *Vestiplex* (*T. hirticeps* Sav. из группы «*coquilletiana*»), являющихся, возможно, анцестральными для соответствующих таксономических групп, а с другой — отдельных весьма изолированных, явно реликтовых видов, родственные связи которых в современной фауне не могут быть прослежены (например, *Tipula an-*

ceps Sav. неопределенной подродовой принадлежности и *Ctenophora sibirica* Portsch. из монотипного подрода *Xiphuromorpha* Sav.).

В экологическом отношении восточнобореальная группа может быть охарактеризована как преимущественно мезоксерофильная и сравнительно холодостойкая, на что указывает тенденция к дифференциации в ней меланистических форм (*Tipula macrostyla* Sav., *T. miyadai* Al., *T. caliginosa* Sav., *T. laetibasis* Al., *T. tshernovskii* Sav., *T. kamchatkana* Al.), характерных для высоких широт и холодных высокогорий. Если не считать типично восточнобореальных *Arctotipula*, то гигрофильные элементы представлены в ней крайне слабо (*Tipula moivana* Mats., *T. rubzovi* Sav., ? *T. anceps* Sav.).

Высокий уровень специфичности восточнобореальной группы и характер ее таксономических и географических связей говорят о том, что в течение продолжительного времени она развивалась изолированно от более гигротермофильных элементов палеарктического комплекса, но, очевидно, в самой тесной связи с мезоксерофильными и менее требовательными к теплу голарктическими элементами. Кажется весьма вероятным, что эта группа начала формироваться на нагорьях Вост. Сибири еще в раннем неогене одновременно с возникновением тут очагов развития холодостойких и ксерофильных биоценозов тайги.

Из отдельных подгрупп восточносибирской группы выделяются три: трансангарская, охотская и южносибирская.

К трансангарской подгруппе принадлежат *Tipula rubzovi* Sav., *T. persignata* tofina Al., *T. hirtitergata* Al., *T. laetibasis* Al., *T. subcentralis* Al. и *T. erectispina* Sav., сравнительно широко распространенные в Вост. Сибири.

Виды охотской подгруппы (*Tipula moivana* Mats., *T. anceps* Sav., *T. miyadai* Al., *T. littoralis* Sav., *T. macrostyla* Sav., *T. kamchatkana* Al., *T. kamchatkensis* Al., *Nephrotoma stejnegeri* Al., *N. saghalensis* Al.) локализованы преимущественно на территориях, тяготеющих к бассейну Охотского моря; некоторые из них на юге проникают в Приморье (*T. kamchatkensis* Al.), сев. Китай (*T. moivana* Mats.) и Монголию (*T. kamchatkana* Al.).

Южносибирская подгруппа локализована на юге Сибири от Алтая на западе до Забайкалья на востоке, а частично заходит также в Монголию. Она включает: *Tipula excelsa* Sav., *T. rubicunda* Sav., *T. caliginosa* Sav., *T. tshernovskii* Sav., *T. coquillettiana* Al., *T. hirticeps* Sav., *T. longitudinalis* Niels., *T. subrecticornis* Sav., *T. adusta* Sav., *T. gondattii* Al., *T. timptonensis* Sav., *Nephrotoma stachelbergi* Sav., *N. rubriventris* Sav. и *Ctenophora sibirica* Portsch. Западнобореальная (европейская) группа характерна для бореальной зоны Европы, откуда частично заходит на юге в Средиземноморье (главным образом на Балканах) и на юго-востоке в Зап. Сибирь, где, однако, не достигает Алтая. Из ее таксономических и географических связей наиболее четко выражены палеарктические, древнесредиземноморские и средиземноморские.

К числу западнобореальных элементов с палеарктическими связями относятся, например, ряд видов *Tipula*, в частности *T. flavolineata* Mg. из амфи-палеарктического подрода *Dendrotipula*, *T. fenestrata* Schumm. и *T. fendleri* Mnnhs. из амфи-палеарктических групп, «нова» и «sempiterna» подрода *Yamatotipula*, виды группы «truncorum» из подрода *Oreomyza*, *T. hortulana* Mg. и *T. pseudovariipennis* Cz. из подрода *Pterelachisus*, некоторые виды *Nephrotoma* (*N. flavipalpis* Mg., *N. austriaca* Mnnhs.), все европейские виды *Ctenophora* из подрода *Cnemoncosis* End. (*C. festiva* Mg., *C. ornata* Mg. и др.). По-видимому, к палеарктическому комплексу географически тяготеют и западнобореальные виды рода *Tipula* из группы «excisa» (*T. franzi* Mnnhs., *T. ebneri* Mnnhs., *T. sexspinosa* Ried.), наиболее архаичский современный представитель которой (*T. kuwayamai* Al.) обитает в северных районах Палеарктической под-области.

Древнесредиземноморскими связями характеризуются западнобореальные виды рода *Tipula* из групп «bilobata» (*T. bilobata* Pok., *T. mayerdurii* Egg.; *T. bertei* Rond.) и «nubeculosa» (*T. nubeculosa* Mg., *T. rubripes* Schumm., *T. cisal-*

pina Ried. и др.). *Tipula livida* v. d. Wulp и полиморфный *Nephrotoma scalaris* Mg.; средиземноморскими связями — виды *Tipula* из групп «truncata» (*T. vernalis* Mg.) «pelio stigma» (*T. selene* Mg.) «fasciculata» (*T. alpina* Lw.), из подродов *Schummelia* (*T. zernyi* Mnnhs., *T. zonaria* Goetgh.) и *Mediotipula* (*T. bidens* Berg., *T. stigmatella* Schumm., *T. sarajevensis* Str.), *T. decipiens* Cz., а предположительно также ряд видов *Nephrotoma*, включая *N. maculata* Mg., *N. submaculosa* Edw. и *N. flavescens* L., близкородственных средиземноморским *N. minuscula* Mnnhs., *N. beckeri* Mnnhs. и *N. sullingtonensis* Edw.

С древнетретичными тропическими элементами генетически связан из видов западнобореальной группы *Dolichozepe albipes* Ström, а с эфиопскими — виды *Tipula* из подродов *Acutipula* (*T. vittata* Mg., *T. tenuicornis* Schum. и др.), *Tipula* s. str. (*T. oleracea* L., *T. paludosa* Mg., *T. hungarica* Lack.) и *Savtshenkia* (*T. goriziensis* Str., *T. marmorata* Mg., *T. serrulifera* Al. и др.).

Экологически западнобореальная группа является преимущественно мезофильной; ксерофильные и особенно гигрофильные элементы занимают в ней подчиненное положение. Сравнительно хорошо представлены в ней мезофильные ксилобионты из рода *Ctenophora*, что обусловлено значительным распространением в Европе, особенно в Западной, широколиственных лесов, с которыми тесно связаны виды этого рода. Судя по приведенным данным, западнобореальная группа сформировалась в основном на базе палеарктических элементов. В отличие от большинства других групп бореального комплекса, в этом процессе приняли значительное участие и средиземноморские элементы, которые следует рассматривать как более позднее фаунистическое наложение.

В качестве основных подчиненных единиц в западнобореальной группе могут быть выделены трансевропейская, западноевропейская, центральноевропейская (горная), альпийская (высокогорная) и скандинавская подгруппы.

Наиболее крупной является западноевропейская подгруппа, виды которой в восточном направлении или не достигают пределов СССР, или едва заходят в его западные районы. Сюда относятся *Dolichozepe albipes* Ström, *Tipula zonaria* Goetgh., *T. marmorata* Mg., *T. staegeri* Niels., *T. pagana* Mg., *T. fenestrata* Schumm., *T. vittata* Mg., *T. luna* Westh., *T. oleracea* L., *T. pabulina* Mg., *T. nervosa* Mg., *T. hortulana* Mg., *T. selene* Mg., *T. flavolineata* Mg., *Nephrotoma flavipalpis* Mg., *N. guestfalica* Westh., *N. quadrifaria* Mg., *N. maculata* Mg., *N. submaculosa* Edw., *N. flavescens* L., *Ctenophora festiva* Mg., *C. ornata* Mg., *C. flaveolata* F., *C. elegans* Mg. и *C. pectinicornis* L. Ареалы ряда видов этой подгруппы простираются на восток на юге значительно дальше, чем на севере (рис. 135), достигая Крыма и Кавказа (*Tipula flavolineata* Mg., *Nephrotoma quadrifaria* Mg. и др.).

Второе место по числу входящих в нее видов занимает специализованная альпийская подгруппа. К ней относятся *Tipula zernyi* Mnnhs., *T. cheethami* Edw., *T. simulans* Sav., *T. goriziensis* Str., *T. serrulifera* Al., *T. subsignata* Lack., *T. pechlaneri* Mnnhs., *T. bertei* Rond., *T. mayerdurii* Egg., *T. bilobata* Pok., *T. irregularis* Pok., *T. glacialis* Pok., *T. austriaca* Pok., *T. subglacialis* Mnnhs., *T. pseudopruinosa* Str., *T. hemiptera* Mnnhs., *T. franzi* Mnnhs., *T. ebneri* Mnnhs., *T. sexspinosa* Ried., *T. cisalpina* Ried., *T. hemipterandra* Bezzi и *T. saccai* Mnnhs.

Альпийской подгруппе численно лишь немного уступает трансевропейская подгруппа, включающая *Tipula signata* Staeg., *T. caesia* Schum., *T. marginata* Mg., *T. paludosa* Mg., *T. pseudovariipennis* Cz., *T. truncorum* Mg., *T. nubeculosa* Mg., *T. rubripes* Schum., *T. livida* v. d. Wulp, *T. mellea* Schum., *T. vernalis* Mg., *Nephrotoma pratensis* Mg.

Сравнительно небольшое количество видов объединяет центральноевропейская подгруппа, к которой могут быть отнесены *Tipula decipiens* Cz., *T. tenuicornis* Schum., *T. bidens* Berg., *T. stigmatella* Schum., *T. sarajevensis* Str., *T. crassiventris* Ried., *Nephrotoma austriaca* Mnnhs. и *N. helvetica* Mnnhs. Подобно западноевропейским некоторые виды центральноевропейской подгруппы (например, *Tipula bidens*), отсутствуя на большей части европейской территории СССР, на юге проникают до Кавказа (рис. 135).

Последнее место в западнобореальной группе занимает Фенноскандинавская подгруппа, в которую входят всего два вида: *Tipula fendleri* Mnnhs. и *Nephrotoma nigriceps* Tjed. Неясно положение в группе *Tipula subvafra* Lack., известного пока лишь из Франции (Lackschewitz, 1936) и Нидерландов (Theowald, 1957b).

В западнобореальной группе, кроме тяготеющего географически к Вост. Европе *Nephrotoma lindneri* Mnnhs., нет других видов, которых по характеру

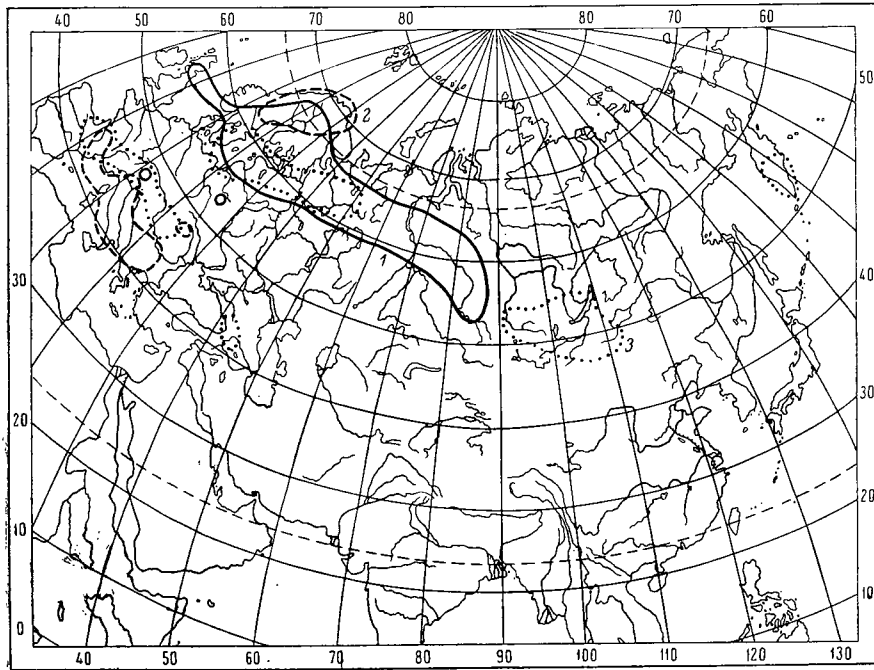


Рис. 134. Эубореомонтанные ареалы *Tipula (Lindnerina) bistilata bistilata* Lund. (1), *T. (Vestiplex) pallidicosta pallidicosta* Pierre (2) и *Nephrotoma tenuipes* Ried. (3).

их распространения можно было бы отнести к восточноевропейской подгруппе, которая в фауне долгоножек практически, очевидно, не существует.

Центральноазиатский комплекс населяет центральноазиатскую подобласть Палеарктики с включением в нее, кроме Кашмира и большей части Афганистана, также горных районов советской Ср. Азии (без Копетдага). В него входит около 70 видов (8%) из трех родов (Савченко, 1953, 1954а, 1954г, 1955а, 1961а, 1961б, 1964а, 1973; Лупшова, Савченко, 1966; Mannheims, 1961b, 1967d, и др.). При рассмотрении этого комплекса бросается в глаза преобладание в нем архаических и сравнительно малоспециализованных элементов с палеотропическими, палеархеоарктическими и древнесредиземноморскими связями, что на первый взгляд кажется весьма парадоксальным.

Палеотропические связи имеют, например, виды *Tipula* из подродов *Platytipula* (*T. appendifera* Al., *T. nigrocellula* Al., *T. indiscreta* Al., *T. minuta* Sac.) и *Acutipula* (*T. pertinax* Al., *T. captiosa* Al., *T. apoblepta* Al.), а палеархеоарктические связи — виды того же рода, принадлежащие к группам «*protrusa*» (*T. subprotrusa* Sav., *T. incana* Sav., *T. subincana* Sav., *T. avicenniana* Sav., *T. shevtshenkoi* Sav.) из подрода *Yamatotipula*, «*cruciata*» (*T. macarta* Al.) из подрода *Oreomyza*, а предположительно также *Tipula (Pterelachisus) vermiculata* Sav. и *T. (P.) hispida* Sav.

С древнесредиземноморскими элементами центральноазиатский комплекс генетически связывают виды *Tipula* из подродов *Savtshenkia* (*T. baltistanica*

Al., *T. venerabilis* Al.), *Bellardina* (*T. chimaera* Sav., *T. hutchinsonae* Al., *T. sindenis* Al., *T. differta* Al.), *Emodotipula* (*T. submarmoratipennis* Al.) и *Lunatipula* (*T. minensis* Al., *T. zimini* Sav., *T. flabellifera* Sav., *T. curvispina* Sav., *T. pallidithorax* Sav., *T. finitima* Al., *T. hypoalvata* Al., *T. dolosa* Al. и др.), отдельные *Nephrotoma* (*N. bispinosa* Al.), а также, по-видимому, виды *Tipula* из группы «*virgatula*» (*T. virgatula* Ried., *T. aestiva* Sav., *T. longitudinalis* Niels.), ареал которой охватывает южн. Сибирь, Монголию, Джунгарию, Переднюю Азию и Альпы в Центр. Европе.

Генетические связи с более молодыми и специализованными зоогеографическими элементами палеарктической фауны выражены в центральноазиатском комплексе сравнительно слабо. Голарктические связи обнаруживают лишь виды *Nephrotoma* из группы «*erebus*» (*N. erebus* Al.), бореальные — отдельные виды рода *Tipula* из подрода *Yamatotipula* (*T. solitaria* Sav., *T. hamata* Sav., *T. recticauda* Sav.), ангарские — некоторые виды из подрода *Vestiplex* (*T. leucoprocta* Mik, *T. coronifera* Sav., *T. kiritshenkoi* Sav., *T. kashkarovi* Stack.), а средиземноморские — *Nephrotoma subopaca* Al., *N. ligulata* Al. и *N. meraca* Al., родственные средиземноморским видам группы «*maculata*». Пока неясно, какое место занимают в этом комплексе виды *Nigrotipula* (*N. xanthocera* Al., *N. batraxantha* Al.), а также виды *Nephrotoma* из группы «*pamirensis*», не имеющие близкородственных форм в других палеарктических комплексах долгоножек.

Характерно, что в составе центральноазиатского комплекса мезо- и даже гигрофильных элементов значительно больше, чем ксерофильных.

К числу гигрофилов в центральноазиатском комплексе относится, например, большинство *Tipula* из гидро-гелобионтных подродов *Platytipula*, *Yamatotipula*, *Acutipula*, *Emodotipula* и *Bellardina*, а предположительно также бриобионтные *Savtshenkia*. Мезофильны все геобионтные *Tipula* из подродов *Pterelachisus* и *Oreomyza*, большинство геобионтных *Lunatipula* и некоторые *Nephrotoma* (*N. bispinosa* Al., *N. ligulata* Al.). Ксерофилами следует считать отдельные виды *Tipula* из подрода *Lunatipula* (*T. dolosa* Al., *T. finitima* Al., *T. hypoalvata* Al.) и все виды подрода *Vestiplex* (*T. leucoprocta* Mik., *T. mitchelli* Edw., *T. coronifera* Sav., *T. kiritshenkoi* Sav., *T. virgatula* Ried.), а возможно, и некоторых *Nephrotoma* (*N. pamirensis* End., *N. drakanae* Al., *T. erebus* Al.).

Существует, таким образом, явное противоречие между экологическим обликом центральноазиатского комплекса, с одной стороны, и общим режимом влажности на территории его обитания — с другой. Этим он резко отличается от более специализованного средиземноморского комплекса, в котором ксерофильные элементы абсолютно преобладают над гигрофильными. По-видимому, в целом центральноазиатский комплекс является в известной мере реликтовым и сравнительно консервативным, малоприспособленным к аридным ландшафтам Центр. Азии. Корни его происхождения следует искать, очевидно, в древних гумидных фаунах горнолесного типа, населявших в конце палеогена и в неогене отдельные возвышенные участки Центр. Азии, не подвергавшиеся затоплению морскими трансгрессиями. Формирование этого комплекса шло, по-видимому, главным образом за счет обеднения видового состава и незначительной таксономической перестройки местных гумидных элементов, а также их локализации в более влажных горнолесных биотопах, при одновременной дифференциации сравнительно небольшой группы ксерофильных ореофилов и почти полном отсутствии проникновения его элементов в аридные пустынные и полупустынные биотопы низинных районов Ср. Азии.

При нынешнем уровне его изученности в пределах комплекса можно выделить четыре естественные группы: общецентральноазиатская, среднеазиатская, кашмирская и монгольская. К общецентральноазиатской группе можно отнести лишь два вида *Nephrotoma* (*N. bispinosa* Al., *N. ligulata* Al.), встречающиеся в большей части Центр. Азии от Монголии до вост. Афганистана и горных районов советской Ср. Азии.

Среднеазиатская группа, очевидно лучше изученная, включает основную массу видов центральноазиатского комплекса, распространенных кроме со-

ветской Ср. Азии также в сев.-зап. Китае и сев.-вост. Афганистане. Особенно характерны для нее виды *Tipula*, принадлежащие к группам «*protrusa*» из подрода *Yamatotipula* (*T. subprotrusa* Sav., *T. incana* Sav., *T. subincana* Sav., *T. avicenniana* Sav. и др.), «*zimini*» из подрода *Lunatipula* (*T. zimini* Sav., *T. flabellifera* Sav. и др.) и «*leucoprocta*» из подрода *Vestiplex* (*T. leucoprocta* Mik., *T. kashkarovi* Stack.), а также некоторые *Platytipula* (*T. appendifera* Al.), *Bellardina* (*T. chimaera* Sav., *T. hutchinsonae* Al., *T. differta* Al.), *Savtshenkia* (*T.*

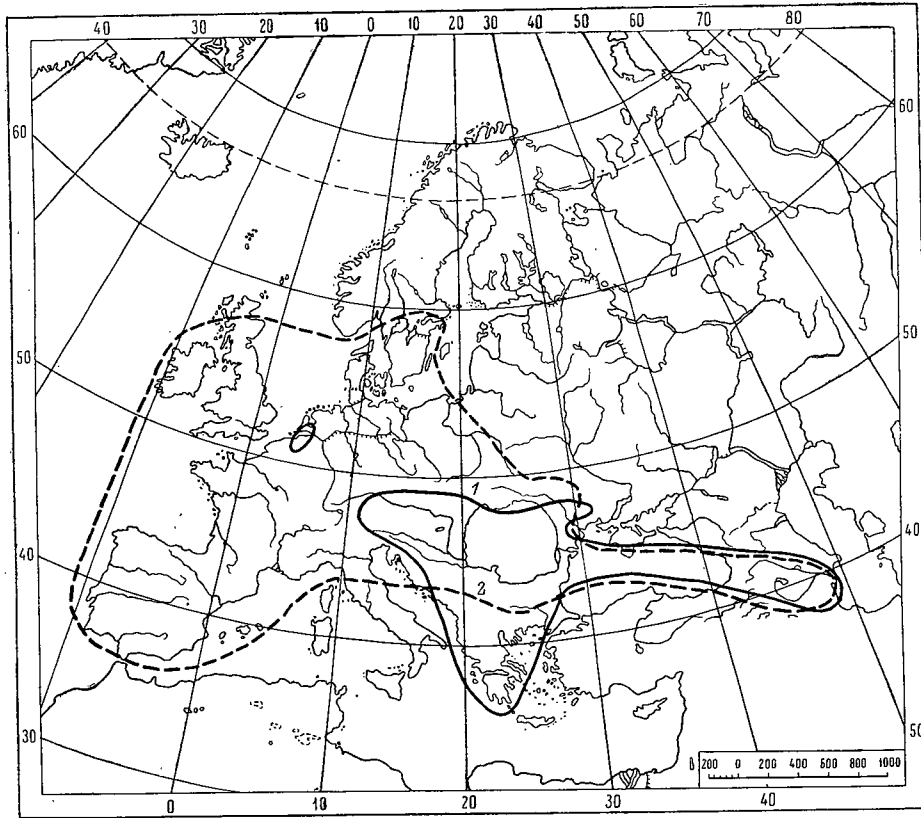


Рис. 135. Ареалы центральноевропейского *Tipula* (*Mediotipula*) *bidens* Berggr. (1) и западноевропейского *Nephrotoma quadrifaria* Mg. (2). По Савченко, с изменениями.

baltistanica Al.), *Pterelachisus* (*T. vermiculata* Sav.) и *Nephrotoma* (*N. pamirensis* End.).

Для кашмирской группы, приуроченной к сев. Кашмиру, характерны отдельные виды *Tipula* L. из подродов *Platytipula* (*T. nigrocellula* Al., *T. indiscreta* Al.), *Bellardina* (*T. sindensis* Al.), *Savtshenkia* (*T. venerabilis* Al.) и *Lunatipula* (*T. trialbosignata* Al., *T. hypovalvata* Al.), примитивные виды рода *Nigrotipula* (*A. xanthocera* Al., *A. batraxantha* Al.) и несколько видов *Nephrotoma* (*N. irrevocata* Al., *N. meraca* Al., *N. suborapa* Al.).

Наконец, монгольская группа, связанная территориально с МНР и примыкающими к ней с юга провинциями Китая (Нинся, Суйюань и др.), характеризуется видами *Tipula*, принадлежащими к группам «*moivana*» из подрода *Platytipula* (*T. minuta* Sav.), «*bistyligera*» из подрода *Acutipula* (*T. pertinax* Al. и *T. captiosa* Al.), «*cruciata*» из подрода *Oreomyza* (*T. macarta* Al.), «*leucoprocta*» из подрода *Vestiplex* (*T. coronifera* Sav., *T. kiritshenkoi* Sav.), «*virgatula*» из того же подрода (*T. virgatula* Ried., *T. aestiva* Sav.), а также тремя видами *Nephrotoma* (*N. erebus* Al., *N. perobliqua* Al., *N. drakanæ* Al.).

Арктический комплекс объединяет обитателей высоких широт, встречающихся главным образом к северу от Полярного круга. Все его представители связаны экологически с безлесными ландшафтами тундры; лишь некоторые из них на юге ареала проникают в лесотундру и на крайний север таежной зоны. Всего в арктическом комплексе около 35 видов из 3 родов (4% всей фауны).

Численно преобладают в арктическом комплексе элементы с ангарскими и палеарктическими таксономическими связями. Связи ангарского типа

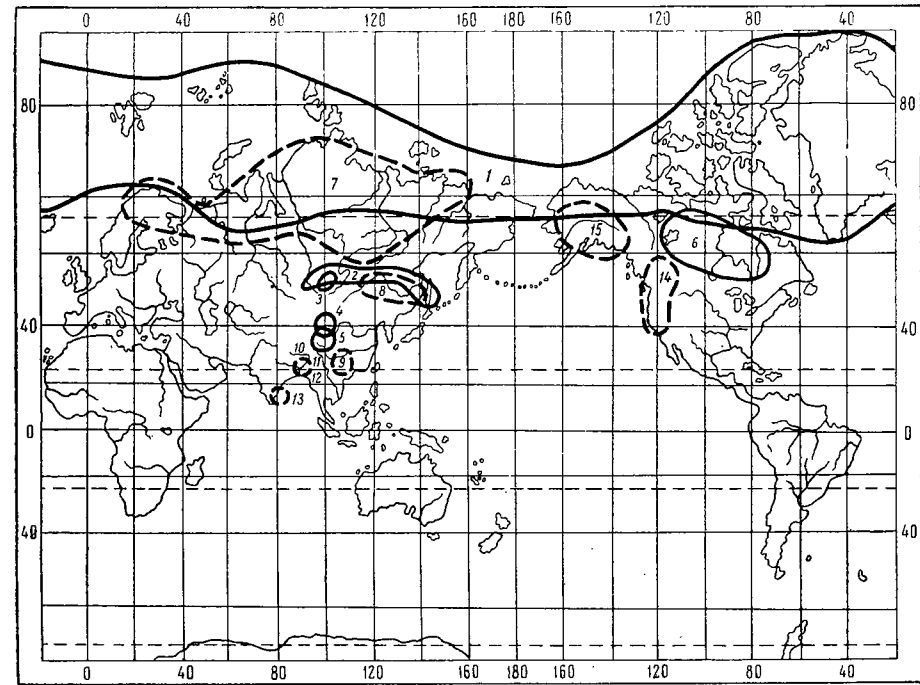


Рис. 136. Ареалы видов группы «*arctica*» из подрода *Vestiplex* Bezzi (сплошная линия) и подрода *Angarotipula* Sav. рода *Tipula* L. (пунктирная линия).

1 — *T. (V.) arctica* Curt., 2 — *T. (V.) coquillettiana* Al., 3 — *T. (V.) hirticeps* Sav., 4 — *T. (V.) nubila* Sav., 5 — *T. (V.) hozlovi* Sav., 6 — *T. (V.) canadensis* Lw., 7 — *T. (A.) tumidicornis* Lund., 8 — *T. (A.) rubzovi* Sav., 9 — *T. (A.) laetipennis* Al., 10 — *T. (A.) indica* Fdw., 11 — *T. (A.) snodgrassiana* Al., 12 — *T. (A.) xuthoptera* Al., 13 — *T. (A.) frommeri* Al., 14 — *T. (A.) illustris* Doane, 15 — *T. (A.) parrioides* Al.

легко прослеживаются, например, у арктических видов рода *Tipula*, принадлежащих к группам «*ciliata*» (*T. ciliata* Lund.) и «*besselsi*» (*T. besselsi* O.-S., *T. salicetorum* Siebke) из подрода *Arctotipula* (рис. 137), «*tumidicornis*» из подрода *Angarotipula*, «*carinifrons*» из подрода *Pterelachisus* (*T. carinifrons* Holm., *T. crawfordi* Al. и др.), «*arctica*» (номинативный вид) и «*leucoprocta*» (*T. wrangeliana* Stack., *T. laccata* Lund. et Frey) из подрода *Vestiplex* (рис. 136), а также у *T. (Lunatipula) trispinosa* Lund. Связи палеарктического типа характерны для арктических видов рода *Tipula*, принадлежащих к группам «*hortensis*» из подрода *Pterelachisus* (*T. middendorffi* Lack., *T. cinereocincta* Lund.), «*crassicornis*» из подрода *Oreomyza* (*T. stackelbergiana* Lack., *T. hirsutipes* Lack.) и «*excisa*» из подрода *Vestiplex* (*T. excisa* Schum., *T. excisoides* Al.), а возможно, также для *T. moesta* Ried., *T. freyana* Lack. и *Nephrotoma lundbecki* J. Niels.

В очень слабой степени арктический комплекс связан с древнесредиземноморскими и даже древнетретичными тропическими элементами. Примером связей первого типа служит арктический *Tipula glaucocinerea* Lund. из древнесредиземноморского подрода *Savtshenkia*, примером вторых — род *Prionocera*, генетически близкий к подсемейству *Dolichorezinae* и, в частности, к архаиче-

скому тропическому роду *Megistocera*. Что касается группы арктических видов рода *Prionocera* (*P. ringdhali* Tjed., *P. lapponica* Tjed., *P. abscondita* Lack., *P. tjederi* Mnnhs., *P. recta* Tjed., *P. serricornis* Ztt.), то их можно рассматривать как специализованную ветвь его бореальных группировок.

Как одну из характерных черт арктического комплекса отметим обнаружение в последнее время значительного количества представителей его вне арктической подобласти в высокогорных тундрах (гольцах) Южн. Сибири, Монголии и даже Ср. Азии (Савченко, Виолович, 1967; Савченко, Виолович, Нарчук, 1972; Савченко, 1972). Это *Prionocera lapponica* Tjed., *P. ringdhali* Tjed., *Tipula moesta* Ried., *T. postposita* Ried., *T. salicetorum* Siebke, *T. ciliata* Lund., *T. besselsi* O.-S., *T. middendorffi* Lack., *T. cinereocincta* Lund., *T. stackelbergiana* Lack., *T. trispinosa* Lund., *T. excisa cinerea* Str., *T. laccata* Lund. et Frey и *Nephrotoma lundbecki* J. Niels. Из них одни (большинство) представлены в южной части ареала теми же формами, что и в высоких широтах, другие же — местными, более примитивными (*T. besselsi centrasiatica* Sav.), нередко светлопигментированными формами (*T. moesta chonsaniana* Al., *T. cinereocincta mesacantha* Al., *N. lundbecki bifascigera* Al.), которые, вероятно, можно рассматривать в качестве анцестральных по отношению к высокоширотным.

В арктический комплекс входит также несколько видов, замещенных в горных районах Южн. Сибири близкородственными видами, являющимися, возможно, их анцестральными формами (рис. 136, 137). Ниже приведены примеры таких взаимозамещающих пар.

Арктика	Южн. Сибирь
<i>Tipula (Vestiplex) arctica</i> Curt.	<i>T. (V.) hirticeps</i> Sav.
<i>T. (Angarotipula) tumidicornis</i> Lund.	<i>T. (A.) rubzovi</i> Sav.
<i>T. (A.) besselsi</i> O.-S.	<i>T. (A.) caliginosa</i> Sav.

Пока неясно, какое место в арктическом комплексе занимают *T. aleutica* Al., *T. lionota* Holm., *T. convexifrons* Holm. и *T. (? Oreomyza) tristriata* Lund., не имеющие в современной палеарктической фауне близкородственных форм.

Более половины видов арктического комплекса — ксерофильные гео- и литобионты (*Tipula tristriata* Lund., *T. arctica* Curt., *T. wrangeliana* Stack., *T. laccata* Lund. et Frey, *T. excisa* Schumm., *T. excisoides* Al., *T. trispinosa* Lund., *T. pribilofensis* Al., *T. subarctica* Al.) или мезофильные геобионты с тенденцией в сторону ксерофилии (*T. carinifrons* Holm., *T. crawfordi* Al., ? *T. katmaiensis* Al., ? *T. cineracea* Coq., *T. middendorffi* Lack., *T. stackelbergiana* Lack., *T. hirsutipes* Lack., *Nephrotoma lundbecki* J. Niels.), локализованные в более сухих и лучше прогреваемых летом биотопах тундры (склоны южной экспозиции, щебнистые россыпи и т. п.). Гелобионтов, включая условных гидробионтов, в арктическом комплексе менее половины видового состава. Сюда относятся все *Prionocera* и *Tipula* из подродов *Yamatotipula* (*T. moesta* Ried., *T. freyana* Ried.) и *Arctotipula* (*T. besselsi* O.-S., *T. ciliata* Lund., *T. salicetorum* Siebke), а предположительно также *T. convexifrons* Holm., *T. tumidicornis* Lund. и *T. glaucocinerea* Lund., обитающие на заболоченных участках моховой тундры. В целом арктический комплекс может быть охарактеризован как преимущественно мезофильно-ксерофильный. Судя по таксономическим и географическим связям большинства видов, входящих в состав этого комплекса, основой, за счет которой он сформировался, послужили, вероятно, с одной стороны, элементы палеарктической, а с другой — ангарской фаун. При этом и те и другие подверглись перестройке в направлении приспособления сначала к высокогорным, а далее к высокоширотным условиям существования, сопровождавшейся отбором более холодо- и засуховыносливых, во многих случаях темнопигментированных или короткокрылых форм. Геологический возраст арктического комплекса, по-видимому, позднеплиоценовый или даже плейстоценовый.

Из подчиненных групп, на которые можно подразделить арктический комплекс, основными являются:

циркумарктическая (рис. 136, 1 и 137, 1) — ареал охватывает высокие широты обоих полушарий (*Tipula lionota* Holm., *T. carinifrons* Holm., *T. besselsi* O.-S., *T. aleutica* Al., *T. crawfordi* Al., *T. arctica* Curt., *T. pribilofensis* Al.);

эуарктическая — ареал охватывает тундры северного варианта континента Евразии, а обычно также арктические острова, лишь редко распространяясь на лесотундру и тем более на северные районы тайги (*Prionocera serricornis*

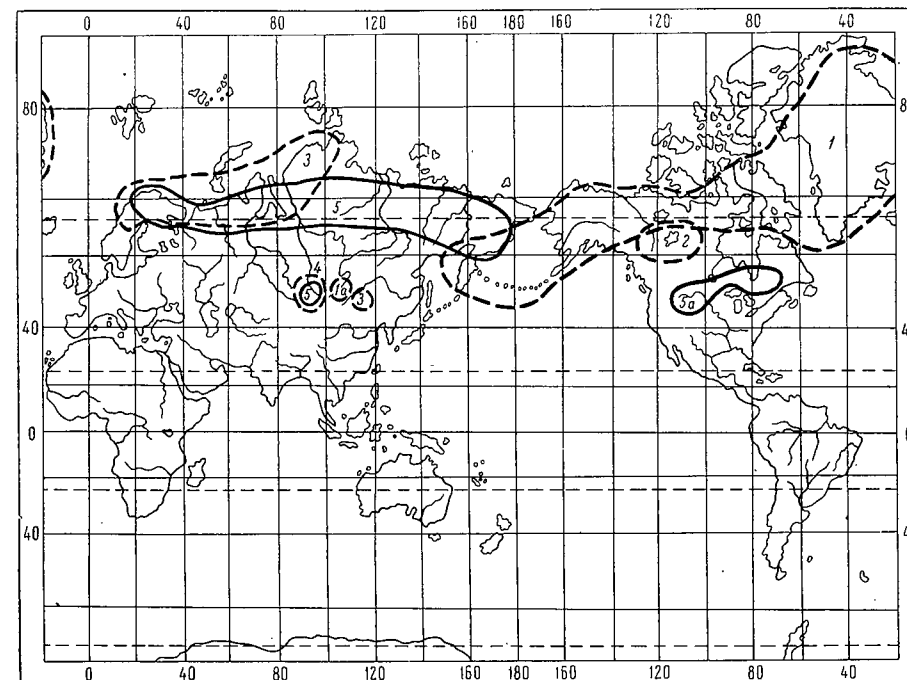


Рис. 137. Ареалы видов группы «besselsi» из подрода *Arctotipula* Al. рода *Tipula* L. (сплошная линия) и *T. (Lunatipula) trispinosa* Lund. (прерывистая линия).

1 — *T. (A.) besselsi besselsi* O.-S., 1a — *T. (A.) besselsi centrasiatica* Sav., 2 — *T. (A.) besselsoides* Al., 3 — *T. (A.) salicetorum* Siebke, 4 — *T. (A.) caliginosa* Sav., 5 — *T. (L.) trispinosa trispinosa* Lund., 5a — *T. (L.) trispinosa satyr* Al.

Ztt., *Tipula glaucocinerea* Lund., *T. convexifrons* Holm., *T. tristriata* Lund., *T. wrangeliana* Stack.);

субарктическая (рис. 136, 7) — ареал охватывает большую часть континентальной тундры, включая и лесотундру, а в отдельных случаях и крайний север таежной зоны, но обычно не распространяется на арктические острова (*Prionocera tjederi* Mnnhs., *P. recta* Tjed., *Tipula tumidicornis* Lund., *T. hirsutipes* Lack.);

арктомонтанная — ареал в основном, как в субарктической группе, но распространяется также на высокогорья Южн. Сибири, Монголии и отчасти Ср. Азии (список видов см. выше); северный (высокоширотный) и южный (высокогорный) участки ареала предположительно соединяются по меридиональным горным хребтам Вост. Сибири;

арктоберингийская — ареал в основном ограничен в восточном полушарии о-вом Врангеля, иногда Камчаткой и сев. Курилами, а в западном — северо-западной частью Аляски (*Tipula cineracea* Coq., *T. katmaiensis* Al., *T. subarctica* Al.).

При сопоставлении основных зоогеографических комплексов палеарктических долгоножек как ведущие, численно преобладающие и наиболее своеобразные по составу выделяются два: палеархеоарктический и средиземноморский. В обоих этих комплексах (особенно в первом) содержится, пользуясь метким выражением Бельшева (1960), то «коренное ядро» плезиморфных форм, за счет которых в процессе становления фауны Палеарктики сложились все остальные региональные зоогеографические комплексы и подчиненные им более мелкие группы, которые еще не успели за время своего развития настолько дифференцироваться, чтобы в свою очередь стать вторичными «ядрами» фаунообразования на достаточно высоком зоогеографическом уровне.

ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПАЛЕАРКТИЧЕСКОЙ ФАУНЫ

...ареалы большинства ныне живущих форм во множестве случаев обуславливаются ареалами третичными, являясь лишь незначительными их модификациями.

Семенов-Тянь-Шанский, 1936

Реконструкция путей формирования современной энтомофауны, являющейся результатом весьма длительного и достаточно сложного процесса эволюции энтомофаун прошлого, обычно очень осложняется недостатком или даже полным отсутствием соответствующих палеонтологических материалов. Это касается и долгоножек, достоверно известных в ископаемом состоянии почти исключительно из палеогеновых отложений. Из неогена, в котором в основном формировалась современная палеарктическая фауна, описаны лишь немногие виды семейства, а по четвертичному периоду таких данных практически нет. Таким образом, при нынешнем состоянии изученности ископаемых долгоножек историю становления фауны Tipulidae Палеарктики можно рассматривать только в гипотетическом плане, в наиболее общих и схематических чертах, исходя из современных ее зоогеографических особенностей и используя общие аналогии из палеофаунистики, палеофлористики и палеоклиматологии. При этом в качестве методической предпосылки можно исходить из правила постоянства экологической валентности видов, гласящего, что виды и группы, характерные для определенных ландшафтов или биотопов в настоящее время, были связаны с теми же ландшафтами и биотопами также в исторические времена по меньшей мере с кайнозоя (Wagner, 1936, 1954, 1958).

На надродовом и родовом таксономических уровнях корни современной фауны долгоножек следует искать, очевидно, еще в мезозое, когда во многих группах насекомых уже сформировались древние фаунистические комплексы, которые впоследствии сохранились на остатках Гондванского материка и послужили исходным материалом для формирования более молодых фаунистических комплексов Голарктики (Jeanel, 1940).

Возможно, уже в мелу, характеризовавшемся умеренно геократическим режимом и лишь слабо выраженной климатической и биогеографической зональностью земной суши (Синицын, 1962), широкое распространение получили долгоножки из родов *Dolichozeza*, *Tipula* и *Nephrotoma*, имеющих в настоящее время трансглобальные или близкие к ним ареалы, и представители ряда других родов (*Ctenacroscelis*, *Pselliophora* и др.), ареалы которых в дальнейшем подверглись редукции до уровня циркумтропических, палеотропических или ориентальных.

Более гумидный режим среднего и верхнего мела, по-видимому, способствовал расцвету долгоножек, а геологические события верхнего мела подготовили в северном полушарии исходные предпосылки к формированию сначала

третичной, а позже на ее базе — и современной фауны семейства. Именно в конце меловой эпохи, которая была одной из наиболее богатых прогрессивными изменениями во всей послекембрийской истории земли (Kossmat, 1936), произошла глубокая палеогеографическая перестройка, сопровождавшаяся усилением дифференциации земной суши на климатические и биогеографические зоны, некоторым похолоданием климата и, что особенно важно, вытеснением голосеменных растений быстро распространявшимися покрытосеменными, придавшими биоценозам принципиально новый характер. Например, на территории Сибирской платформы в верхнемеловую эпоху уже были широко распространены субтропические леса, в которых наряду с секвойями, соснами, елями и таксодиумом произрастали магнолии, лавры, платаны, эвкалипты и многие другие широколиственные породы, а позже и такие представители лесной флоры теплоумеренной зоны, как дуб и каштан. В конце меловой эпохи на северо-востоке Сибирской платформы леса, по Синицыну (1962), представляли собой как бы прообраз тех широколиственно-хвойных древесных формаций тургайского типа, которые получили в кайнозое широкое распространение сначала в восточной, а затем и в западной части Палеарктики. Исходя из правила «экологической валентности», можно предполагать, что с лесами этого типа в позднемеловую эпоху были биоценозически связаны и соответствующие фаунистические комплексы долгоножек, близкие по родовому и подродовому составу к анцестральным и наиболее архаическим элементам современного палеархеоарктического (японо-маньчжурского) фаунистического комплекса, начавшего формироваться в Вост. Азии с палеогена за счет таксономической перестройки экологически наиболее лабильных древних тропических и субтропических элементов.

Верхнемеловой характер флоры, а также теплый и влажный климат Сибирской платформы в начале палеогена говорят о том, что раннепалеоценовая фауна долгоножек, тут, очевидно, еще сохраняла свое субтропическое ядро, хотя в ней и должна была уже начаться перестройка в направлении вычисления более теплоумеренных комплексов, усилившаяся в верхнем палеоцене и эоцене в связи с некоторым похолоданием климата.

С окончательным вытеснением в олигоцене субтропической («полтавской») флоры в умеренных широтах Ангарского континента и заменой ее древней листопадной тургайской флорой, состоявшей в основном из буков, кленов, грабов, каштанов, дубов, вязов, гинкго, секвой, елей и болотных кипарисов (Криштофович, 1936, 1946, 1955), фауна большей части восточной Палеарктики приобрела, очевидно, типично палеархеоарктический характер. По таксономической структуре она была, вероятно, очень близка к современной фауне южн. Приморья, сев. и центр. Китая, Кореи, сев. и центр. Японии, отличаясь лишь большим видовым разнообразием, а также более высоким удельным весом реликтовых субтропических элементов в южных районах региона.

Кажется весьма вероятным, что в олигоцене в восточной части Палеарктики среди долгоножек должны были получить широкое распространение такие типично палеархеоарктические элементы, как некоторые виды *Ctenacroscelis*, многие виды *Indotipula*, *Tipulodina*, *Brithura* и *Pselliophora*, ряд видов подрода *Nesopeza* из рода *Dolichozeza* и подродов *Trichotipula*, *Formotipula*, *Nippotipula*, *Bellardina* и *Dendrotipula* из рода *Tipula*, видовые группы «*insulicola*», «*escaudata*», «*nova*», «*mutila*», «*cruciata*» и «*trifasciata*» из того же рода, некоторые видовые группы и виды из родов *Nephrotoma*, *Ctenophora*, *Tanyptera* и др. К олигоцену, очевидно, относится и проникновение в Вост. Азию через экваториальную Африку—Мадагаскар—Юго-Вост. Азию подрода *Acutipula* из рода *Tipula*, для которого Ангарский материк стал вторичным центром интенсивного видообразования и формирования ряда характерных для Палеархеоарктики видовых комплексов.

По аналогии с тургайской лесной растительностью олигоценовая фауна долгоножек, по-видимому, характеризовалась однородностью на большей части громадной территории Ангарского материка, проникая на севере его далеко

вглубь нынешней арктической Сибири, а на юге — до южн. Монголии, Джунгарии и южных районов Казахстана, куда в среднем олигоцене по речным долинам из Сибири проникали и широколиственные леса (Синицын, 1965).

Вместе с тем в связи с продолжавшимся похолоданием климата в олигоцене уже наметились и предпосылки к зональной дифференциации восточно-палеарктической фауны долгоножек. В частности, не исключено, что на севере Ангариды наряду с обогащением в среднем олигоцене местных лесов тургайского типа тополями, ивами, ольхами и другими более холодостойкими лиственными породами (Синицын, 1962) в фауне долгоножек тоже мог начаться аналогичный процесс, обусловивший изменение в биоценозах соотношения экологических элементов в сторону преобладания более холодостойких, послуживших в дальнейшем исходным материалом для формирования бореальной фауны.

Сходный процесс должен был иметь место также в горных районах Ангариды, которые в палеогене хотя и были еще значительно ниже, чем в неогене и тем более в четвертичном периоде, но в связи с начавшимся похолоданием климата, по-видимому, уже обнаруживали следы вертикальной ландшафтной дифференциации, обусловившей в верхнем поясе изменение флористического состава широколиственно-хвойных тургайских лесов в направлении преобладания хвойных (Васильев, 1944, 1966) и постепенного формирования горнотаежного ландшафта и связанных с ним энтомоценозов, в частности первичных элементов таежного (эубореального) комплекса долгоножек. В палеогеновой фауне Ангариды последний был первоначально локализован скорее всего в горных районах Южн. Сибири и Монголии, где и сейчас обитают наиболее примитивные его представители из подродов *Arctotipula*, *Angarotipula* и *Vestiplex* рода *Tipula*. Именно горы этого района Азии до сих пор сохранили, по Банникову (1954), и древнюю тайгу, и древнюю таежную териофауну.

Параллельно с южным центром и независимо от него формирование таежных элементов в палеогеновой фауне долгоножек Ангариды могло идти и на крайнем северо-востоке континента в районе Берингиды, где также существовал локальный центр развития тайги (Криштофович, 1932; Штегман, 1937; Hulten, 1961).

На протяжении большей части палеогена эволюция фауны Ангариды шла в тесном контакте с таковой Сев. Америки, что обеспечивалось существованием Беринговой суши, соединявшей оба континента еще со среднего мела (Kolbe, 1912). Несмотря на северное положение Берингиды, простиравшейся к югу не далее широты Командорских и Алеутских островов, климат ее южных районов в палеогене должен был быть достаточно теплым и влажным, а ландшафты — сначала субтропическими, а позже — теплоумеренными. С начала олигодена на Берингиде, вероятно, господствовали тургайские лесные формации, общие для Ангарского и Североамериканского континентов, в связи с чем между ними могло широко осуществляться взаимопроникновение теплоумеренных фаунистических элементов палеарктического типа. Именно в то время, вероятно, сложились восточноазиатско-североамериканские ареалы таких палеарктических групп долгоножек, как род *Oropeza* и подроды *Trichotipula*, *Nippotipula* и *Bellardina* рода *Tipula*, геологический возраст которых восходит по меньшей мере к палеогену.

Европейская фауна долгоножек развивалась в палеогене независимо от ангарской. Как известно, вплоть до олигодена взаимопроникновению между фауной и флорой обоих материков препятствовало существование такой географической преграды, как Тургайский залив Бореального моря, простиравшийся за Уралом меридионально на юг до Аральского моря (Серебровский, 1937).

В отличие от Сибири, в Европе на территории Фенносарматского щита в течение большей части палеогена продолжала господствовать термогигрофильная тропическая и субтропическая («полтавская») флора, которая заселяла также Центр. и Южн. Европу, представлявшие собою тогда архипелаг островов, омывавшихся теплым течением Гольфстрима (Пидопличко, Макеев, 1959).

Географическому характеру европейской палеогеновой флоры соответствовал и характер современной ей энтомофауны. Так, в конце эоцена и в начале олигодена в пределах нынешней Калининградской области обитали жесткокрылые из семейства Cupedidae, современный ареал которых охватывает в основном субтропические и тропические районы обоих полушарий. Вместе с ними в балтийском янтаре обнаружены примитивные жуки-рогачи из рода *Lamprima*, распространенного теперь лишь в Австралии, Новой Зеландии и Южн. Америке (Handlirsch, 1913). Тропической была в Европе и палеогеновая фауна долгоножек. Как уже отмечалось в палеонтологическом обзоре, в состав ее входили многие типично тропические роды, а трансглобальный род *Tipula* был представлен рядом архаических видов, которые позже вымерли, по-видимому, не оставив таксономически близких к ним форм не только в Палеарктике, но и вообще в мировой фауне.

С современной палеарктической фауной долгоножек палеогеновая фауна Европы не имеет практически почти никакой преемственной связи, если не считать отдельных элементов тропического и субтропического комплексов, которые в таксономически переработанном виде (например, виды *Dolichopeza*) могли сохраниться на западе Палеарктики и в послепалеогеновое время.

Формирование единой фауны долгоножек Евразии, являвшейся ближайшим прообразом современной, началось, по-видимому, на рубеже палеогена и неогена, который часто считают временем возникновения палеарктической фауны насекомых в целом (Арнольди, 1968, и др.).

Геологические события в позднем палеогене и раннем неогене привели к чрезвычайному распространению суши, которое вошло в историю земли как один из наиболее геократических периодов после триаса (Синицын, 1962). Регрессия эпиконтинентальных морей, усыхание многочисленных мелких водоемов и усиление орогенных процессов во второй половине олигодена повлекли за собой еще большую аридизацию, а смещение северного полюса с Аляски к западу — дальнейшее похолодание климата Евразии, что в свою очередь вызвало коренную перестройку органического мира в сторону выработки более сухо- и холодостойких экологических форм, близких к современным (Екман, 1935; Баранов, 1950; Табуния, Трофимов, 1964).

С усыханием в верхнем олигоцене Тургайского пролива Бореального моря открылся доступ в Европу для тургайской листопадной лесной флоры, а вместе с ней — для палеарктического комплекса долгоножек, что не замедлило сказаться на характере их европейской фауны. В отличие от начала олигодена, к концу его даже на юге Франции в фауне долгоножек уже преобладали умеренные и теплоумеренные элементы, а тропических почти не было (Theobald, 1937). Для синхронной фауны Ротта в Германии Штатц (Statz, 1943) тоже отмечает отсутствие тропических элементов и господство современных умеренно теплолюбивых родов типулоидных.

В миоцене, когда тургайская лесная растительность стала доминирующей почти во всей Палеарктике (Криштофович, 1956), достигнув на западе берегов Атлантики (Баранов, 1950), на Евразийском континенте, очевидно, уже существовала и единая трансконтинентальная типулоидная фауна, насыщенная, подобно флоре, общими с Вост. Азией и Сев. Америкой палеарктическими элементами. Можно думать, что по родовому и видовому составу она была близка к фауне, ныне населяющей крайний юг Палеарктической подобласти и смежные с ним районы Ориентальной области.

В связи с аридизацией климата, обусловленной сокращением акватории Тетиса и слиянием Фенносарматского щита с центрально- и южноевропейским архипелагом островов, с миоцена на западе Палеарктики наряду с расселением долгоножек палеарктического фаунистического комплекса началось, вероятно, и расширение к северу ареала умеренно ксерофильных элементов семейства. Особенно большую роль при этом сыграли виды подрода *Lunatipula* из рода *Tipula*, которые сформировались еще в неогене в аридных биотопах южных районов Древнего Средиземья, а в дальнейшем послужили исходным

материалом для бурного развития ксерофильных фаунистических комплексов Средиземноморской подобласти, а также приняли участие в эволюции современной фауны бореальной зоны. Одновременно с умеренными ксерофилами в миоцене в западную Палеарктику через Средиземноморье проникли и некоторые мезофильные элементы эфиопского происхождения, в частности подвид *Tipula* (s. str.).

Как и в палеогене, на протяжении всего миоцена палеарктическая фауна долгоножек развивалась на востоке в непосредственной и широкой связи с неарктической. На западе эта связь, осуществлявшаяся раньше посредством трансатлантической межконтинентальной суши, если и не совсем прекратилась в олигоцене, как это предполагает Симпсон (Simpson, 1946, 1947a, 1946b), то во всяком случае в раннем неогене могла осуществляться лишь на крайнем севере, что свело возможности взаимопроникновения фаун между Европой и Сев. Америкой до минимума, исключительно за счет наиболее специализованных и холодостойких видов семейства (Савченко, 1966a).

В основном палеархеоарктический характер фауна долгоножек лесной зоны Евразии сохраняла до конца неогена. Поскольку, однако, в нем уже шло постепенное обеднение тургайской древесной растительности за счет более тепло- и влаголюбивых элементов (Вульф, 1944), постольку этот процесс и не мог не повлечь в свою орбиту и долгоножек. Подготовленные всем предшествовавшим ходом развития, особенно глубокие изменения в их фауне должны были произойти в конце неогена, явившемся в палеоклиматическом и биогеографическом отношении тем переломным моментом в истории умеренных широт Евразии, с которого начался конечный этап перестройки поздне третичных флоры и фауны, приведший их к современному состоянию (Баранов, 1960; Верецагин, 1963).

Все нарастающие похолодание и аридизация климата, которым способствовали смещение области высокого барометрического давления с акватории северных морей на территорию сев.-вост. Азии и исчезновение трансатлантической суши, препятствовавшей доступу холодных вод высокоширотных морских бассейнов в Атлантику, а также мощные орогенезы на юге Азии (Пидопличко, 1951; Пидопличко, Макеев, 1959), уже в плиоцене привели к существенным изменениям в ботаническом составе и размещении третичной лесной растительности на большей части умеренной зоны Евразии, продолжавшимся и в плейстоцене.

В Центр. и Зап. Европе, где похолодание и аридизация ощущались в меньшей мере, шло прогрессивное изменение ботанического состава тургайских лесов в сторону преобладания более холодостойких лиственных пород и приближения их видового состава к широколиственным и смешанным лесам современного типа. На востоке Европы и в большей части Сибири кроме обеднения и перестройки видового состава тургайских лесов происходило и постепенное сокращение их ареала за счет увеличения площади смешанных и хвойных лесов таежного типа, существовавших в Сибири уже с раннего неогена (Вульф, 1944; Пидопличко, Макеев, 1952). Увеличение удельного веса хвойных пород в верхнем плиоцене по сравнению со средним отмечает, например, Никитин (1928) для территории Воронежской области, а Гринчук (1952) считает, что в нижнем плейстоцене тайга уже достигала Кавказа. По Ревердатто (1940), в средней Сибири в плиоцене таежные леса почти полностью вытеснили тургайские. В результате этих изменений еще в конце плиоцена флора европейской части Палеарктики по своему географическому и зональному размещению очень приблизилась к современной (Зеров, 1952), являющейся «более или менее модифицированной и обедненной флорой верхнетретичного периода» (Пачосский, 1924). Уместно отметить, что многие энтомогеографы считают современную фауну насекомых средней Европы тоже непосредственным дериватом раннеплейстоценовой (Kolbe, 1932) или даже плиоценовой фауны (Hogmazaqi, 1930), которая в дальнейшем уже не подвергалась какой-либо глубокой и принципиальной перестройке.

Не может быть сомнений в том, что трансформация лесной растительности в центральной зоне Евразии в конце третичного и в начале четвертичного периодов вызвала экологически адекватные изменения в палеарктической фауне долгоножек, большинство которых принадлежит к типичным обитателям лесных биоценозов. Сокращение ареалов и обеднение тургайской лесной растительности сопровождалось либо вымиранием наиболее термо- и гигрофильных форм долгоножек из биоценологических связанных с ней элементов палеархеоарктического комплекса, либо их локализацией на крайнем юго-востоке Палеарктики в пределах пынешней Палеархеоарктической подобласти, где они сохранились до сих пор. У ряда экологически более лабильных, но таксономически консервативных третичных видов семейства редукция ареалов привела к образованию более или менее резко выраженных меридиональных, а отчасти и широтных дизъюнкций, обусловленных локализацией их в отдельных, обычно далеко разобщенных рефугиумах с относительно благоприятными для переживания этих видов экологическими условиями. Так, из третичного палеархеоарктического комплекса долгоножек вычленился амфиарктический, представители которого кроме Вост. Азии сохранились также в более увлажненных районах Центр. и Зап. Европы, а некоторые — экстразонально и на возвышенных элементах рельефа промежуточной зоны (Карпаты, Подольско-Волинская, Донецкая, Среднерусская возвышенности, Южн. Урал, Алтай), где, по Лавренко (1927, 1930), в настоящее время еще произрастают остаточные элементы плейстоценовых или даже плиоценовых широколиственных лесов.

По аналогии с современной лесной растительностью бореальной зоны Евразии, вычленившейся автохтонно за счет древесных пород, существовавших в составе широколиственно-хвойных лесов третичного периода, в позднем плиоцене и раннем плейстоцене, параллельно с вымиранием одних и редукцией ареалов других влаго- и теплолюбивых элементов палеархеоарктического комплекса долгоножек, шло и вычленение из него основных элементов четвертичной бореальной фауны семейства. Именно так, вероятно, сформировалось ядро современных видов трансбореального и евросибирского зоогеографических комплексов, непосредственные генетические связи которых с палеархеоарктическим комплексом не вызывают сомнений. При этом анцестральные третичные формы современных трансбореальных и евросибирских видов семейства, приспособляясь к новым условиям существования, подвергались более или менее значительной таксономической переработке. Сохранившиеся в виде более примитивных палеархеоарктических форм лишь в широколиственных лесах крайнего востока Азии, на остальной территории Палеарктики они трансформировались соответственно в близкородственные викарные виды (например, в группе *Tipula variipennis* Mg.) либо в викарные таксоны подвидового ранга (*T. quadrivittata* Staeg., *Tanyptera atrata* L. и др.), представленные в современной фауне, с одной стороны, восточноазиатскими, а с другой — трансбореальными и евросибирскими расами.

Расширение в плиоцене в Сибири, а в начале плейстоцена — в Европе площади хвойных таежных лесов должно было сопровождаться расцветом и увеличением удельного веса в бореальной фауне таежного (эубореального) комплекса долгоножек. Вероятно, в это время, распространившись в умеренной зоне Евразии далеко к западу и югу, таежные элементы достигли горных районов Центр. Европы, а отсюда проникли и далее на Балканы, Кавказ и даже в Переднюю Азию. Одновременно продолжался обмен таежными элементами фауны между сев.-вост. Азией и Сев. Америкой, осуществлявшийся по Беринговой суше, существование которой по меньшей мере до позднего плейстоцена доказано биогеографически, геологически и океанографически (Hopkins, 1959). Этим путем сложились гларктические ареалы ряда эубореальных подвидов, видовых групп и видов, приобретенные позже, с образованием Берингова пролива, амфиоцифического характера.

К концу плиоцена и началу плейстоцена, когда континентальная Европа простиралась на запад гораздо дальше долготы Британских островов, а климат

ее был значительно суше современного (Пидопличко, Макеев, 1952; Пидопличко, 1954), может быть отнесено и дальнейшее распространение в северо-западной Палеарктике умеренно ксерофильных и мезофильных элементов средиземноморского происхождения, сохранившихся в дальнейшем тут экстразонально в неизменном виде (род *Lunaticipula*) или же подвергшихся таксономической перестройке и послуживших основой для формирования западнопалеарктического и западноевропейского комплексов долгоножек (некоторые *Tipula s. str.* и др.).

Ряд существенных изменений в облик четвертичной фауны долгоножек Палеарктики несомненно внесло плейстоценовое похолодание. Исходя из ортодоксальных гляциологических представлений, многие биогеографы считают, что оно было катастрофой, которая полностью или почти полностью уничтожила в Сев. и средней Европе раннечетвертичную фауну и флору в зоне прямого и косвенного влияния ледников (Friese, 1958; Warnescke, 1954, 1958), оттеснив их сильно обедненные остатки во временные рефугиумы на юге Европы, в Приуралье (Petersen, 1926) и даже в Сев. и Центр. Азию (Schmidt, 1946). По мнению этих биогеографов, в период наибольшего похолодания к югу от ледников в зоне шириной около 300 км, лежавшей примерно между Среднегерманскими горами и Дунаем, господствовала безлесная тундра, населенная высокоширотными фаунистическими и флористическими элементами (Reinig, 1937, 1950). Палеогеографически и палеонтологически более обоснованной кажется, однако, точка зрения других авторов, считающих, что во время плейстоценового похолодания резких смен фауны и флоры, а тем более их полной гибели в средней Европе не было, а имели место лишь те или иные изменения в их составе, вызванные некоторым смещением к югу границ естественных ландшафтных зон (Дорофеев, 1951; Зеров, 1951; Пидопличко, 1951; Пидопличко, Макеев, 1955). Не было в то время в средней Европе и полосы арктических тундр, хотя даже на Украину по периферии Беломорско-Балтийской морской трансгрессии, за счет которой скорее всего должно быть отнесено плейстоценовое похолодание, экстразонально проникали отдельные элементы высокоширотной флоры (полярная ива, полярная береза, дриада; Зеров, 1952), а вместе с ними и такие виды животных, как лемминги, песцы и северный олень (Пидопличко, 1954).

«Гляциальная» энтомофауна средней Европы также, по-видимому, сохраняла в основном свой раннечетвертичный характер. В среднем плейстоцене Бельгии обнаружены, например, не высокоширотные, а современные среднеевропейские виды жуков-жужелиц из рода *Carabus*, отличающиеся от ныне живущих только меньшими размерами и меланизированной окраской тела (Larouge, 1902), что говорит о несколько более холодном климате того времени по сравнению с современным. Вместе с тем в позднеплейстоценовую фауну Англии проникали и некоторые северноевропейские элементы, обитающие ныне только в районе Мурманска и Архангельска и даже в Вост. Сибири.

На плейстоценовую энтомофауну Сибири похолодание повлияло еще слабее, чем на европейскую, и по своему зоогеографическому характеру она, по-видимому, очень мало отличалась от современной (Rebel, 1931).

Весьма вероятно, что в фауне долгоножек лесной зоны Палеарктики в связи с плейстоценовым похолоданием произошли лишь незначительные изменения, проявившиеся главным образом в западной (европейской) части области и выразившиеся, с одной стороны, в усилении депрессивного состояния амфипалеарктического зоогеографического комплекса, а с другой — в дальнейшем расширении к югу ареалов зубореальных элементов, достигших гор Центр. и Южн. Европы, где нижняя граница местного горнотаежного пояса к этому времени должна была сместиться в предгорья или вовсе нивелироваться, сомкнувшись с южной границей равнинной тайги.

В период максимального плейстоценового похолодания далеко к югу, вероятно, проникли и некоторые высокоширотные и в частности арктомонтанные долгоножки, например виды группы *Tipula excisa* Schum. (Theowald,

Mannheims, 1962), достигшие в это время, подобно зубореальным элементам, гор средней и даже Южн. Европы и сохранившиеся впоследствии там экстразонально.

Важно отметить, что некоторые амфипалеарктические виды долгоножек пережили плейстоценовое похолодание не только в Центр. и Зап. Европе, но и в ряде районов Сев. Европы, включая Фенноскандию (например, *Stenophora miyamotoi* Tak. — даже у Полярного круга), где при условии сплошного оледенения и связанного с ним вымирания фауны они должны были бы исчезнуть.

Плейстоценовое похолодание должно было сопровождаться известной индивидуализацией фауны долгоножек западной и восточной Палеарктики, так как в этот период между ними снова возникла преграда в виде Западносибирского эпиконтинентального моря, временно изолировавшего Европу от Сибири (Черепанов, 1957). Возможно, что именно в связи с этим к концу плейстоцена завершилась начавшаяся еще на рубеже неогена и квартала долготная дифференциация ряда транспалеарктических видов долгоножек на викарные евросибирские и восточноазиатские географические расы, а также дальнейшая перестройка некоторых из этих рас в зоогеографически викарирующие видовые пары.

Другим результатом позднеплейстоценовой географической изоляции Европы от Азии явилось резко выраженное и весьма стабильное обеднение всей энтомофауны в целом (Lindroth, 1961) и фауны долгоножек в частности в Зап. Сибири, заливавшейся Западносибирским морем, и проявляющееся и по настоящее время в характерном для этого района Палеарктики своеобразном фаунистическом вакууме.

Обмен холодостойкими фаунистическими элементами между фаунами сев.-вост. Азии и сев.-зап. Америки, продолжавшийся в течение большей части плейстоцена, к концу его в связи с образованием на месте Беринговой суши морского пролива прекратился, что обусловило возникновение современной амфиоцифической дизъюнкции в ареалах ряда зубореальных, берингийских и высокоширотных видов долгоножек, а также тенденцию к дифференциации по обе стороны Берингова пролива нерезко выраженных географических рас.

С потеплением, наступившим и прогрессивно усиливавшимся в голоцене по мере отступления Беломорско-Балтийского морского бассейна к северу, в Европе началось и восстановление «прегляциальной» или во всяком случае структурно очень близкой к ней фауны долгоножек, которое по аналогии с другими группами насекомых (Petersen, 1926; Hormuzaki, 1930) шло, по-видимому, не столько за счет реэмиграции из отдаленных и частично проблематичных рефугиумов, сколько автохтонно за счет переживших плейстоценовое похолодание на месте экстразональных элементов, играющих несомненно очень большую (возможно, даже решающую) роль в эволюции фаун вообще (Чернов, 1968).

При этом в связи с изменением условий в сторону, благоприятную для более термофильных элементов, постплейстоценовое потепление должно было в первую очередь способствовать восстановлению ареалов амфипалеарктических, трансбореальных и евросибирских элементов, которое шло, по-видимому, как путем расширения, так и путем слияния рефугиумов, в которых эти элементы локализовались в период похолодания. В теплую и влажную субатлантическую фазу голоцена, когда широколиственные леса заходили в Европе на 500—600 (дуб) и даже на 1000 км (бук) северо-восточнее, чем теперь, особенно широко распространиться тут могли вновь амфипалеарктические элементы. Не исключено, что европейские участки их ареалов в то время по размерам значительно превосходили современные и вновь сузились лишь в ксеротермическую фазу голоцена.

С другой стороны, в силу тех же сдвигов постплейстоценовое потепление привело в средней Европе к все усиливавшейся депрессии таежных фаунистических и флористических элементов, а параллельно с ними, следовательно, и связанного экологически с таежными биоценозами относительно холодостойкого-

зубореального комплекса долгоножек. Отступая вместе с таежными формациями к северу, зубореальные элементы фауны Tipulidae постепенно локализовались в пределах современной таежной зоны европейского севера, а частично также в таежном поясе гор средней и Южн. Европы, в промежуточной же зоне в основной своей массе выпали, сохранившись лишь в широко разобщенных и крайне локальных экстразональных биотопах холодных сфагновых болот. Так, очевидно, в голоцене средней Европы сложились в одном случае крайне редуцированные по сравнению с плейстоценовыми современные ареалы зубореального комплекса долгоножек, а во втором, как это доказано палеонтологически на примере жужелицы *Amara alpina* F. (Henriksen, 1933), — и современные ареалы зубореомонтанных видов семейства. Для объяснения причин дизъюнкции в распространении последних нет надобности прибегать к гипотетическому оледенению, как это делает ряд биогеографов (Holdhaus, 1933; Székessy, 1936; Holdhaus, Lindroth, 1939; Mannheims, 1959, и др.).

В ксеротермическую фазу голоцена в Европе предположительно снова сократились ареалы амфибореальных видов долгоножек и достигли максимума разрывы в распространении зубореальных форм семейства. Некоторые из них при этом, возможно, вовсе исчезли из горнотаежных фаун, превратившись из зубореомонтанных в зубореальные элементы. Одновременно климатические условия ксеротермической фазы, очевидно, способствовали дальнейшему распространению на север Европы наиболее лабильных элементов средиземноморского происхождения.

Большую роль в формировании современной фауны долгоножек Палеарктики сыграли орогенные процессы, которые интенсивно протекали в Евразии не только в течение всего неогена, но и в антропогене, когда абсолютная высота гор Ср. Азии и Алтая возросла по сравнению с предшествовавшим периодом почти на 1000 м (Серебровский, 1937; Синецын, 1965).

За счет поднятия на большие высоты ряда палеарктических и древне-средиземноморских элементов, вероятно, еще в неогене сформировались горнолесные комплексы фауны долгоножек Гималаев, Кунь-Луна, Тянь-Шаня, Альп и других горных систем палеарктической Азии и Европы. В связи с дальнейшей поясной дифференциацией горных ландшафтов к концу неогена — началу антропогена должны были в основном сложиться и комплексы фауны открытых высокогорий — альпийских лугов, высокогорных степей и тундр, достигшие максимального развития в плейстоцене.

В период, предшествовавший плейстоценовому похолоданию, высокогорные комплексы долгоножек Южн. и юго-вост. Сибири, подобно таковым жуков-щелкунов (Черепанов, 1957), птиц (Тугаринов, 1929) и других групп животных, по-видимому, проникли на крайний север Сибири, послужив там базой для формирования типулидной фауны высокоширотных тундр, возникновение которых Толмачев (1932) относит к началу антропогена. Миграции, вероятно, способствовали некоторые меридионально расположенные хребты сев.-вост. Сибири, заходящие своими отрогами за Полярный круг (Куренцов, 1964а). Часть высокогорных элементов существует в тундрах Арктики в неизменном виде до сих пор (арктомонтанный комплекс), часть подверглась таксономической перестройке и трансформировалась в более молодые и высокоспециализованные формы (эуарктический и субарктический комплексы). В формировании арктических групп долгоножек в плейстоцене приняли, вероятно, участие и более холодостойкие элементы фауны третичных широколиственно-хвойных лесов, произраставших на крайнем севере Сибири до самого конца неогена (Толмачев, 1932; Сакс, 1947).

Как дериват фауны открытых высокогорий, непосредственно контактирующих, например, в юго-вост. Алтае со степями нижнего пояса гор и равнин, в конце неогена — начале плейстоцена в семиаридной зоне Южн. Сибири и Монголии сформировался весьма бедный и таксономически нечетко обособленный степной комплекс долгоножек, не получивший большого развития и распространения в Палеарктике. В Вост. Европе, где степная фауна долгоножек еще

беднее, чем в Сибири, аналогичный процесс шел синхронно за счет сниженно-горных элементов Средиземноморского происхождения (Савченко, 1966а).

Несмотря на то что зона пустынь и полупустынь северного полушария существует, по некоторым данным, по меньшей мере с палеогена (Пидопличко, Макеев, 1952) или даже с мела (Пидопличко, Макеев, 1959), соответствующие фаунистические комплексы долгоножек в Палеарктике так и не сложились, что связано несомненно с высокой гигрофильностью семейства в целом и его неспособностью адаптироваться к существованию в предельно аридных условиях. Образовавшийся тут фаунистический вакуум лишь частично заполняется немногими мезофильными видами семейства, локализованными в зоне пустынь и полупустынь почти исключительно в речных долинах на поливных землях (*Tipula orientalis* Lack., *Nephrotoma scalaris bispinosa* Al. и некоторыми др.).

Наоборот, в семиаридной зоне Средиземноморья в позднем неогене и плейстоцене развилась весьма богатая, таксономически и географически дифференцированная фауна Tipulidae, самобытность которой вполне оправдывает выделение этой части Палеарктики в самостоятельную зоогеографическую подобласть.

В том виде, в каком она оформилась в голоцене, фауна долгоножек Палеарктики в историческом аспекте может быть квалифицирована как непосредственное производное ангарской фауны, подвергшейся по сравнению с плейстоценом, с одной стороны, значительному обеднению и некоторой таксономической перестройке в направлении лучшего приспособления к дефициту тепла и влаги, а с другой — обогащенной на западе средиземноморскими элементами, но сохранившей на занятой ею территории (кроме крайнего юго-востока), лишь минимум гигрофильных и древних раннетретичных элементов тропического и субтропического происхождения. Эти особенности ее наиболее четко проявляются в западнопалеарктической фауне, которую в связи с этим нельзя считать только придатком ангарской, как это делал Кольбе (Kolbe, 1912) на основании изучения распространения жесткокрылых.

После того как в голоцене климат и очертания Евразийского материка приблизились к современным (Серебровский, 1937; Сакс, 1947; Куренцов, 1966б), палеарктическая фауна долгоножек, очевидно, стабилизировалась и не претерпела больше глубоких изменений. Изменения сводились в дальнейшем преимущественно к незначительным смещениям зон распространения и колебаниям численного соотношения различных зоогеографических элементов в биоценозах в связи с периодическими колебаниями климата, а в историческую эпоху — со все усиливавшимся влиянием антропогенного фактора. Антропогенный и климатический факторы, очевидно, предопределяют и возможные перспективы изменений палеарктической фауны долгоножек, причем доминирующей тенденцией будет ее нарастающее качественное и количественное обеднение.

Между основными требованиями долгоножек к среде обитания и результатами активного влияния на последнюю хозяйственной деятельности человека существует острый антагонизм. Культурное лесное хозяйство, исключаяе саму возможность сохранения перестойных деревьев, продолжительного захлывания лесов буреломом и разлагающимися отходами лесопромышленных работ, создает крайне неблагоприятные условия для жизни сапроксилобионтных долгоножек из рода *Tipula* и из подсемейства Stenophaginae. В результате осушения заболоченных земель, мелиорации лугов и тщательной обработки всех пахотных земель создаются неблагоприятные условия существования для многих видов из родов *Tipula*, *Nigrotipula* и *Nephrotoma*, в частности таких вредителей растений, как *Tipula paludosa* Mg., *T. czizeki* de Jong, *Nigrotipula nigra* L. и *Nephrotoma scalaris* Mg. Очень неблагоприятно, иногда даже фатально отражается на долгоножках обработка насаждений органическими инсектицидами, практикуемая в борьбе с вредными насекомыми в лесах, парках и садах (Савченко, 1966а).

Из естественных факторов определенные отрицательные изменения палеарктической фауны долгоножек должна обусловить перманентная аридизация

климата, которая происходила не только в геологическом прошлом, но, по-видимому, продолжается и теперь (Благовещенский, Марков, 1938), чему часто способствует своими хозяйственными мероприятиями и человек. Весьма вероятно, что именно за счет усиливающейся аридизации климата следует отнести редукцию ареала палеарктического комплекса долгоножек, которую в ряде работ отмечает для всей энтомофауны Дальнего Востока Куренцов (1959, 1964б и др.). Прогрессивное потепление климата, наблюдаемое в северном полушарии в течение последних 40—50 лет (Берг, 1938; de Worms, 1958), тоже, вероятно, вызовет изменения в соотношении различных экологических элементов в локальных фаунах долгоножек, способствуя сокращению ареалов эубореальных и, наоборот, расширению к северу ареалов средиземноморских и других теплолюбивых видов семейства, как это, например, уже зарегистрировано у чешуекрылых (de Worms, 1958; Warnecke, 1961).

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФАУНЫ СССР

В отношении фауны долгоножек территория СССР исследована неравномерно: европейская часть лучше азиатской, а север лучше юга. Несмотря на это, уже можно дать общую характеристику фауны долгоножек как в целом по Союзу, так и для отдельных регионов.

До сих пор в СССР обнаружены представители всех трех подсемейств и 12 (22%) из 54 известных родов долгоножек. Как и в мировой фауне, количественно преобладают подсемейство Tipulinae и род *Tipula*, на долю которых приходится соответственно 93 и 73% от всех видов семейства в региональной фауне.

Эндемичных родов долгоножек в СССР нет. В нашей фауне представлены лишь всесветно или почти всесветно распространенные роды семейства (*Dolichopeza*, *Tipula*, *Nephrotoma*), а также роды, распространение которых ограничено умеренными широтами Старого и Нового Света (*Prionocera*, *Nigrotipula*, *Dictenidia*, *Phorocentia*, *Ctenophora*). Из тропических родов на крайний юго-восток Советского Союза из Ориентальной области проникают лишь роды *Tipulodina*, *Indotipula* и *Pselliophora*, которые, однако, не характерны для фауны СССР. Другие тропические и, в частности, ориентальные роды, распространенные на крайнем юго-востоке Палеарктики и накладывающие характерный отпечаток на фауну Палеарктической подобласти (*Ctenacroscelis*, *Brithura*), не достигают границ Советского Союза.

Из 24 известных палеарктических подродов рода *Tipula* в СССР зарегистрировано 22 (92% от общего числа). Это главным образом голарктические и палеарктические подроды, среди которых нет ни одного эндемичного для Советского Союза.

Число видов долгоножек, обнаруженных в СССР, по последним подсчетам приближается к 400.⁵ Оно несколько меньше, чем Маннгеймс (Mannheims, 1951) указывает только для западной части Палеарктики (свыше 400) и примерно вдвое больше, чем Ву (Wu, 1940) и Исида (Ishida, 1955, 1956) приводят для палеарктических районов Китая и Японии (соответственно 175 и 176 видов).⁶

Если учесть, насколько территория СССР обширнее и разнообразнее в ландшафтном отношении, чем упомянутые выше территории, то его фауну долгоножек следует считать относительно бедной. В дальнейшем можно ожидать некоторого количественного прироста ее за счет обнаружения новых видов семейства в менее изученных южных (Кавказ) и восточных (Приморье, Камчатка) районах страны; но и при этом положение едва ли существенно изменится.

⁵ В это число включены и виды семейства, описанные с территории СССР или впервые найденные тут после выхода в свет предыдущих выпусков настоящей монографии (см. Лупова, Савченко, 1966; Савченко, 1964в, 1964г, 1965а, 1966в, 1966с, 1968д, 1969а, 1969б; Савченко, Виолович, 1967, и др.).

⁶ Количество найденных в палеарктическом Китае видов ныне приближается к 200.

Относительная бедность региональной фауны долгоножек объясняется, очевидно, в первую очередь континентальностью значительной части территории СССР, исключающей возможность существования тут многих видов этого преимущественно гигрофильного семейства.

Эндемичных видов долгоножек в целом по СССР известно около 140, т. е. около 35% от всего учтенного состава фауны. В западной части Палеарктики количество эндемиков достигает ориентировочно 200 (около 45%), в палеарктической части Японии — 98 (около 55%) и в палеарктическом Китае — 160—165 видов (около 80—82%). Таким образом, и по степени эндемизма фауна СССР значительно уступает фаунам периферийных районов Палеарктики, где своеобразию видового состава семейства способствует большая протяженность территорий с влажным климатом.

О количестве видов долгоножек, зарегистрированных в различных районах СССР, ориентировочное представление дает помещенная ниже табл. 30. Следует, однако, иметь в виду, что приведенные данные в ряде случаев (отмечены*) характеризуют не столько сравнительное богатство местных фаун, сколько степень их изученности. Это касается центрально-черноземных областей, Поволжья, Приуралья и Новосибирской области РСФСР, а также Молдавии и среднеазиатских республик, где фауна долгоножек еще ждет своих исследователей.

Ориентировочно в европейской части СССР количество видов долгоножек убывает с запада на восток и с севера на юг, снова возрастая на Кавказе, расположенном в пределах Средиземноморского центра обилия семейства. Беднее всего долгоножками Зап. Сибирь, где своеобразный фаунистический вакуум отмечен и в других группах насекомых, в частности у браконид (Теленга, 1952). С продвижением на северо-восток и восток Сибири видовое разнообразие долгоножек снова возрастает, достигая максимума в южных районах Дальнего Востока, расположенных в пределах восточнопалеарктического центра обилия семейства. В Ср. Азии долгоножек больше на севере и востоке (юго-вост. Казахстан, Киргизия, Таджикистан), где значительные площади занимают горные ландшафты, и намного меньше на западе и юго-западе (Узбекистан, Туркмения), где господствуют пустынный и полупустынный ландшафты. Численное распределение видов семейства на территории Советского Союза хорошо увязывается с режимом влажности. Из сопоставления показателей, приведенных в табл. 30, наглядно видно, что фауна долгоножек значительно богаче в гумидных, чем в аридных зонах страны. Термический режим играет при этом, очевидно, подчиненную роль. В качестве подтверждения приведем Приморский край, где, несмотря на дефицит тепла, обилие летних муссонных осадков способствует существованию весьма богатой фауны долгоножек, тогда как в более теплой, но очень сухой Ср. Азии она сильно обеднена. В Якутии, хотя на ее территории и находится абсолютный полюс холода, встречается гораздо больше видов долгоножек, чем, например, в теплых, но сухих (максимальный индекс увлажнения 0.7—0.9) Причерноморских степях.

Исключением из общего правила является, по-видимому, Зап. Сибирь, где причины бедности фауны долгоножек следует искать, очевидно, не в современном гигротермическом режиме, который для них достаточно благоприятен, а в относительной геологической молодости этой территории и обусловленном ею однообразии ландшафтов и биотопов.

В связи с крайними климатическими условиями, краткостью вегетационного периода и ограниченными трофическими возможностями очень бедная видами фауна долгоножек населяет высокие широты СССР. Так, по нашим подсчетам, в западном секторе советской Арктики на Новой Земле до сих пор достоверно найдено всего 9, а в восточном секторе на острове Врангеля — 6 видов долгоножек.

За исключением окраинных территорий, где в соответствии с их географическим положением преобладают арктические, средиземноморские, центрально-азиатские или палеарктические зоогеографические элементы, в фауне боль-

Таблица 30

Численное распределение долгоножек на территории СССР

Республика, край область	Индекс увлажнения (условный баланс влаги) ¹		Количество видов	
	min	max	абс.	в %
Прибалтийские ССР РСФСР:	1.0—1.1	1.5—1.8	78	19.5
Мурманская обл.	1.2—1.4	1.5—1.8	40	10.0
Архангельская обл.	1.1—1.4	1.4—1.9	50	12.5
Коми АССР	1.2—1.5	1.7—1.8	54	13.5
Ленинградская обл.	1.1—1.4	1.8—2.4	79	19.8
Калининская обл.*	1.2—1.6	1.7—2.0	11	2.8
Московская обл.	1.2—1.4	1.5—1.9	41	10.3
Воронежская обл.*	0.6—1.0	1.0—1.4	17	4.3
Краснодарский край	0.5—1.1	1.7—4.6	36	9.0
Ставропольский край	0.6—1.1	1.5—2.5	40	10.0
Свердловская обл.*	1.1—1.8	1.5—2.2	12	3.0
Новосибирская обл.*	1.0—1.4	1.1—1.6	25	6.3
Алтайский край	Нет данных		69	17.3
Красноярский край	0.8—1.3	1.2—1.6	54	13.5
Тувинская АССР	0.0	0.3—0.6	67	16.8
Иркутская обл.	0.8—1.8	1.1—2.3	53	13.3
Якутская АССР	0.5—1.0	0.8—1.4	61	15.3
Амурская обл.	1.2—1.4	2.1—2.7	66	16.5
Приморский край	1.3—2.0	2.1—3.1	86	21.3
Магаданская обл.*	1.6—3.4	1.6—5.2	28	7.0
Сахалинская обл.:				
Сахалин ²	0.9—1.3	2.5—2.6	62	15.5
Курилы	1.3	2.9	60	15.0
Камчатская обл. ³	0.9—2.1	1.6—2.6	48	12.0
БССР*	1.0—1.6	1.6—2.1	31	7.8
УССР ⁴	0.8—3.2	1.5—5.1	119	29.8
Грузинская ССР	0.5—3.1	1.2—6.6	47	11.8
Армянская ССР*	0.2—0.8	1.4—2.1	30	7.5
Азербайджанская ССР	0.1—1.2	0.7—5.2	37	9.3
Казахская ССР	0.0—1.0	0.1—3.4	44	11.0
Киргизская ССР*	0.2—0.9	1.0—2.0	26	6.5
Узбекская ССР*	0.0—0.1	0.3—2.3	19	4.8
Туркменская ССР*	0.0	0.5—2.3	11	2.8
Таджикская ССР*	0.0—0.1	0.4—1.0	27	6.8

¹ См. «Мировой агро-климатический справочник», Л.: М., Гидрометиздат, 1937, с. 70—139, 144—145.² Включая о-в Монерон.³ Включая Корякский нац. окр. и Командорские острова.⁴ Без степной зоны; максимальные показатели увлажнения касаются Карпат.

шей части СССР господствуют широко распространенные бореальные виды долгоножек. Количество их превышает 170, составляя около 43% от всего состава фауны. На долю средиземноморского элемента в среднем по Советскому Союзу приходится всего 13% (52 вида), на долю центральноазиатского и арктического — лишь по 8% (примерно по 30 видов). В этих случаях наблюдается почти прямая пропорциональность между удельным весом отдельных зоогеографических комплексов и размерами заселенных ими территорий. Исключением составляет палеарктический комплекс, который, заселяя сравнительно ограниченную территорию, в то же время насчитывает 98 видов, т. е. около 25% от их общей численности в фауне СССР. По-видимому, это обусловлено отчасти исключительным богатством и таксономическим разнообразием палеарктического комплекса, главным же образом той большой ролью, которую он сыграл в процессе формирования фауны умеренных широт Евразии в целом.

Фауна долгоножек Советского Союза характеризуется следующими основными особенностями.

Север европейской территории (Lackschewitz, 1936), куда относятся Мурманская и Архангельская области, Коми АССР и север Карелии, заселяет фауна несколько обедненного фенноскандинавского типа, очень близкая к таковой северных районов Финляндии (Mannheims, 1954a, 1963a, 1963c, 1965b, 1965c, 1967b, 1967c), Швеции и Норвегии (Tjeder, 1955, 1965). Всего тут отмечено 77 видов семейства, из которых лишь *Tipula octomaculata* Sav. может условно считаться эндемом или субэндемом, остальные же имеют широкое интра- и интразональное распространение.⁷

Поскольку на большей части территории преобладают хвойные леса северного типа, то эдификаторами в местной фауне долгоножек служат эубореальные и эубореомонтанные элементы, связанные экологически с таежными биоценозами. Первые представлены тут 5 (7%), вторые — 12 видами (16%). К числу первых относятся *Tipula hortensis* Mg., *T. kaisilai* Mnnhs., *T. transbaicalica* Al., *T. subexcisa* Lund. и *Phoroctenia vittata* Mg., к числу вторых — *Tipula limbata* Ztt., *T. invenusta* Ried., *T. gimmerthali* Lack., *T. macrocera* Ztt., *T. interserta* Ried. и *T. subnodicornis* Ztt., а также *T. luridirostris* Schum., *T. crassicornis* Ztt., *T. circumdata* Siebke, *T. bistilata* Lund., *T. limitata* Schum. и *Nephrotoma tenuipes* Ried.

С продвижением на север происходит обеднение фауны бореальными элементами, большинство которых заходит из тайги лишь на южные окраины тундры, и замещение их тут сначала арктомонтанными и субарктическими, а на побережье и островах Баренцева моря — и эуарктическими элементами. Хотя тундрами на территории занята значительно меньшая часть площади, чем тайгой, арктических видов долгоножек в ее фауне даже больше, чем эубореальных и эубореомонтанных, — суммарно 21 (28% от общего числа).

В зоогеографическом отношении типулидная фауна территории является, следовательно, двойственной: на юге типично бореальной, на севере — арктической. Из арктомонтанных видов для нее характерны *Tipula excisa* Schum. и *T. excisoides* Al., из субарктовых и эуарктовых — *Prionocera lapponica* Tjed., *P. serricornis* Ztt., *Tipula convexifrons* Holm., *T. moesta* Reid., *T. freyana* Lack., *T. lionota* Lund., *T. aleutica* Al. (= *lackschewitzii* Mnnhs.), *T. tumidicornis* Lund., *T. postposita* Ried., *T. middendorffi* Lack., *T. cinereocincta* Lund., *T. carinifrons* Holm., *T. stackelbergiana* Lack., *T. tristriata* Lund., *T. arctica* Curt., *T. laccata* Lund., *T. trispinosa* Lund. и *Nephrotoma lundbecki* J. Niels.

В долготном направлении численность арктических элементов в пределах европейской тундры к западу снижается, а к востоку возрастает, что, очевидно, обусловлено отепляющим влиянием Гольфстрима на западные районы.

В качестве широко распространенных азональных и интерзональных видов долгоножек на территории (в ее бореальной части) зарегистрированы:

транспалеарктический *Nephrotoma cornicina* L.;
 трансбореальные *Prionocera subserricornis* Ztt., *P. proxima* Lack., *P. turcica* F., *Tipula luteipennis* Mg., *T. melanoceros* Schum., *T. solstitialis* Westh., *T. pruinosa* Wied., *T. czizeki* de Jong, *T. unca* Wied., *T. pseudohortensis* Lack., *T. scripta* Mg., *T. lunata* L., *T. juncea* Mg., *Nephrotoma scurra* Mg., *N. aculeata* Lw., *N. lunulicornis* Schum., *Tanyptera atrata* L. и *T. nigricornis* Mg.;
 евросибирские *Tipula autumnalis* Lw., *T. obsoleta* Mg., *T. couckeii* Tonm., *T. julvipennis* Deg., *T. variipennis* Mg., *T. affinis* Schum., *Ctenophora guttata* Mg. и *Prionocera pubescens* Lw.;

западнопалеарктический *Tipula lateralis* Mg.;
 европейские *T. signata* Staeg., *T. truncorum* Mg., *T. nubeculosa* Mg., *T. rubripes* Schum. и *T. vernalis* Mg.;
 западноевропейские *T. pagana* Mg., *T. hortulana* Mg. и *Nephrotoma maculata* Mg.

⁷ В соответствии с этимологическим значением приставок терминами интер-, интра- и экстразональный в настоящей работе обозначаются внутри-, меж- и внезональные зоогеографические элементы.

Очень характерны для территории малочисленность западноевропейских и полное отсутствие центральноевропейских и экстразональных, в частности амфипалеарктических видов долгоножек, известных из Финляндии и из более южных районов европейской части СССР.

Северо-запад европейской территории (Штакельберг, 1951, 1965), включающий южные районы Карельской АССР, Ленинградскую, Новгородскую, Вологодскую, Псковскую и Калининскую области РСФСР, характеризуется довольно богатой фауной долгоножек (89 видов, или 22.3%). На фоне основного ядра из перечисленных выше и ряда других, мало характерных в зоогеографическом отношении интерзональных видов семейства, общих для большей части бореальной Европы и Сибири, в местной фауне долгоножек наблюдаются: 1) полное выпадение всех типично арктических элементов, 2) некоторое уменьшение числа и сокращение территории обитания зубореальных и зубореомонтанных элементов; а также появление 3) центральноевропейских и 4) амфипалеарктических элементов; 5) увеличение числа более южных бореальных элементов, связанных с зоной смешанных лесов. Из зубореальных видов долгоножек, встречающихся севернее, здесь уже отсутствуют *Tipula kaisilai* Mnnhs.; нет тут, по-видимому, и зубореомонтанного *T. crassicornis* Ztt.; (хотя он и был указан Остен-Сакеном (1857) для Ленинградской обл., но последние исследования не подтвердили эти указания). Остальные зубореальные и зубореомонтанные виды локализованы преимущественно в северных таежных и смежных с ними районах территории, а к югу численно убывают.

Амфипалеарктические элементы представлены в нашей фауне тремя видами: *Nephrotoma parvirostris* Al., *Tipula mutila* Wahlgr. и *T. wahlgreni* Lack. Первый из них имеет сплошной ареал лишь в Вост. Азии (Савченко, 1973), другие, будучи распространены отдельными пятнами также в сев.-зап. Европе, восточнее появляются вновь лишь на Алтае (Савченко и др., 1972) и южных островах Курильской гряды (Савченко, 1970а).

Очевидно, в связи с увеличением удельного веса лиственных пород в древесных насаждениях на северо-западе европейской территории возрастает количество трофических связанных с ними сапротоксиобионтных форм долгоножек. Для примера приведем *Ctenophora flaveolata* F. и *C. pectinicornis* L., которые севернее отсутствуют.

Из других видов семейства, связанных биоценотически с зоной смешанных и лиственных лесов, на территории отмечены западнопалеарктический *Tipula maxima* Poda; евросибирский *T. irrorata* Mcq.; европейские *T. caesia* Schum., *T. marginata* Mg. и *T. pseudovariipennis* Cz.; центральноевропейские *T. tenuicornis* Schum. и *T. fenestrata* Schum.; западноевропейские *T. pabulina* Mg. и *Nephrotoma flavescens* L. Характерно также появление тут нескольких умеренно ксерофильных видов семейства (например, *Tipula peliostigma* Schumm. и *T. fascipennis* Mg.), хотя и имеющих трансевропейское распространение, но принадлежащих к типично средиземноморским группам.

Все виды с южными и юго-западными географическими связями осредоточены в основном на юге рассматриваемой территории. Для некоторых из них (например, *T. pabulina* Mg. и *T. pseudovariipennis* Cz.) северная граница распространения проходит здесь примерно на широте Лужского района Ленинградской обл. Единственным эндемом (или субэндемом) местной фауны является *T. stenostyla* Sav., описанный по одному самцу с юга Ленинградской обл. В целом фауна долгоножек северо-западной территории очень близка к фауне южных районов восточной Фенноскандии и может рассматриваться как ее вариант, обедненный за счет уменьшения удельного веса западноевропейских элементов.

Запад европейской территории (Lackschewitz, 1923, 1925, 1927; Кипенварлиц, 1939) — Прибалтийские республики и Белоруссия — как по числу найденных тут видов долгоножек (79, или 20% от общего числа), так и по их составу мало отличается от северо-запада. Специфика фауны проявля-

ется лишь в еще более четко выраженной тенденции к уменьшению количества зубореальных и зубореомонтанных видов семейства и к увеличению числа западноевропейских.

Как и на северо-западе, зубореальные и зубореомонтанные элементы встречаются тут преимущественно в северных прибалтийских районах и лишь немногие, например *Tipula luridirostris* Schum. и *Nephrotoma tenuipes* Ried., также в пределах БССР, где их распространение имеет, однако, не сплошной, а очаговый характер и ограничено экстразональными биотопами типа плохо прогреваемых болот (Савченко, Запольская, 1968).

Западноевропейский комплекс долгоножек пополяется здесь двумя видами — *Tipula staegeri* P. Niels. и *Nephrotoma guestfalica* Westw., встреченными первый в Латвии (Лакшевиц, 1936в), а второй — в Белоруссии (Савченко, 1968), и не обнаруженными больше нигде в СССР. Из амфипалеарктических элементов в дополнение к *Tipula mutila* Wahlgr. и *T. wahlgreni* Lack. в Прибалтике зарегистрирован еще *Nephrotoma lamellata* Ried., имеющий сплошной ареал в Вост. Азии, а на западе ее и в Европе встречающийся лишь в немногих, широко разбросанных очагах. Умеренно ксерофильные элементы со средиземноморскими географическими связями представлены так же, как и на северо-западе.

Юго-запад европейской территории (Савченко, 1966а), включающий лесную и лесостепную зоны Украинской ССР,⁸ — самый богатый долгоножками (114 видов, или 28%) из всех европейских районов Советского Союза. Особенно выделяются в этом отношении Карпаты, где и географическое положение, и оптимальный режим увлажнения, и многообразие биотопов, обусловленное их дифференциацией по вертикальным поясам, создают исключительно благоприятные предпосылки для сосуществования самых разнообразных зоогеографических элементов (Савченко, 1966д).

Карпаты — единственное место в СССР, где в верхнем поясе хребта Черногоры среди криволесья (заросли карликовой сосны *Pinus mughus*) и на субальпийских лугах-полонинах встречаются такие типично альпийские виды долгоножек, как *Tipula goriziensis* Str. и *T. subpruinosa* Str., широко распространенные в Альпах. В этом же поясе, после большого широтного разрыва в их ареалах, снова появляются арктомонтанные *T. excisoides* Al. и *T. excisa* Schum.; последний представлен тут особой центральноевропейской расой *T. excisa cinerea* Str.

В криволесье и ниже, в верхней части горнотаежного пояса Карпат, обычны сниженно-альпийские *T. subsignata* Lack., *T. crassiventris* Ried. и *Nephrotoma austriaca* Al., а также большинство (исключение — *Tipula interserta* Ried. и *T. bistilata* Lund.) зубореомонтанных видов семейства, характерных для севера и северо-запада европейской территории СССР. К ним добавляются здесь также зубореомонтанные виды долгоножек, как *T. saginata* Berggr., *T. benesignata* Mnnhs., *T. alpium* Berggr. и *T. pallidicosta* Pierre, известные из Фенноскандии и некоторых других горных районов Сев. Европы, но еще не найденные на севере СССР.

В смешанных и широколиственных лесах нижнего пояса Карпат обитает ряд характерных западно- и центральноевропейских видов, включая *T. decipiens* Cz., *T. nervosa* Mg., *T. bidens* Berggr., *T. flavolineata* Mg., *Nephrotoma quadrifaria* Mg. и некоторых других. Только отсюда известен амфипалеарктический *T. apicispina* Al., описанный с Дальнего Востока. Со стороны Венгерской равнины в пределы Закарпатья заходят некоторые восточноевропейские виды, в том числе *T. soosi* Mnnhs. и *T. truncata* Lw.

Отличаясь большой мозаичностью, фауна Украинских Карпат представляет собой как бы слепок фенноскандинавской фауны, перенесенной далеко на юг

⁸ Сюда следовало бы включить и облесенные Кодры Молдавской ССР, но по их типу ландшафта, к сожалению, нет данных.

и обогащенной рядом альпийских, западноевропейских, центральноевропейских и даже средиземноморских элементов. По своему составу она очень близка к типулидной фауне чешских Татр (Slipka, 1948, 1950b, 1951) и Румынских Карпат (Erhan, Theowald, 1961), что обусловлено, по-видимому, общностью их происхождения.

Ряд зубореомонтанных (*T. benesignata* Mnnhs.), сниженноальпийских (*T. crassiventris* Ried.), западно- (*T. oleracea* L., *T. bidens* Bergr., *Nephrotoma quadrifaria* Mg.) и центральноевропейских (*T. tenuicornis* Schum.) видов долгоножек еще встречается на Подольско-Волынской возвышенности; некоторые из них даже достигают ее восточных окраин, расположенных по периферии Киевской, Кировоградской и Одесской областей. Далее к востоку Украины происходит быстрая и далеко идущая «нейтрализация» типулидной фауны, выражающаяся в почти полном выпадении из нее перечисленных выше характерных видов, которые лишь как исключение (*T. oleracea* L., *T. tenuicornis* Schum.), достигают среднего течения Днепра, а на его левобережье практически уже отсутствуют.

В Приднепровской низменности, особенно в левобережных районах, фауна долгоножек состоит почти исключительно из широко распространенных интерзональных элементов. Несколько разнообразят ее немногочисленные средиземноморские (*T. soosi* Mnnhs., *T. borysthenica* Sav.) и степные виды (*T. lucifera* Sav., *Nephrotoma rossica* Ried.), проникающие с юга по долинам рек почти до границ Полесья. Интересно, что на востоке территории в пределах Донецкой возвышенности, очевидно как реликты, вновь появляются отдельные «западные» виды (например, центрально-европейский *Tipula tenuicornis* Schum.), связанные тут экологически с балочными гребнями лесами.

По уровню эндемизма (менее 1%) фауна долгоножек юго-запада не превосходит остальной части европейской территории СССР. Единственным эндемиком является, по-видимому, *T. scythica* Sav. из района Каневской дислокации (среднее Приднепровье), который не имеет во всей Палеарктике ни одного близкородственного вида, кроме *T. jutlandica* Niels. из Дании (Савченко, 1952а). Крайняя таксономическая обособленность дает основания видеть в *T. scythica* и *T. jutlandica* палеоэндемиков. Считавшийся эндемичным для Украины карпатский *T. simulans* Sav. в последнее время обнаружен в Чехословакии (Мартинковский, личное сообщение). Подобно *T. hemiptera* Mnnhs. он, очевидно, эндемичен для всех Карпат, а не только для юго-запада СССР.

Центр и восток европейской территории (Федченко, 1862, 1892; Колосов, Попов, 1932), охватывающие в пределах РСФСР большую часть Восточно-Европейской равнины и Приуралья, характеризуются мало своеобразной фауной долгоножек, во многом напоминающей фауну восточных лесных районов УССР. Здесь распространены преимущественно интерзональные «фоновые» виды семейства с примесью тех же степных форм, что и в лесостепи Украины, с той лишь разницей, что некоторые из них (например, *Nephrotoma rossica* Ried.) проникают тут гораздо дальше к северу, почти достигая южных границ тайги. Средиземноморские элементы сюда, по-видимому, вообще не заходят. Экстразональные виды семейства с резко выраженным дизъюнктивным типом распространения локализованы на территории в районах максимальных поднятий рельефа. Таковы, например, амфиалеарктический *Nephrotoma lamellata* Ried., найденный на Валдайской возвышенности, западноевропейский *Tipula pabulina* Mg., обнаруженный на крайнем юге Среднерусской возвышенности, и центральноевропейский *T. fenestrata* Schum., зарегистрированный на Южн. Урале.

Юг европейской территории, куда входит вся степная полоса до сев. Крыма, Предкавказья и Прикаспийской низменности включительно, как и другие аридные и полуаридные зоны, населен предельно обедненной фауной долгоножек, сосредоточенных тут преимущественно в понижениях рельефа (байрачные леса, степные поды), в долинах рек и на орошаемых участках культурного ландшафта. Кроме наиболее эвритопных и широко распространенных «фоновых» видов, на юге встречаются характерные для степной зоны *Tipula lucifera* Sav. и *Nephro-*

toma rossica Ried., а также восточноевропейские *Tipula orientalis* Lack., *T. soosi* Mnnhs., *T. borysthenica* Sav., играющие в местной фауне, которая географически тяготеет к Средиземноморью, роль видов-эдификаторов. На востоке степного Крыма в районе Керчи обнаружен кавказский *T. sublunata* Sav., который, однако, был, по-видимому, завезен сюда и не может считаться характерным для местной фауны (Савченко, 1966а).

Особое место занимает фауна горного Крыма, которая по составу ближе к фауне северных районов Балканского полуострова, чем к таковой лежащих севернее территорий СССР. Одним из проявлений этой близости является наличие в горном Крыму ряда западноевропейских (*T. serrulifera* Al., *T. bidens* Bergr., *Nephrotoma quadrifaria* Mg.) и средиземноморско-атлантических видов семейства (*Tipula rufina* Mg.), имеющих на севере Балкан, но отсутствующих на остальной территории Украины восточнее Подольско-Волынской возвышенности.

Отмеченная для ряда групп насекомых дефектность энтомофауны горного Крыма проявляется на долгоножках особенно резко. Тут не обнаружены и, вероятно, отсутствуют многие «фоновые» трансбореальные (*Tipula solstitialis* Westw., *T. scripta* Mg., *T. unca* Wied., *T. lunata* L.) и евросибирские виды семейства (*Nephrotoma analis* Schum., *N. crocata* L.), обычные в большей части лесной зоны Евразии. Средиземноморские фаунистические элементы представлены также крайне бедно — всего 3 видами (*Tipula orientalis* Lack., *T. soosi* Mnnhs., *T. borysthenica* Sav.), широко распространенными в степях континентальной Украины и поэтому мало характерными. Единственная заслуживающая упоминания положительная особенность горного Крыма — наличие тут двух субэндемичных видов, общих с фауной Кавказа: *T. odontostyla* Sav. и *T. nigroantennata* Sav., локализованных в Крыму на Чатырдаге, но широко распространенных — первый в предгорьях Краснодарского края, а второй — в высокогорьях большей части зап. и центр. Закавказья.

К а в к а з (Riedel, 1920; Савченко, 1952б, 1954а, 1955а, 1957б, 1960а, 1960б, 1964а, 1964б, 1964г, 1968а, 1968б, 1969а). Фауна долгоножек Кавказа — одна из наиболее самобытных в СССР. На это указывает уже высокий уровень ее эндемизма, равный 40% (а с учетом нескольких субэндемиков, встречающихся и на сопредельных территориях Передней Азии, — даже 45%). В пределах Советского Союза по уровню эндемизма она уступает лишь фауне Ср. Азии.

Из 92 видов семейства (23%), зарегистрированных на Кавказе, большая часть (около 9/10) приурочена к горным и предгорным биотопам и лишь немногие встречаются также в биотопах степного (вост. Закавказье) и лугоболотного ландшафтов (Колхидская низменность).

Общий облик фауны долгоножек Кавказа типично средиземноморский. В ее состав входит 48 (52%) средиземноморских видов, из которых 32 (34%) — это виды подрода *Lunatipula* рода *Tipula*, принадлежащие к комплексу «*spinosae*». Как и все Средиземноморье в целом, Кавказ можно, следовательно, рассматривать как царство *Lunatipula*. Из средиземноморских видов фауны Кавказа только *Tipula brunneinervis* Pierre и *T. hybrida* Sav. имеют дизъюнктивные ареалы амфисредиземноморского (пиренейско-кавказского) типа, а *T. irrequieta* Al., *T. orientalis* Lack. и *T. soosi* Mnnhs. локализованы в вост. Средиземноморье. Все остальные виды средиземноморского комплекса являются кавказскими эндемиками (37 видов) или субэндемиками (5 видов). Наиболее характерные из них уже были перечислены выше.

Интерзональные и экстразональные зоогеографические элементы представлены в фауне Кавказа следующими видами:

трансалеарктическим *Nephrotoma cornicina* L.;
трансбореальными *Tipula luteipennis* Mg., *T. variicornis* Schum., *T. solstitialis* Westw., *T. pruinosa* Wied., *T. czizeki* de Jong, *T. unca* Wied., *T. lunata* L., *Nigrotipula nigra* L., *Nephrotoma aculeata* Lw., *Dictenidia bimaculata* L. и *Tanyptera atrata* L.;

евросибирскими *Prionocera turcica* F., *Tipula obsoleta* Mg., *T. montium* Egg., *T. fulvipennis* Deg., *T. variipennis* Mg., *T. fascipennis* Mg., *Nephrotoma analis* Schumm., *N. rossica* Ried. (степной вид), *Ctenophora guttata* Mg.; западнопалеарктическими *Tipula lateralis* Mg. и *T. maxima* Poda; европейскими *T. livida* v. d. Wulp, *T. peliostigma* Schum., *T. selene* Mg., *Nephrotoma scalaris* Mg., *N. pratensis* Mg., *N. lindneri* Mnhhs.; западноевропейскими *Tipula bidens* Bergr., *T. flavolineata* Mg., *Nephrotoma maculata* Mg., *N. quadrifaria* Mg., *Ctenophora festiva* Mg. эубореомонтанными *Tipula benesignata* Mnhhs., *T. gimmerthali* Lack., *T. saginata* Bergr., *T. pallidicosta* Pierre, *Nephrotoma tenuipes* Ried.; сниженноальпийским *Tipula subsignata* Lack.; центральноазиатским *Nephrotoma bispinosa* Al.

Весьма разнообразные по географической локализации, все эти элементы придают региональной фауне несколько мозаичный характер. Из них лучше других выражены трансбореальный и евросибирский, а также западноевропейский, виды которого севернее едва заходят на европейскую территорию СССР, далеко не достигая ее центральных и тем более восточных районов, лежащих на одной долготе с Кавказом. Достаточно полно выражен в фауне Кавказа и эубореомонтанный элемент, что следует особо подчеркнуть, так как некоторые биогеографы (Holdhaus, Lindroth, 1939) считают его если не совсем чуждым, то во всяком случае мало характерным для горных районов Кавказа и Передней Азии.

Несмотря на то что Кавказ территориально очень близок к Ср. Азии, центральноазиатские элементы в его фауне практически отсутствуют. Отнесенный к ним *Nephrotoma bispinosa* Al., хотя и широко распространен в Центр. Азии, но не типичен для нее, так как является собственно не самостоятельным видом, а лишь слабо дифференцированной географической расой европейского *N. scalaris* Mg.

Большинство широко распространенных видов долгоножек представлено на Кавказе номинативными расами и лишь немногие — местными, обычно резко дифференцированными подвидами. Примером их могут служить эндемичные для Кавказа меланистические *Tipula pallidicosta pullata* Sav., *T. hybrida altivagans* Sav., и *T. livida morosa* Sav.

Только один вид местной фауны распространен фактически по всему Кавказу (*Tipula orientalis* Lack.), а пять — в большей части его (*Dolichocheza hirsuticauda* Sav., *Tipula maxima* Poda, *T. hybrida* Sav., *Nephrotoma scalaris* Mg. и *N. maculata* Mg). Остальные виды имеют тут более узкие ареалы, ограниченные часто одной горной системой или даже лишь одним из многочисленных на Кавказе хребтов.

Богаче всего долгоножками Большой Кавказ,⁹ где найдено 65 (71% региональных) видов, в том числе 32 эндема. Одной из основных причин этого является, очевидно, его большая обеспеченность влагой, а также его значительная протяженность, создающая исключительное разнообразие экологических условий. На Большом Кавказе обнаружено максимальное в местной фауне количество бореальных видов долгоножек (39, или 60% его фауны), в том числе 5 эубореомонтанных, из которых 3 (*Tipula benesignata* Mnhhs., *T. gimmerthali* Lack. и *Nephrotoma tenuipes* Ried.) южнее, по-видимому, отсутствуют. Удельный вес средиземноморских элементов (26, или 40% видов) несколько снижен, а центральноазиатских вовсе нет. По насыщенности эндемами Большой Кавказ существенно не отличается от Малого, а качественно характеризуется преобладанием эндемичных видов с балканскими (*Dolichocheza hirsuticauda* Sav., *Tipula subaurita* Sav., *T. nocturna* Sav. и др.), альпийскими (*T. ahrensi* Sav., *T. trichopleura* Sav., *T. semivittata* Sav.) и даже эубореомонтанными связями (*T. subalpinum* Sav.) при очень слабо и нечетко выраженных малоазиатских связях (*T. saltatrix* Sav.). К числу эндемиков, распространение которых ограничено Большим Кав-

⁹ Имеются в виду запад и центр, с востока почти нет материалов.

казом, по-видимому, относятся *T. nivalis* Sav., *T. latistyla* Sav., *T. subaurita* Sav., *T. ctenura* Sav. и *T. nocturna* Sav. Некоторым из эндемиков Большого Кавказа свойственна довольно высокая степень таксономической изоляции, свидетельствующая о их сравнительно большом геологическом возрасте.

В связи с повышенной аридностью, с одной стороны, и меньшей территориальной протяженностью Малого Кавказа — с другой, его фауна долгоножек беднее, чем на Большом Кавказе (55, или 59% региональных видов, из них всего 13, или 24%, эндемиков). Особенно резко бросается в глаза бедность фауны на аридных нагорьях Армении и Нахичеванской АССР; в более влажных субтропических районах юго-зап. Грузии она значительно богаче видами и разнообразнее по таксономическим связям. На Малом Кавказе заметно снижен удельный вес бореальных (29, или 53% его фауны) и особенно эубореомонтанных видов, причем среди них нет ни одного, который не встречался бы на Большом Кавказе. Средиземноморский элемент, напротив, еще усиливается (25, или 45% видов); хотя и в очень слабой степени (лишь *Nephrotoma bispinosa* Al.), но все же появляется и центральноазиатский элемент.

Относительное количество кавказских эндемиков в фауне Малого Кавказа (20, или 36% видов) лишь ненамного превышает таковое на Большом Кавказе. Из них только местной фауне, как уже отмечено выше, свойственно 13 видов. В отличие от Большого Кавказа, численно преобладают эндемичные и субэндемичные виды с малоазиатскими и переднеазиатскими таксономическими связями (*Tipula adzharolivida* Sav., *T. macropyga* Sav., *T. mima* Sav., *T. geja* Sav., *T. rutila* Sav.), виды же с балканскими связями (*T. subvelox* Sav., *T. astigma* Sav.) занимают подчиненное положение. С европейской альпийской фауной местные эндемы таксономически, по-видимому, вообще не связаны. Характерен для фауны Малого Кавказа также незначительный удельный вес таксономически изолированных видов подрода *Lunatipula* Edw., которые (если не считать общих с Большим Кавказом *T. arnoldii* Sav., и *T. theowaldi* Sav.) представлены тут лишь одним *T. helifera* Sav. Единственный на Малом Кавказе кавказский субэндем *Nephrotoma kozhevnikovi* Dod. связывает местную фауну с нагорными фаунами Малой и Передней Азии. Из двух крымско-кавказских субэндемиков (*Tipula odontostyla* Sav. и *T. nigroantennata* Sav.) в фауне Малого Кавказа обнаружен лишь второй.

Сравнительно бедная видами (22, или 24% региональной фауны Кавказа), но своеобразная фауна долгоножек населяет Талыш. По сравнению с другими горными районами Кавказа в пределах Талыша относительная численность средиземноморских элементов достигает максимума (13, или 60% видов), а бореальных, наоборот, снижается до минимума (8, или 37% видов). Несмотря на крайнее юго-восточное положение Талыша, среднеазиатский элемент выражен в его фауне не сильнее, чем на Малом Кавказе. Обнаруженные в Талыше кавказские эндемы (7 видов, или 32%) характеризуются как балканскими (*Dolichocheza hirsuticauda* Sav., *Tipula macra* Sav., *T. deserticola* Sav., *T. talyshensis* Sav.), так и малоазиатскими связями (*T. simurg* Sav. et Dzh., *T. subsimurg* Sav., *T. lithophila* Sav.). Из них большинство (кроме *Dolichocheza hirsuticauda* Sav., *T. parasimurg* Sav. и *T. macra* Sav.) до сих пор за пределами Талыша не были обнаружены и, по-видимому, специфичны для него. Из встречающихся здесь кавказских субэндемиков два (*Tipula suleica* Mnhhs., *Nephrotoma kozhevnikovi* Dod.) общи с Иранским нагорьем, а третий (*Ctenophora magnifica* Lw.), известный лишь из гирканских субтропических лесов СССР и Ирана — типичный реликт древнесредиземноморской третичной фауны.

Средняя Азия¹⁰ (Савченко, 1953, 1954а, 1954в, 1954г, 1955а, 1960а, 1960б, 1966ж, 1969б; Луппова, 1956; Mannheims, 1961b, 1967d; Луппова, 1961г, 1962г, 1963г, 1964г, 1965г, 1966г, 1967г, 1968г, 1969г, 1970г, 1971г, 1972г, 1973г, 1974г, 1975г, 1976г, 1977г, 1978г, 1979г, 1980г, 1981г, 1982г, 1983г, 1984г, 1985г, 1986г, 1987г, 1988г, 1989г, 1990г, 1991г, 1992г, 1993г, 1994г, 1995г, 1996г, 1997г, 1998г, 1999г, 2000г, 2001г, 2002г, 2003г, 2004г, 2005г, 2006г, 2007г, 2008г, 2009г, 2010г, 2011г, 2012г, 2013г, 2014г, 2015г, 2016г, 2017г, 2018г, 2019г, 2020г, 2021г, 2022г, 2023г, 2024г, 2025г)

¹⁰ Вслед за Крыжановским (1965) автор употребляет здесь термин «Средняя Азия» в географическом смысле, с включением в ее территорию всего южн. и юго-вост. Казахстана. За пределами СССР к Ср. Азии относятся сев.-вост. Иран, сев. Афганистан и китайский Тянь-Шань.

ченко, 1966). Обширную и экологически сильно расчлененную территорию Ср. Азии населяет хотя и своеобразная, но сравнительно немногочисленная фауна долгоножек. Тут найдено всего 50 (12% от всей фауны СССР) видов, т. е. примерно столько же, сколько в Монголии (Mannheims, Savtshenko, 1967), и в два с лишним раза менее, чем на Украине (Савченко, 1966а), площадь которых значительно меньше площади Ср. Азии. Кроме исторических причин бедность местной фауны в значительной мере обусловлена аридностью климата Ср. Азии, создающей экстремальные условия для существования многих видов семейства. Очевидно, именно в связи с этим тут вовсе отсутствуют гигрофильные виды подсемейства Dolichopezinae, а дендрофильные Stenophorinae, несмотря на наличие в горных районах значительных массивов широколиственных лесов, представлены всего одним видом рода *Tanyptera* (*T. atrata* L.).

Наиболее характерная черта фауны долгоножек Ср. Азии — очень высокий уровень ее эндемизма, который даже выше, чем, например, на Кавказе. В целом по всей территории он равен 48%, а с учетом ряда субэндемов, известных еще из Афганистана, сев. Кашмира и Синьцзяня, достигает 60%. Большинство эндемов принадлежит к под родам *Bellardina*, *Yamatotipula*, *Vestiplex* и *Lunatipula* из рода *Tipula* и к роду *Nephrotoma*.

Вторая характерная черта фауны долгоножек Ср. Азии — наличие в ней наряду с многочисленными эндемиками, с одной стороны, широко распространенных транс- и интерзональных, а с другой — более локальных экстразональных зоогеографических элементов. Таковы:

- транспалеарктический *Nephrotoma cornicina* L.;
- транбореальные *Tipula luteipennis* Mg., *T. variicornis* Schum., *T. czizeki* de Jong., *Nigrotipula nigra* L. (var. *rufopicea* Westh.), *Nephrotoma aculeata* Lw., *Tanyptera atrata* L.;
- евросибирские *Tipula fulvipennis* Deg., *T. peliostigma* Schum., *Nephrotoma analis* Schum.;
- западнопалеарктические *Tipula lateralis* Mg., *T. maxima* Poda;
- восточносредиземноморские *T. orientalis* Lack., *T. irrequieta* Al., *Nephrotoma terminalis* Wied.;
- индо-малайские *Tipula brunettiana* Al., *N. ? parvinotata* Brun.;
- центральноазиатские *Tipula virgatula* Ried., *Nephrotoma ligulata* Al., *N. bispinosa* Al., *N. trilobulata* Al.;
- арктический *Tipula postposita* Ried.

Примечательно, что все упомянутые элементы, за исключением транбореального, имеют в местной фауне лишь незначительный удельный вес и мало влияют на ее общий зоогеографический характер.

Как и на Кавказе, большинство экстразональных элементов представлено в Ср. Азии номинативными формами, и лишь два вида — нерезко дифференцированными местными географическими расами (*Tipula variicornis incisicauda* Sav., *T. virgatula montivaga* Sav.).

По распределению видов долгоножек Ср. Азия резко подразделяется на две части: более богатую горную и крайне бедную равнинную, в которой широко распространены лишь три вида — транспалеарктический *Nephrotoma cornicina* L., центральноазиатский *N. bispinosa* Al. и восточносредиземноморский *Tipula orientalis* Lack., приуроченные главным образом к орошаемым землям культурного ландшафта и являющиеся полусинантропами. В горных районах Ср. Азии богаче всего средний лесной пояс, включая его верхнюю полосу, занятую арчевниками. На остепненных участках южных склонов среднего пояса и на высокогорьях встречаются единичные ксерофильные виды *Tipula* (*T. virgatula montivaga* Sav., *T. kashkarovi* Starck., *T. leucoprocta* Mik) и *Nephrotoma* Mg. (*N. trilobulata* Al., *N. pamirensis* End., *N. bispinosa* Al.).

Хотя отдельные горные системы Ср. Азии генетически довольно тесно связаны друг с другом, их типичная фауна отличается ясно выраженной индивидуальностью. Общими для них являются лишь транспалеарктический *Nephrotoma cornicina* L. и центральноазиатский *N. bispinosa* Al., общими для

большинства — среднеазиатские эндемы и субэндемы *N. pamirensis* End., *Tipula hutchinsonae* Al. и *T. leucoprocta* Mik, центральноазиатский *Nephrotoma ligulata* Al., индо-малайский *Tipula consimilis* Brun. и транбореальный *Nigrotipula nigra* var. *rufopicea* Westh., находящийся в Ср. Азии на грани обособления в самостоятельный подвид.

Наиболее богата фауна долгоножек Тянь-Шаня (39, или 78% видов). Для сев. Тянь-Шаня зарегистрировано 25 видов, для центрального и западного — по 23 вида долгоножек. Таким образом, при продвижении с востока на запад Тянь-Шаня видовое многообразие несколько уменьшается, что особенно наглядно видно на представителях рода *Tipula*, которые на сев. Тянь-Шане представлены 19%, на центральном — 17 и на западном — всего 15% от общего числа видов. На Тянь-Шане, главным образом в его северной и центральной частях, где в лесном поясе господствует темнохвойная тайга, локализованы все северные и северо-восточные элементы местной фауны, проникшие сюда, по-видимому, через Алтай и Тарбагатай. Только тут обнаружены высокоширотный *Tipula postposita* Ried., транбореальные *T. luteipennis* Mg., *T. variicornis* Schum., *T. czizeki* de Jong, *Nephrotoma aculeata* Lw. и *Tanyptera atrata* L., а также евросибирские *Tipula fulvipennis* Deg. и *Nephrotoma analis* Schum. Для всех них по Тянь-Шаню проходит южная граница их ареалов. Из среднеазиатских эндемиков и субэндемиков на Тянь-Шане локализованы *Tipula hamata* Sav., *T. vermiculata* Sav., *T. kashkarovi* Stack., *T. virgatula montivaga* Sav., *T. lehriana* Sav. и *T. flabellifera* Sav.; последний появляется, однако, лишь на западе Тянь-Шаня, где еловые леса вытесняются широколиственными, близкими по ботаническому составу к лесам Гиссаро-Дарваза, откуда известны все близкие к *T. flabellifera* Sav. виды рода *Tipula* (группа «*zimini*»).

Гиссаро-Дарваз по видовому разнообразию долгоножек занимает второе место (30, или 60% видов). Как и на Тянь-Шане, тут тоже намечается обеднение типичной фауны в направлении с востока на запад. На Гиссаро-Дарвазе отсутствуют бореальные виды семейства, а удельный вес восточносредиземноморских и восточноазиатских элементов, напротив, возрастает. Особенно характерны для Гиссаро-Дарваза виды *Tipula* из группы «*zimini*»: *T. pallidithorax* Sav., *T. curvispina* Sav. и *T. baetridica* Sav.

На Памире и Бадахшане обнаружена лишь очень бедная и однообразная фауна долгоножек (соответственно 8 и 9, или 16 и 18% видов), характеризующаяся крайне нейтральным составом. Как для Памира, так и для Бадахшана характерно преобладание видов *Nephrotoma* с центральноазиатскими связями (*N. pamirensis* End., *N. ligulata* Al., *N. bispinosa* Al.). Из среднеазиатских эндемиков и субэндемиков тут зарегистрированы *Tipula hutchinsonae* Al., *T. leucoprocta* Mik., *T. zarnigor* Sav., и *T. zimini opacithorax* Sav., а из бореальных видов — только *Nigrotipula nigra* var. *rufopicea* Westh.

Очень беден долгоножками (8 видов — 16% региональной фауны) также Копетдаг, занимающий наиболее изолированное положение из всех горных систем Ср. Азии и связанных орографически и фаунистически больше с горами Передней Азии. В зоогеографическом отношении фауна долгоножек Копетдага принципиально отличается от фауны других горных районов Ср. Азии. Тут есть лишь один локализованный эндем — *Tipula transcaspica* Sav., принадлежащий к комплексу «*spinosa*» из под рода *Lunatipula*, особенно характерному для Средиземноморья и практически отсутствующему в фауне остальной Ср. Азии. Из видов средиземноморского комплекса в Копетдаг через Переднюю Азию заходит также евросибирский *T. peliostigma* Schum. и западнопалеарктические *T. lateralis* Mg. и *T. maxima* Poda, отсутствующие на остальной территории Ср. Азии и везде к востоку от нее. Фауна Копетдага имеет, таким образом, явно западнопалеарктический характер. С зоогеографической точки зрения она, следовательно, является крайним восточным форпостом Средиземноморья, тогда как остальная часть Ср. Азии тяготеет уже к Центральноазиатской под-области. Интересно, что аналогичную роль Копетдаг играет и в распростране-

нии некоторых других групп животных, в том числе уховерток (Бей-Биенко, 1936) и планарий (Порфирьева, 1961).

З а п а д н а я С и б и р ь, как уже отмечалось выше, очень бедна долгоножками (28, или 7% видов). Ее центральные и южные районы, лежащие в пределах Западно-Сибирской низменности, в основном населяют широко распространенные трансбореальные и евросибирские виды семейства с примесью единичных экстразональных элементов. Из последних сюда проникает с севера эубореальный *Phoroctenia vittata* Mg. и эубореомонтанные *Tipula crassicornis* Ztt. и *T. bistilata* Lund., а с востока — южносибирский *T. longitudinalis* Niels. и сибирско-монгольские *T. adusta* Sav. и *Nephrotoma stackelbergi* Sav.

Естественное зоогеографическое продолжение западносибирской фауны Tipulidae представляет фауна района северноказахстанского мелкосопочника. Она отличается лишь отсутствием в ней северных (эубореальных и эубореомонтанных) элементов и наличием евросибирских степных (*Tipula lucifera* Sav. и *Nephrotoma rossica* Ried.) Не исключено, однако, что оба эти вида будут обнаружены и на юге Зап. Сибири.

А л т а й (Савченко и др., 1972). В равнинных районах Алтайского края обитает такая же бедная и мало характерная фауна долгоножек, как и в соседней Новосибирской обл.; в горном же Алтае она достигает значительного расцвета (69, или 17% видов фауны СССР), причем тут на основном фоне широко распространенных трансбореальных (17, или 23% видов местной фауны) и евросибирских (10, или 14%) видов семейства сталкиваются и переплетаются самые разнообразные северные, южные и восточные зоогеографические элементы, для многих из которых через Алтай проходит рубеж их распространения. Нет здесь лишь западнопалеарктических элементов, не достигающих в восточном направлении даже Урала. С севера на Алтай проникают эубореальные *Tipula subexcisa* Lund. и *Nephrotoma ramulifera* Tjed., а также эубореомонтанные *Tipula subnodicornis* Ztt., *T. luridirostris* Schum. и *Nephrotoma tenuipes* Ried., с юга — среднеазиатские *Tipula subprotrusa* Sav., *T. vermiculata* Sav. и *T. leucoprocta* Mik, а с востока — палеархеарктические *T. latemarginata* Al., *T. unca amurensis* Al., *Tanyptera gracilis* Ports. и *T. nigricornis kotan* Tak. Экстразонально на Алтае обнаружены эуарктические и субарктические *Prionocera lapponica* Tjed., *Tipula postposita* Ried., *T. cinereocincta* Lund., *T. laccata* Lund. et Frey, *T. trispinosa* Lund., *Nephrotoma lundbecki* J. Niels., арктомонтанный *T. excisa* Schum., представленный тут, как и в Альпах, меланистической расой *T. e. cinerea* Str., амфиалеарктические *T. mutila* Wahlg., *T. trifasciata* Lw. *Nephrotoma lamellata* Ried., а также охотские *Tipula kamchatkana* Al. и *T. derzhavini* Al. Здесь хорошо выражены также южносибирский (*T. rubicunda* Sav., *T. excelsa* Sav., *T. tshernovskii* Sav., *T. dulkeiti* Sav., *T. longitudinalis* Niels., *T. coquilletiana* Al., *Nephrotoma stackelbergi* Sav., *N. rubriventris* Sav.) и монголо-сибирский зоогеографические элементы (*Tipula virgatula* Ried., *T. adusta* Sav., *T. juncea platyglossa* Al., *Nephrotoma erebus* Al. и *N. sublunulicornis* Sav.), которые или вовсе не достигают или едва достигают Западно-Сибирской низменности. Субэндемами Алтая, общими с соседней горной Тувой, являются *Tipula quadrivittata cinifera* Sav., *T. quadriloba* Sav. и *T. subrecticornis* Sav., а возможно также *T. caliginosa* Sav.

Бореальные, палеархеарктические, амфиалеарктические и среднеазиатские виды долгоножек локализованы преимущественно в горнолесном, а сибирские и монголо-сибирские — в горностепном поясе Алтая, занимающем весь его юго-восток; местами локализации арктических и охотских видов служат высокогорные тундры. По характеру фауны к Алтаю тяготеют примыкающие к нему с юго-запада горные районы сев.-вост. Казахстана, в частности Тарбагатай, где экстразонально также встречаются как арктические (*Nephrotoma lundbecki* J. Niels., *Prionocera ringdahli* Tjed.), так и среднеазиатские (*Tipula solitaria* Sav., *T. hutchinsonae* Al.) виды.

С р е д н я я С и б и р ь. Фауна долгоножек средней Сибири в пределах центральных и южных районов Красноярского края как по числу обнаружен-

ных в ней видов долгоножек (54 вида, или 13% фауны СССР), так и по их качественному составу заметно богаче фауны низинных районов Зап. Сибири, но беднее таковой Горного Алтая. Характерная смена фаунистического аспекта, которая имеет место за Енисеем в ряде групп животных, в местной фауне долгоножек едва намечается. Тут обычны многие широко распространенные трансбореальные и евросибирские фоновые виды семейства, а эубореальные, эубореомонтанные, южносибирские, монголо-сибирские и различные экстразональные элементы имеют примерно такой же удельный вес, как и на Алтае, хотя и представлены в несколько ином видовом наборе. Так, на юге средней Сибири обнаружены палеархеарктический *Nephrotoma hirsuticauda* Al. и охотский *N. stejnegeri* Al., которые в западном направлении, по-видимому, достигают Алтая. Эуарктических элементов здесь пока не обнаружено, хотя они и вероятны в высокогорном поясе Саян; то же касается и эндемов.

Т у в а (Савченко, 1961б; Савченко, Виолович, 1967) хотя и расположена в центре Азии, но типулидная фауна ее не может считаться центральноазиатской. И количественно (67, или 17% видов), и качественно она ближе всего к алтайской с некоторыми незначительными отклонениями, обусловленными более восточным положением Тувы, а также тесной орографической и ландшафтной связью ее южных районов с соседней Монголией. Кроме фоновых трансбореальных и евросибирских видов семейства, в Туве, как и на Алтае, достаточно полно представлены южносибирский, монголо-сибирский, эуарктический, эубореомонтанный, палеархеарктический, амфиалеарктический и охотский элементы. По сравнению с Алтаем южносибирский комплекс популяций тут *Tipula hirticeps* Sav., эуарктический — *T. middendorffi* Lack., *T. stackelbergiana* Lack. и *T. moesta* Ried., эубореальный — *T. kaisilai* Mnnhs., палеархеарктический и амфиалеарктический соответственно *Tipula parvincta* Al., *T. justa* Al., *Ctenophora fastuosa* Lw., *Tanyptera atrata jozoana* Al., а охотский — *T. persignata tofina* Al., *T. subcentralis* Al. и *T. turanensis* Al. Интересно, что среди эуарктических видов в пределах Тувы преобладают светлопигментированные северо-западные (*Tipula middendorffi middendorffi* Lack.) и юго-восточные расы (*T. moesta chonsaniana* Al., *Nephrotoma lundbecki bifascigera* Al.), и лишь один вид представлен северо-восточной меланистической расой (*Tipula stackelbergiana tundrensis* Al.). Местом локализации в Туве трансбореальных, евросибирских, южносибирских, амфиалеарктических и палеархеарктических видов семейства является Тувинская котловина, где большинство их приурочено к увлажненным болотным биотопам и приречным ленточным лесам. Эубореомонтанные элементы господствуют в таежном поясе, а арктические — в высокогорной лишайниковой тундре хребта Танну-Ола. По этому хребту проходит, по-видимому, также северная граница монгольского *T. kiritshenkoi* Sav. Наименее индивидуальна фауна долгоножек аридной Убсанурской котловины, где численность более влаголюбивых бореальных видов сведена до минимума.

П р и б а й к а л ь е в отношении долгоножек количественно (58, или 14.5% видов) мало отличается от средней Сибири и северных районов Тувы, а качественно характеризуется уменьшением удельного веса евросибирских и выпадением эуарктических элементов при одновременном увеличении числа восточносибирских, а также палеархеарктических видов, общих с дальневосточными окраинами СССР. Из первых тут появляются *Tipula rubzovi* Sav., *T. erectispina* Sav. и *Ctenophora sibirica* Ports., а из вторых — *Nephrotoma parvirostra* Al., *Dictenidia pictipennis* Ports., *Ctenophora tricolor* Lw. и *Tanyptera atrata unilineata* Al. Монголо-сибирский элемент представлен в Прибайкалье теми же видами, что и в Туве.

С е в е р о - в о с т о ч н а я С и б и р ь в пределах Якутии населена качественно несколько обедненной (40, или 10% видов) фауной долгоножек, ядро которой состоит из трансбореальных (*Prionocera proxima* Lack., *Tipula lubipennis* Mg., *T. solstitialis* Westh., *T. czizeki* de Jong, *T. lunata* L., *Nigrotipula nigra* L., *Nephrotoma scurra* Mg., *Tanyptera nigricornis* Mg. и др.), эубореальных (*Tipula transbaicalica* Al., *Phoroctenia vittata* Mg.), эубореомонтанных (*Tipula*

invenusta Ried., *T. crassicornis* Ztt., *T. bistilata* Lund.) видов с примесью немногочисленных восточносибирских (*Ctenophora sibirica* Ports.) и некоторых других зоогеографических элементов. В частности, с крайнего севера в сев.-вост. Сибирь далеко к югу проникают субарктические (*Tipula tumidicornis* Lund., *T. hirsutipes* Lack., *T. laccata* Lund. et Frey), с крайнего северо-востока — охотские (*T. subcentralis* Al., *T. kamchatkana* Al., *T. persignata tofina* Al.), с юго-востока — палеархеарктические (*T. quadrivittata subsulphurea* Al., *Dictenidia pictipennis* Ports.), а с юга — южносибирские и монголо-сибирские элементы (*Tipula longitudinalis* Niels., *T. adusta* Sav., *Nephrotoma erebus* Al., *N. stackelbergi* Sav. и др.). На остепненных участках в районе Якутска экстразонально встречен европейско-сибирский степной *Nephrotoma rossica* Ried. (Штакельберг, 1950), достигающий тут северо-восточного предела своего ареала. Эндемичных или субэндемичных видов в фауне долгоножек Якутии, по-видимому, нет.

Субарктическая и арктическая Сибирь (Lundström, 1915; Riedel, 1919; Lackschewitz, 1936; Штакельберг, 1944). Как и в Европе, в Сибири крайний север населен хотя качественно и очень характерной, но еще более обедненной (28, или 7% видов) высокоширотной фауной долгоножек. Это обеднение проявляется уже в зоне лесотундры, куда из бореальных видов, достигающих или почти достигающих на европейской территории СССР побережья Баренцева моря, заходит лишь эубореомонтанный *Tipula luridirostris* Schum. В основном в лесотундре Сибири обитают широко распространенные субарктические (*Prionocera tjederi* Mnnhs., *P. ringdahli* Tjed., *Tipula tumidicornis* Lund., *T. cinereocincta* Lund., *T. hirsutipes* Lack., *T. laccata* Lund. et Frey, *T. trispinosa* Lund.) и арктомонтанные (*T. excisa* Schum., *T. excisoides* Al.) виды, которым сопутствуют отдельные более эвритопные эуарктические виды, проникающие на юге своего ареала не только в лесотундру, но и в северные районы тайги (*Prionocera serricornis* Ztt., *Tipula salicetorum* Sieb., *T. middendorffi* Lack. и др.).

В тундрах Сибири встречается почти весь комплекс циркумарктических (*Tipula besselsi* O.-S., *T. arctica* Curt., *Nephrotoma lundbecki* J. Niels.) и арктопалеарктических видов долгоножек (*Prionocera lapponica* Tjed., *P. serricornis* Ztt., *Tipula glaucocinerea* Lund., *T. moesta* Ried., *T. freyana* Lack, *T. lionota* Holm., *T. ciliata* Lund., *T. salicetorum* Siebke, *T. aleutica* Al., *T. middendorffi* Lack., *T. stackelbergiana* Lack., *T. carinifrons* Holm., *T. convexifrons* Holm., *T. tristriata* Lund. и др.), большинство которых распространено от полуострова Ямал на западе до Чукотки на востоке.

Для западных районов арктической Сибири, по-видимому, более характерны *Tipula salicetorum* Siebke, *Nephrotoma lundbecki* J. Niels, а для восточных — *Tipula crawfordi* Al. и *T. wrangeliana* Stack., известные пока лишь с острова Врангеля (оба) и с Чукотки (второй). По Александру (Alexander, 1933с), остров Врангеля — также единственное место нахождения в советском секторе Арктики неарктических *T. cinerascens* Coq. и *T. katmaiensis* Al. На подвидовом и более низких таксономических уровнях восток сибирской тундры отличается от запада еще тем, что светлоокрашенные номинативные расы *T. freyana* Lack. и *T. stackelbergiana* Lack. замещены тут меланистическими расами *T. f. monochroa* Sav. и *T. s. cinereoabdominalis* Sav., а в популяциях ряда видов проявляется тенденция к редукции крыльев, отмеченная, например, у *T. tristriata* Lund. на побережье моря Лаптевых (Савченко, 1964а), у *T. carinifrons* Holm. — на Анадырской низменности (Alexander, 1933с), а у *T. laccata* Lund. et Frey — на Чукотке (Lackschewitz, 1936). Следует отметить сходство фаун крайнего востока арктической Сибири и арктических районов Сев. Америки (Аляска, острова Прибылова), выражающееся в наличии ряда общих видов с амфиберингийским типом распространения.

Дальний Восток. В связи с обширностью территории, многообразием экологических условий и географическим положением Дальнего Востока в пределах его континентальных районов обитают весьма разнообразные зоогеографические комплексы долгоножек, в которых по мере продвижения на юг и юго-восток происходит накопление палеархеарктических, а при продвиже-

нии на север и северо-восток — ангарских, берингийских и высокоширотных элементов.

Принципиальная смена фаунистического аспекта имеет место уже в Амуро-Зейском междуречье (Зиновьев, Савченко, 1962). Хотя в большей части его еще господствуют таежные ландшафты, в местной фауне по сравнению с фаунами более западных районов Сибири происходит уже значительное снижение численности бореальных и соответствующее увеличение удельного веса палеархеарктических элементов. Из 50 видов долгоножек (42.5%), найденных до сих пор в Амуро-Зейском междуречье, к бореальному комплексу относятся 19 (38%), а к палеархеарктическому — 18 (36%), т. е. первый количественно едва превосходит второй. Разница между ними в том, что бореальные элементы, более или менее равномерно распределенные по всей территории Амуро-Зейского междуречья, создают тут основной фаунистический фон, тогда как палеархеарктические виды, связанные экологически с хвойно-широколиственными лесами маньчжурского типа, локализованы на крайнем юго-востоке Амуро-Зейского междуречья в районах Корсаково и урочища Самодон (Зиновьев, Савченко, 1962). Поэтому местная фауна не может еще считаться палеархеарктической, а должна рассматриваться как переходная от бореального к палеархеарктическому типу.

Из бореального комплекса долгоножек в Амуро-Зейском междуречье больше всего трансбореальных видов (*Prionocera subserricornis* Ztt., *Tipula luteipennis* Mg., *T. solstitialis* Mg., *T. pruinosa* Wied., *T. quadrivittata* Staeg., *T. czizeki* de Jong, *T. unca* Wied., *T. juncea* Mg., *Nigrotipula nigra* L., *Nephrotoma aculeata* Lw., *N. scurra* Mg., *Dictenidia bimaculata* L., *Tanyptera atrata* L., *T. nigricornis* Mg. и др.). Многие из них представлены тут не номинативными подвидами, обычными в большей части бореальной зоны, а более светло пигментированными восточноазиатскими расами, являющимися, по-видимому, первичными формами соответствующих видов (*Tipula luteipennis mediolobata* Al., *T. quadrivittata subsulphurea* Al., *T. solstitialis morigera* Al., *T. unca amurensis* Al., *T. juncea mystica* Al., *Tanyptera atrata jezoana* Mats., *T. nigricornis kotan* Tak. и др.). Экстразональные бореальные элементы представлены в Амуро-Зейском междуречье эубореальным *Tipula transbaicalica* Al. и эубореомонтанным *T. bistilata* Lund., который встречается тут в виде ангарской географической расы *T. b. lundstroemiana* Al.

Представителями палеархеарктического комплекса здесь служат *Oropeza satsuma* Al., *Tipula aino* Al., *T. acanthophora* Al., *T. vana* Al., *T. pallitergata* Al., *T. validicornis* Al., *T. rudis* Al., *T. flavocostalis* Al., *T. manca* Al., *T. biaculeata* Al., *T. kuwayamai* Al., *Nephrotoma hirsuticauda* Al., *N. mannheimsi* Sav., *N. martynovi* Al., *N. parvirostra* Al., *N. bifusca* Al., *Dictenidia pictipennis* Ports., *Ctenophora tricolor* Lw. Ни одного эндемика среди них нет; кроме *Tipula biaculeata* Al., известного еще только из вост. Китая, все они довольно широко распространены на юге советского Дальнего Востока, в Китае и Японии, а некоторые заходят и в юго-вост. Сибирь. По их таксономическим связям к палеархеарктическому комплексу можно отнести также *Nephrotoma lamellata* Ried. и *Ctenophora fastuosa* Lw., имеющих амфибореарктические ареалы.

Из ангарского комплекса в Амуро-Зейском междуречье обнаружены *Tipula moivana* Mats., *T. rubzovi* Sav., *T. laetibasis* Al. и *T. turanensis* Al. Все остальные зоогеографические комплексы долгоножек представлены тут лишь фрагментарно: трансбореарктический — *Nephrotoma cornicina* L., эуарктический — *Tipula middendorffi middendorffi* Lack. и *Nephrotoma lundbecki* J. Niels., субарктический — *Tipula cinereocincta mesacantha* Al.

В Приморском крае переходная бореально-палеархеарктическая фауна долгоножек сменяется типично палеархеарктической. По своеобразию видового состава и таксономических связей она не имеет себе равной на всей территории СССР (Alexander, 1933а, 1933б; Савченко, 1964б, 1966г, 1968в). Если не считать Курильских островов и Сахалина, Приморье — единственное место в Советском Союзе, где в фауну Палеарктики вкрапливаются такие типично тропиче-

ские роды, как *Tipulodina*, *Indotipula* и *Pselliophora*, центром обилия которых является Юго-Вост. Азия.

Палеарктический комплекс долгоножек представлен в Приморье 54 видами. Только 7 из них (*Tipula protrusa* Al., *T. interposita* Sav., *T. cockerelliana* Al., *T. pallidicornis* Sav., *Nephrotoma pilicauda* Sav., *N. barbiger* Sav. и *N. bipennicillata* Sav.), возможно, эндемичны для местной фауны, остальные же являются общими или с Японией (*Dolichozepe katoi* Al., *Tipulodina* sp., *Tipula kiusiuensis* Al., *T. imanishii* Al., *T. aino* Al., *T. latemarginata* Al., *T. patagiata* Al., *T. bubo* Al., *T. gemma* Al., *T. flavocostalis* Al., *T. kuwayamai* Al., *T. manca* Al., *T. ? futilis* Al., *Indotipula yamata* Al., *Dictenidia pictipennis* Ports., *Nephrotoma fuscensens* Ried., *N. repanda* Al., *N. virgata* Coq., *N. parvirostra* Al., *N. pullata* Al., *N. flammeola* Al., *Ctenophora miyamotoi* Tak., *Tanyptera parva* Ports.), или с сев. Китаем и Северной частью Корейского полуострова (*Tipula conjuncta* Al., *T. bicompressa* Al., *T. fulminis* Al., *T. validicornis* Al.), или даже с центральным (*Tipula justa* Al., *Nephrotoma sinensis* Edw. и др.) и южн. Китаем (*Dolichozepe tarsalis* Al., *Nephrotoma virgata* Coq.).

По мере изучения фауны Tipulidae Приморья коэффициент ее общности с фаунами Китая, Кореи и особенно Японии непрерывно повышается (Савченко, 1964в). Это лишний раз подтверждает ее принадлежность к Палеарктической подобласти. На тесные генетические связи этой фауны с фаунами сопредельных территорий Вост. Азии указывает и сравнительно низкий уровень ее эндемизма (около 9%), который со временем, несомненно, еще понизится, так как многие ее эндемы в дальнейшем будут найдены в сев. Китае и на севере Корейского полуострова.

Четыре вида приморской фауны (*Tipula nigrolamina* Al., *T. apicispina* Al., *Nephrotoma lamellata* Ried. и *Ctenophora fastuosa* Lw.) имеют амфиарктическое распространение.

Бореальных видов долгоножек в южн. Приморье всего 18 (21%). Из них 16 принадлежит к трансбореальному зоогеографическому комплексу (*Tipula luteipennis* Mg., *T. solstitialis* Westh., *T. pruinosa* Wied., *T. quadrivittata* Staeg., *T. czizeki* de Jong, *T. juncea* Mg., *Nigrotipula nigra* L., *Nephrotoma scurra* Mg., *Dictenidia bimaculata* L., *Tanyptera atrata* L. и др.) и по одному — к эубореальному (*Phoroctenia vittata* Mg.) и эубореомонтанному (*Tipula crassicornis* Ztt.). Как и в Амуро-Зейском междуречье, почти все трансбореальные виды представлены в Приморье восточноазиатскими географическими расами.

Из ангарских видов в Приморье проникают *Tipula moivana* Mats., *T. persignata* tofina Al., *T. rubzovi* Sav., *T. laetibasis* Al. и *T. kamchatkana* Al., а из субарктических — *T. cinereocincta mesacantha* Al. и *T. laccata obtusidens* Sav., причем последние два, как и трансбореальные, представлены тут не номинативными, а местными светлопигментированными географическими расами.

К фауне Приморья зоогеографически очень близка таковая южн. Сахалина, острова Монерон (Alexander, 1924а) и Южн. Курил (Савченко, 1956; Савченко, Кривошук 1966; Alexander, 1966b), отличающаяся, как и все островные фауны вообще, несколько обедненным видовым составом и наличием ряда предположительно эндемичных и субэндемичных видов, по-видимому, отсутствующих на материке. Для примера можно привести из эндемиков — *Tipula jucunda* Sav. (Сахалин, Курилы), *T. violovitshiana* Sav. (Монерон, Курилы), *T. schizorhyncha* Sav., *T. nudicellula* Sav. (Курилы), *Nephrotoma autumnalis* Sav. (Монерон, Курилы); из субэндемиков, общих с Японией — *Tipula querula* Al., *T. taikun* Al. (Сахалин, Курилы), *Dolichozepe geniculata* Al., *Indotipula itoana* Al., *Tipula insulicola fuscicauda* Al., *T. acirostris* Al., *T. matsumurana* Al., *T. seticellula* Al., *Nephrotoma nigricauda* Al., *N. esakii* Al. и *Ctenophora yezoana* Mats. (Курилы).

Большинство палеарктических долгоножек встречается на всех Южно-Курильских островах, кроме мелких (Юрия, Полонского, Зеленом); северная граница их распространения проходит тут между островами Итуруп и Уруп (Alexander, 1966b). Из ангарских элементов, отсутствующих в Приморье, на Южн. Курилы с севера заходят *Tipula littoralis* Sav., и *T. malaisei* Al.

С продвижением на север Дальнего Востока фауна долгоножек быстро беднеет за счет выпадения палеарктических элементов, большинство которых не достигает даже широты устья Амура, и снова приобретает типично бореальный характер. Так, в Магаданской обл. обнаружено всего 34 вида семейства (Савченко, 1965а, 1966в), т. е. в полтора раза меньше, чем в Амуро-Зейском междуречье, и в 2.5 раза меньше, чем в Приморье; основное ядро ее фауны составляют бореальные элементы (16, или 47% видов) из трансбореального (*Prionocera turcica* F., *Tipula melanoceros* Schum., *T. pruinosa* Wied., *T. lunata* L., *T. juncea* Mg., *Nephrotoma scurra* Mg., *N. dorsalis* F., *Tanyptera nigricornis* Mg.), эубореального (*Tipula transbaikalica* Al., *Phoroctenia vittata* Mg.) и эубореомонтанного (*Tipula limbata* Ztt., *T. invenusta* Ried., *T. bistilata* Lund., *T. crassicornis* Ztt.) зоогеографических комплексов; палеарктический комплекс представлен всего одним видом (*Tipula latemarginata* Al.).

На территории Магаданской обл. на фоне общего обеднения фауны по сравнению с более южными районами Дальнего Востока отмечается увеличение удельного веса ангарских (5, или 15%), эуарктических (5, или 15%), субарктических (3, или 9%) и арктомонтанных (2, или 6%) видов. К ангарскому комплексу относятся *Tipula littoralis* Sav., *T. laetibasis* Al., *T. kamchatkana* Al., *T. dershavini* Al. и *T. erectispina* Sav., к эуарктическому *T. besselsi* O.-S., *T. aleutica* Al., *T. middendorffi* Lack., *T. stackelbergiana* Lack. и *Nephrotoma lundbecki* J. Niels., к субарктическому — *Tipula hirsutipes* Lack., *T. laccata* Lund. et Frey и *T. trispinosa* Lund., к арктомонтанному — *T. excisa* Schum. и *T. excisoides* Al. Эуарктические *T. middendorffi* Lack. и *T. stackelbergiana* Lack. представлены темнопигментированными расами *T. m. unicolor* Sav. и *T. s. cinereoabdominalis* Sav., характерными для сев.-вост. Сибири.

Наиболее своеобразная черта магаданской фауны долгоножек — наличие в ней амфиберингийского *Tipula illinoensis* Al., общего для сев.-вост. Азии с Сев. Америкой, но отсутствующего во всей остальной Палеарктике, а также *T. macrolabis* Lw. Возможно, что местным эндемом является *T. anceps* Sav., крайне таксономически изолированный в пределах рода и не имеющий близких форм ни в Палеарктике, ни в Неарктике.

К фауне долгоножек Магаданской обл., по-видимому, близки фауны Шантарских островов и крайнего севера Сахалина, которые, однако, еще совершенно недостаточно изучены.

Особое место на севере Дальнего Востока занимает фауна Камчатки, в которой насчитывается более 40 видов Tipulidae (Alexander, 1933b; Савченко, 1968г, 1968д). Наиболее широко распространенный трансбореальный комплекс долгоножек представлен здесь всего 11 (28%) видами. Значение фоновых видов приобретают ангарские (*Tipula moivana* Mats., *T. laetibasis* Al., *T. kamchatkana* Al., *T. subcentralis* Al., *T. dershavini* Al., *T. flaccida* Al., *T. tundrensis* Al., *T. kamchatkensis* Al., *Nephrotoma stejnegeri* Al., *N. saghalienensis* Al.), эубореальные (*Tipula transbaikalica* Al., *T. subexcisa* Lund., *Phoroctenia vittata* Mg.), эубореомонтанные (*Tipula bistilata* Lund., *T. limbata* Ztt., *T. invenusta* Ried., *T. crassicornis* Ztt., *N. tenuipes* Ried.), эуарктические (*Tipula besselsi* O.-S., *T. freyana monochroa* Sav., *T. ciliata* Lund., *T. middendorffi unicolor* [Sav., *T. stackelbergiana tundrensis* Al., *T. pribilofensis* Al.]), арктомонтанные (*T. excisa* Schum., *T. excisoides* Al.) и субарктические (*Prionocera ringdahli* Tjed., *Tipula laccata* Lund. et Frey, *T. trispinosa* Lund.) зоогеографические элементы. По сравнению с Магаданской обл. фауна Камчатки отличается дальнейшим ростом удельного веса общих с Сев. Америкой берингийских элементов, которые пополняются тут *T. macrolabis* Lw. и *T. subarctica* Al., а также более высоким уровнем эндемизма за счет *T. nana* Sav., *T. ambigua* Sav., *T. amblyostyla* Sav. и *T. sublimitata* Al.

Несмотря на четко выраженный общий колорит местной фауны, в ней обнаружены также типично палеарктические виды долгоножек, в частности *T. latemarginata* Al., *T. bipennicillata* Al. и *T. derbecki* Al., встречающиеся в долине реки Плотникова, где в районе термальных источников локализованы и многие другие южные фаунистические элементы (Куренцов, 1966а).

Фауна камчатского типа населяет и сев. Курилы, где она, однако, и количественно, и качественно сильно обеднена. То же предположительно касается и Командорских островов, откуда пока известен только зубореомоштаный *T. invenusta* Ried.

ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Положительная роль личинок долгоножек как одного из почвообразовательных факторов, способствующих ускоренному разложению органических веществ и обогащению продуктами их распада почвы, была кратко рассмотрена выше (глава «Образ жизни»). Эта сторона жизнедеятельности долгоножек, несмотря на ее большое практическое значение, почти неизвестна даже зоологам.

Значительно чаще привлекает к себе внимание отрицательная роль долгоножек. Некоторые геобионтные, а также отдельные гелобионтные виды семейства способны в личиночной фазе питаться не только разлагающимися растительными продуктами, но и тканями живых растений; в связи с этим они могут становиться и вредителями.

На повреждения растений личинками долгоножек указывал еще в XVIII в. Гударт (Goedaert, 1669), назвавший их метко «gobwormen» — «черви-разбойники». О вредной деятельности личинок долгоножек сообщали в XVIII—XIX вв. также Гуттуин (Houttuyn, 1768), Кирби и Спенс (Kirby, Spence, 1822), Тиньи и Герен (Tigny, Guérin, 1828), Снеллен ван Фолленгофен (Snellen van Vollenhoven, 1852), Ташенберг (Taschenberg, 1878) и многие др. В современной энтомологической литературе за рядом видов семейства прочно закрепилась репутация опасных вредителей, которые могут причинять большой ущерб сельскому хозяйству, декоративному растениеводству и лесному делу.

Как вредители различных одно- и многолетних растений долгоножки известны во многих странах земного шара. В частности, вред от них был неоднократно зарегистрирован:

в СССР — на европейской территории (Силантьев, 1931; Кипенварлиц, 1961, и др.), в Таджикистане (Саакян-Баранова, 1944; Штакельберг, 1949) и на юге Дальнего Востока (Масловский, 1934; Мищенко, 1936, 1940);

в Зап. Европе — на территории Австрии (Bollow, 1956), Англии (Ormerod, 1900; Collinge, 1914), Бельгии (Desoil, 1914), Болгарии (Попов, Николова, 1958), Венгрии (Jablonski, 1909), ГДР, Нидерландов (de Jong, 1925a), Дании (Bovien, 1948), Ирландии, Исландии (Силантьев, 1931), Италии (Doucense, 1929), Норвегии (Schoyen, 1926), Польши (Woroniecka, 1928), Румынии (Силантьев, 1931); Финляндии (Hukkinen, 1925), ФРГ (Maercks, 1953a), Франции (Balachowsky, Mesnil, 1936; включая Корсику — Силантьев, 1931), Чехословакии (Miller, 1956), Швейцарии (Faes, Tonduz, 1922), Швеции (Borg, 1952, 1960), Шотландии (Rennie, 1927) и некоторых других стран; в зарубежной Азии — в Японии (Onuki, 1901, 1905; Alexander, 1953c), на острове Тайвань (Китай) (Matsumura, 1916) и в Индонезии (Koningsberger, 1898; Senstius, 1915);

в Сев. Америке — в ряде районов США и Канады (Forbes, 1890; Webster, 1891, 1893a; Stedman, 1902; Nyslop, 1910; Howard, 1921; Thomas, 1936, и др.);

в Южн. Америке — на территории Чили (Olalquiaga, 1953);

в Африке — на территории Египта и Алжира, а также на Канарских островах (Силантьев, 1931);

в Австралии — в Новом Южном Уэльсе (Alexander, 1920a), в Океании и в Новой Зеландии (Kirk, 1895).

Достаточно обширный и в настоящее время, по мере накопления новых данных ареал вредной деятельности долгоножек в дальнейшем несомненно еще расширится за счет включения в него ряда стран Юго-Вост. Азии, Африки и Южн. Америки, где фауна вредителей растений еще недостаточно изучена, а на не освоенных человеком территориях еще вообще не сложилась.

До сих пор в Зап. Европе зарегистрировано 28, а на европейской территории СССР — 16 вредных видов долгоножек. Список их дан в табл. 31. К нему надо, однако, относиться критически. До двадцатых годов текущего века состояние систематики ряда групп семейства (например, группы «oleracea») не обеспечивало точного определения принадлежащих к ним вредных видов, а более или менее точная идентификация долгоножек во вредящей личиночной фазе была до последнего времени практически неосуществимой. Поэтому в число вредителей наряду с достоверными могли попасть и сомнительные виды, которые в будущем подлежат исключению из этого списка.

Наибольшее хозяйственное значение как вредители в Европе имеют широко распространенные и почти везде обычные геобионтные виды из подрода *Tipula* s. str., периодически дающие вспышки массовых размножений. На протяжении более чем полутора веков и на европейской территории СССР, и в странах Зап. Европы основным вредным видом этого подрода считалась так называемая капустная (западная) долгоножка *Tipula* (s. str.) *oleracea* L. (Bodenheimer, 1923a; Силантьев, 1931). Лишь после работ Де Йонга (de Jong, 1925a) и Лакшевица (Lackshewitz, 1930) выяснилось, что под этим названием раньше фигурировал комплекс близкородственных видов-двойников подрода *Tipula* s. str., из которых *T. oleracea* в силу относительной малочисленности играет повсеместно лишь подчиненную роль. Например, в Германии на ее долю приходилось всего около 10%, а в Нидерландах — максимум до 30% от всей массы вредных личинок подрода *Tipula* s. str., обитающих в почве; в СССР она встречается единично и только на крайнем западе.

В настоящее время твердо установлено, что из всех видов подрода наиболее опасна для растениеводства болотная, или вредная, долгоножка *Tipula* (s. str.) *paludosa* Mg. (Maercks, 1953a; Зорина, 1955; Risco, 1961). К этому виду должны быть в основном отнесены прежние указания на повреждения растений капустной долгоножкой как в европейской части СССР, включая северо-западные области РСФСР (Зорина, 1955), Белоруссию (Марковец, Горбунова, 1949; Марковец, 1951) и Украину (Савченко, Савинский, 1950), так и в странах Зап. Европы.

По вредности болотной долгоножке лишь немного уступает осенняя долгоножка *Tipula* (s. str.) *czizeki* de Jong. Вопреки Де Йонгу (de Jong, 1925a), считавшему этот вид мало опасным для полеводства, на Украине (Савченко, 1950) и в Германии (Maercks, 1941c) он иногда причиняет большой ущерб посевам сельскохозяйственных культур. При этом осенняя долгоножка как бы дополняет болотную, так как вредит главным образом на низовых торфяниках, тогда как болотная — больше на верховых.

На крайнем юге европейской части СССР большую и осеннюю долгоножек как вредитель замещает восточная долгоножка *Tipula* (s. str.) *orientalis* Lack.

В Венгрии наиболее вредным видом семейства считается пятнистая долгоножка *Nephrotoma maculata* Mg. (Jablonski, 1909), которая в отдельные благоприятные для ее размножения годы может выдвигаться на первый план также в северо-западных областях европейской части Советского Союза (Зорина, 1955).

Такие долгоножки, как весенняя (*Tipula vernalis* Mg.), черная (*Nigrotipula nigra* L.), ступенчатая (*Nephrotoma scalaris* Mg.) и рогачик (*N. cornicina* L.), должны рассматриваться как второстепенные вредители, так как их вредная деятельность достигает хозяйственно ощутимых размеров сравнительно редко и к тому же проявляется обычно очень локально. Отдельные случаи значительных повреждений сельскохозяйственных растений весенней долгоножкой отмечались, например, в Германии (Sellke, 1937) и Нидерландах (de Jong, 1925a), черной — на Украине (Савченко, 1950) и в Германии (Ewert, 1900), ступенчатой — на Украине (Савченко, Савинский, 1950), рогачика — в Ленинградской обл. (Штакельберг 1920) и в Чехословакии (Vimmer, 1905).

Поскольку понятие «вредитель» является не столько биологическим, сколько экономическим, большинство остальных долгоножек, упомянутых в табл. 31,

Таблица 31

Долгоножки, вредящие растениям в Европе¹

Вид	Район вредности	Источник
<i>Tipula czizeki</i> de Jong*	УССР	Савченко, Савинский, 1950
<i>T. flavolineata</i> Mg.*	Германия (Бург, Кюстрин) РСФСР (Тульская обл.) ФРГ	Maercks, 1941c; Richter, 1948 Сополько, 1916 Maercks, 1953a
<i>T. italica</i> Lack.	Чехословакия	Matejka, 1915
<i>T. lateralis</i> Mg*.	Италия	Loi, 1972
<i>T. luteipennis</i> Mg.*	Англия	White, 1951
<i>T. marginata</i> Mg.	Шотландия	Cameron, 1917
<i>T. melanoceros</i> Schumm.	РСФСР (сев.-зап.)	Зорина, 1955
<i>T. obsoleta</i> Mg.	Германия (Франкония)	Fuchs, 1900, 1901; Escherich, 1942
<i>T. lunata</i> L. (=ochracea Mg.)*	БССР	Escherich, 1942 Maercks, 1953a
<i>T. oleracea</i> L.*	Австрия	Кипенварлиц, 1939; Горбунова и Турищева, 1957
	Англия	Bollow, 1956
	Германия	Ormerod, 1900
	Финляндия	Ewert, 1898
	Франция	Hukkinen, 1925
	Швейцария	Desoil, 1914
	Шотландия	Faes, Tonduz, 1922
<i>T. orientalis</i> Lack.*	Кавказ (Сочи, Кахетия)	Rennie, 1927 Тулашвили, 1948 ² ;
	Средняя Азия	Савченко, 1961a
<i>T. pabulina</i> Mg.	Германия	Штакельберг, 1949
<i>Tipula paludosa</i> Mg. (=oleracea auct.)*	СССР (европ. часть)	Eckstein, 1904
	УССР	Штакельберг, 1932
	Австрия	Савченко, Савинский, 1950
	Англия	Bollow, 1956
	Болгария	Roebuck, 1925
	Нидерланды	Попов, Николова, 1958
	Франция	de Jong, 1925a
	ФРГ	Ricou, 1961
	Шотландия	Maercks, 1953a
<i>T. scripta</i> Mg*	Коми АССР	Rennie, 1927
<i>T. subnodicornis</i> Ztt.	Германия (Франкония)	Шиперович, личное сообщение
<i>T. varipennis</i> Mg.*	БССР	Fuchs, 1900, 1901; Escherich, 1942
<i>T. vernalis</i> Mg.	Германия (Бург)	Escherich, 1942
	Нидерланды	Кипенварлиц, 1939
	Франция	Sellke, 1937
<i>Nigrotipula nigra</i> L.*	УССР	de Jong, 1925a
	БССР	Balachowsky, Mesnil, 1936
	Германия	Савченко, Савинский, 1950
<i>Nephrotoma cornicina</i> L.*	РСФСР (Ленингр. обл.)	Горбунова, Турищева, 1957
	УССР	Ewert, 1898; Maercks, 1941c
	Германия	Штакельберг, 1920
	Чехословакия	Савченко, 1961a
<i>N. crocata</i> L.*	УССР (зап. области) ³	Fuchs, 1900, 1901
	Германия	Vimmer, 1905
	Польша (Лодзь) ³	Escherich, 1942
<i>N. dorsalis</i> F.	ФРГ	Maercks, 1953a
<i>N. flavescens</i> L.	Германия	Schaufuss, 1901; Maercks, 1939a
	Шотландия	Rennie, 1927
<i>N. lunulicornis</i> Schumm.	Германия (Бург)	Sellke, 1937
<i>Nephrotoma maculata</i> Mg.*	РСФСР (сев.-зап.)	Зорина, 1955
	Англия	Roebuck, 1925
	Венгрия	Jablonski, 1909

¹ Виды, указанные в качестве вредителей для СССР, отмечены звездочкой (*).² Тулашвили (1948) указывает для Кахетии как вредителя *T. paludosa* Mg. Эти данные относятся без сомнения к *T. orientalis* Lack., замещающему болотную долгоножку на всей территории Кавказа.³ По данным, опубликованным в сборнике «Rocznik ochrony roślin» t. I, (1/3), 1933 г.

Таблица 31 (продолжение)

Вид	Район вредности	Источник
<i>N. pratensis</i> Mg.*	Германия Нидерланды Польша Франция УССР ³ БССР	Schnauer, 1931 de Jong, 1925a Woroniccka, 1928 Balachowsky, Mesnil, 1936 Оригинальные данные Горбунова, Турищева, 1957 Schnauer, 1931
<i>N. quadrifaria</i> Mg.	Германия	Cavalli, 1957
<i>N. scalaris</i> Mg.	Италия Польша (Келецк) Германия (Франкония)	Woroniccka, 1928 Fuchs, 1900, 1901; Escherich, 1942
<i>N. scurra</i> Mg.*	УССР БССР Англия Италия БССР	Савченко, Савинский, 1950 Горбунова, Турищева, 1957 Milles, 1921 Ribaga, 1901 Васильев, 1933; Горбунова, Турищева, 1957

следует считать условными или даже сомнительными вредителями; в силу своей малочисленности или экологических особенностей они в нормальных условиях не могут вредить сколько-нибудь существенно. Это касается, в частности, *Tipula lunata* L., *T. pabulina* Mg., *T. scripta* Mg., *Nephrotoma crocata* L., *N. lunulicornis* Schumm., *N. dorsalis* F., *N. quadrifaria* Mg., связанных экологически с древесными насаждениями и зарослями кустарников; *Tipula obsoleta* Mg., *T. melanoceros* Schumm. и *T. subnodicornis* Ztt., развивающихся в мокрых мхах; а также *T. luteipennis* Mg., *T. lateralis* Mg. и *T. marginata* Mg., проходящих развитие в сильно заболоченной мокрой почве, которая может быть использована для растениеводческих целей лишь после осушения. *Nephrotoma pratensis* Mg. мало опасен для растений, так как его личинки весной прекращают питание и окукливаются еще до начала массового сева яровых, а в новом поколении достигают более прожорливых старших возрастов лишь к концу лета, когда даже однолетние полевые культуры уже мало уязвимы для повреждений.

Безусловно ошибочно включен в число вредителей сельскохозяйственных растений дендрофильный *Tipula flavolineata* Mg. (Сополько, 1916); его личинки — типичные сапроксилофиты, развивающиеся в гнилой древесине мертвых лиственных древесных пород, и ни при каких условиях не встречаются в полевых почвах. Сомнительны также повреждения личинками этого вида древесных насаждений, отмеченные в Германии Ташенбергом (Matejka, 1915; Maercks, 1953a).

По наблюдениям в европейской части СССР и Центр. Европе, отдельные виды долгоножек вредят обычно не индивидуально, а в комплексах, состоящих из одного основного и одного или нескольких второстепенных сопутствующих видов семейства. Примеры таких комплексов приведены в табл. 32.

В Ср. Азии видовой состав вредных долгоножек таксономически близок к таковому в Европе. Так, в Таджикистане, по Штакельбергу (1949), на пойменных землях р. Душанбинки в окр. Душанбе основным вредителем из видов семейства является восточная долгоножка *Tipula* (s. str.) *orientalis* Lack., а также *Nephrotoma bispinosa* Al., в настоящее время рассматриваемый лишь как подвид европейского *N. scalaris* Mg.

На юге Дальнего Востока в качестве вредителей отмечены геобионтные личинки какого-то крупного, ближе не определенного вида из рода *Nephrotoma* Mg. (Масловский, 1934). В специфических условиях поливной культуры риса тут вредят и геобионтные формы рода *Tipula*, в частности *T. (Arctotipula) conjuncta* Al., развивающийся нормально в мокрой почве торфяных болот (Мищенко, 1936, 1940).

Таблица 32

Примерный видовой состав комплексов вредных долгоножек

Район	Год	Вид долгоножек	Соотношение (в %)	Источник
Пойма р. Бученки (УССР, окр. Клева)	1949	<i>Tipula czizeki</i> de Jong	85	Савченко, 1966а.
		<i>Nigrotipula nigra</i> L.	15	
То же	1958	<i>Tipula czizeki</i> de Jong	60	Там же
		<i>Nigrotipula nigra</i> L.	15	
		<i>Nephrotoma scalaris</i> Mg.	25	
		<i>Nigrotipula nigra</i> L.	25	
Пойма р. Супой (УССР, окр. Яготина)	1949	<i>Nephrotoma scalaris</i> Mg.	75	»
		<i>Nigrotipula nigra</i> L.	25	
		<i>Nephrotoma scalaris</i> Mg.	75	
Пойма р. Эльбы (Германия, окр. Бурга)	1937	<i>Tipula paludosa</i> Mg.	40	Sellke, 1937
		<i>T. czizeki</i> de Jong	56	
		<i>Nigrotipula nigra</i> L.	4	
		<i>Nephrotoma lunulicornis</i> Schumm.	Единично	
То же	1941	<i>Tipula czizeki</i> de Jong	98	Maercks, 1941с
		<i>Nigrotipula nigra</i> L.	2	

Из других гелобионтных видов на Дальнем Востоке, вероятно, вредит также *Tipula (Yamatotipula) aino* Al., довольно широко распространенный в южн. Приамурье и Приморье. Этот вид снижал репутацию наиболее опасного вредителя сельскохозяйственных растений в Японии, где он известен под названием большой рисовой долгоножки (Masaki, 1930, 1933а; Harukawa, Kumashira, 1936; Sekiya, 1950, и др.). К нему же, по-видимому, относится большинство указаний (Onuki, 1905; Kuwayama, 1926, и др.) на повреждения растений в Японии *T. parva* Lw. (см. ниже). Кроме *T. aino* Al., в Японии как вредители зарегистрированы еще малая рисовая долгоножка *T. (Yamatotipula) latemarginata* Al. (Kuwayama, 1946), а также ряд видов *Nephrotoma*, включая *N. minuticornis* Al. (Kuwayama, 1926; Shiraki, 1952), *N. virgata* Coq. (Masaki, 1933а; Takahashi, Tsumagari, 1938), которые имеют тут, однако, лишь второстепенное хозяйственное значение, как и *Tipula longicauda* Mats. (? = *T. juncea mystica* Al.).

В южных субтропических районах Японии как вредители выступают уже долгоножки ориентальной фауны, в том числе очень крупный рыжий *Stenacroscelis praepotens* Wied. (Clausen, 1931). Личинки этого гиганта среди долгоножек повреждают растения также на острове Тайвань (Китай). Вторым вредным видом семейства на Тайване является *Nephrotoma makiella* Mats. (Matsumura, 1916).

Видовой состав вредных долгоножек в континентальных районах Юго-Вост. Азии и в Индонезии нуждается еще в выяснении. Весьма возможно, что там, как и в Южн. Японии, растения в условиях поливного земледелия повреждаются личинками видов *Stenacroscelis*.

К какой систематической группе относятся вредные долгоножки, указанные для Явы под названием *Tipula parva* Lw. (Konigsberger, 1898; Senstius, 1915), — неизвестно, так как это название, являясь «nomen nudum», не имеет конкретного таксономического содержания.

За исключением гелобионтного *Tipula sayi* Al. (= *T. costalis* Say), большинство остальных вредных видов долгоножек североамериканской фауны принадлежит, по-видимому, к гелобионтным группам родов *Tipula* и *Nephrotoma*. Это *Tipula bicornis* Lw., *T. cunctans* Say (= *T. infuscata* Lw.), *T. georgiana* Al., *T. graminivora* Al., *T. qualii* Doane, *T. simplex* Doane, *Nephrotoma ferruginea* F. и *N. sodalis* Lw. Обзор основной литературы по ним дают Александер (Alexander, 1920а) и Меркс (Maercks, 1953а).

Из Южн. Америки до сих пор известен только один вредный вид семейства — *Tipula apterogone* Philippi, принадлежащий к эндемичному подроду *Microtipula* Al. Вред от него наблюдался на территории Чили в районе Чанко (Olalquiaga, 1953).

В Австралии (Новый Южный Уэльс) растения повреждались личинками эндемичного *Habromastix cinerascens* Skuse (Alexander, 1920а), а на Новой Зеландии — каким-то видом *Tipula*, систематическое положение которого ближе не определено (Kirk, 1895).

Как неспециализованные широкие полифаги, долгоножки могут повреждать самые различные одно- и двудольные травянистые растения, а также многие кустарники и древесные породы. Из сельскохозяйственных растений на европейской территории Советского Союза и в других странах Европы от долгоножек страдает большинство технических, зерновых, зернобобовых, кормовых и овощных культур, а также некоторые крупяные, масличные и лекарственные культуры (табл. 33).

Наиболее повреждаемые долгоножками сельскохозяйственные растения — это в северо-западных областях европейской части СССР лен и капуста, в БССР — капуста и кормовая люпин, в УССР — капуста, а в странах сев.-зап. Европы (ГДР, ФРГ, Нидерланды, сев. Франция) — естественные и сеяные луга (в Англии — в том числе и газоны на спортивных площадках и стадионах). На лугах из различных растительных компонентов в первую очередь повреждаются бобовые, в частности различные виды красных и белых клеверов. Вообще личинки долгоножек отдают предпочтение двудольным растениям, а злаки повреждают менее охотно, лишь после уничтожения или при отсутствии двудольных. В связи с этим на лугах и посевах травосмесей вредная деятельность долгоножек обычно обнаруживается прежде всего по появлению погрызов на листочках бобового компонента (Maercks, 1959). По-видимому, долгоножки совсем не вредят таким культурам, как просо из зерновых и щавель из овощных (Силантьев, 1931).

Из травянистых ягодных растений от долгоножек довольно часто страдают земляника и клубника. Повреждения долгоножками отмечены, например, на европейской территории СССР (Силантьев, 1931) и в Болгарии (Попов, Николова, 1958).

К числу повреждаемых долгоножками ягодных кустарников в Европе относятся малина, крыжовник и смородина. На малине вред от долгоножек зарегистрирован в УССР (Крышталь, 1959); надо, однако, думать, что в дальнейшем он будет обнаружен и в других европейских странах.

Наряду с ягодниками долгоножки вредят и многим дикорастущим кустарникам. По наблюдениям на территории Каневского заповедника в центральном Приднепровье, долгоножками повреждаются барбарис, желтая акация, обыкновенная черемуха, глос, терн, бересклет и бузина (Крышталь, 1959). Особенно сильно страдает от долгоножек при искусственном разведении корзиночная ива (*Salix caspica* и *S. viminalis*). Значительные повреждения ее личинками долгоножек отмечались в Ленинградской обл. (Селищенская, 1938) и в западных областях УССР (Kozikowski, 1939), а за рубежом — в Германии (Krahe, 1913; Ludwigs, Schmidt, 1930).

В список древесных пород, которым вредят долгоножки, входят из плодовых культур — яблоня, груша, слива, вишня и грецкий орех, а из лесных — липа, дуб обыкновенный, граб обыкновенный, береза бородавчатая, вяз, клен платановидный, ясеня обыкновенный, ива, тополь, ольха и шелковица (Крышталь, 1959). В Италии они повреждали также масляное дерево (Ribaga, 1901). Личинки долгоножек могут повреждать и хвойные, в частности бальзамическую ель, лиственницу (Hartig, 1860), сосну и др. (Baudisch, 1883; Escherich, 1942); повреждения лиственницы имели место и в Сибири (Кондаков, Казачинская, 1964; Рожков, 1966).

В декоративном садоводстве долгоножки иногда вредят цветочным культурам. Например, в УССР отмечены случаи повреждения ими мальвы (*Malva sinensis* и *Alcea rosea*; Крышталь, 1959), в Германии — роз (Schaufuss, 1901); а в Англии — тюльпанов (Ormerod, 1900).

В Сев. Америке ассортимент культур, повреждаемых долгоножками, близок к таковому в Европе. В США от долгоножек страдают, например, пшеница (Hyslop, 1910), табак (Morris, 1942), люцерна (Packard, Thompson, 1921),

Таблица 33

Сельскохозяйственные культуры, повреждаемые в Европе долгоножками

Культура	Страна	Источник
Технические: сахарная свекла	УССР	Васильев, 1906
	Венгрия	Jablonowski, 1909
лён	Болгария	Попов, Николова, 1958
	Польша	Woroniecka, 1928
табак	Чехословакия	Vimmer, 1905
	РСФСР (сев.-зап.)	Силантьев, 1931
махорка	УССР	Крышталь, 1959
	БССР	Марковец, 1951
кок-сагыз	РСФСР (Брянск. обл.)	Шелюжко, 1935
	Абхазская АССР	Королюков, 1931
хмель	Болгария	Попов, Николова, 1958
	РСФСР (центр.-черномор. зона)	Савченко, Шелюжко, 1933
конопля	УССР	Савченко, Савинский, 1950
	БССР	Кипенварлиц, 1939
Зерновые: озимая пшеница	УССР	Васильков, 1950
	БССР	Крышталь, 1959
рожь	БССР	Кипенварлиц, 1939
	Австрия	Bollow, 1956
ячмень	Венгрия	Jablonowski, 1909
	ФРГ	Maercks, 1953a
овес	РСФСР (сев.-зап.)	Силантьев, 1931
	БССР	Там же
рис	Англия	Rennie, 1917
	Болгария	Попов, Николова, 1958
кукуруза	ФРГ	Maercks, 1953a
	РСФСР (сев.-зап.)	Силантьев, 1931
Зернобобовые: горох	БССР	Кипенварлиц, 1939
	Англия	Milles, 1921
бобы	Дания	Lind, 1915
	Шотландия	Rennie, 1927
вика	Италия	Del Guercio, 1914
	БССР	Горбунова, Турищева, 1957
люпин желтый	РСФСР (сев.-зап.)	Силантьев, 1931
	Болгария	Попов, Николова, 1958
Кормовые: естественные и сеяные луга	Дания	Lind, 1915
	Италия	Cavalli, 1957
клевер	РСФСР (сев.-зап.)	Силантьев, 1931
	БССР	Марковец, 1951
	Болгария	Попов, Николова, 1958
	Польша (Костшинь)	Richter, 1943
	РСФСР (сев.-зап.)	Силантьев, 1931
	БССР	Марковец, Горбунова, 1949
	Англия	Walton, 1917; Milles, 1921
	Германия	Schnauer, 1931; Sellke, 1937; Maercks, 1939a, 1941a
	Нидерланды	de Jong, 1925a
	Франция	Desoil, 1914; Ricou, 1961
	Швеция	Borg, 1952
	СССР (европ. часть)	Сопощко, 1916, Силантьев, 1931
	Болгария	Попов, Николова, 1958
	ФРГ	Maercks, 1953a
	Италия	Del Guercio, 1914

Таблица 33 (продолжение)

Культура	Страна	Источник
люцерна тимофеевка, лисохвост Овощные: капуста	СССР (европ. часть)	Силантьев, 1931
	То же	Там же
кольраби картофель	То же	Там же; Кипенварлиц, 1939;
	Германия	Штакельберг, 1920
огурцы	Болгария	Richter, 1943
	Польша	Попов, Николова, 1958
морковь	Норвегия	Gorjaczkowski, 1915
	Германия	Schoyen, 1903
лук, чеснок	СССР (европ. часть)	Sellke, 1931
	Болгария	Силантьев, 1931
латук	Франция	Попов, Николова, 1958
	Шотландия	Ricou, 1961
салат	Болгария	Самерон, 1917
	Польша	Попов, Николова, 1958
помидоры	УССР	Woroniecka, 1928
	БССР	Крышталь, 1959
Кружяны: гречиха	Германия	Кипенварлиц, 1939
	Франция	Richter, 1943
Масличные: рапс	УССР	Lesne, 1905
	Польша	Васильев, 1915; Крышталь, 1959
клещевина	Болгария	Попов, Николова, 1958
	Англия	White, 1951
Лекарственные: мята	УССР	Савченко, 1966a
	Польша	Крышталь, 1959
	Болгария	Gorjaczkowski, 1915
	Швеция	Попов, Николова, 1958
	УССР	Borg, 1952
	То же	Крышталь, 1959
	То же	Там же

леспеделиа (Rodriguez, 1953), земляника (Thomas, 1936), пастбища (Alexander, 1921a), сеяные и естественные луга (Forbes, 1890; Howard, 1921), а на юге страны, в Калифорнии, также хлопчатник (Carnes, Newcomer, 1912).

На юге советского Дальнего Востока, кроме сахарной свеклы, картофеля, капусты и лука (Масловский, 1934), долгоножками сильно повреждается еще поливной рис (Мищенко, 1936, 1940).

Очень сильно страдает поливная культура риса от долгоножек также в центр. и южн. Японии (Masaki, 1959), где они повреждают и многие другие культурные растения, включая пшеницу, ячмень, табак, лилии и индийский лотос, а из древесных пород — грушу, шелковицу и кедр (Alexander, 1953c). На юго-востоке Азии долгоножки известны как вредители всходов сахарного тростника и кофейного дерева (Koningsberger, 1898; Senstius, 1915).

Обычно повреждения растений долгоножками наблюдаются в открытом грунте. Иногда они могут, однако, иметь место также в теплицах и парниках (Maercks, 1953a), что является следствием заноса сюда яиц и молодых личинок долгоножек с необеззараженной или недостаточно тщательно просеянной землей.

Травянистые растения страдают от долгоножек больше всего на первоначальных фазах своего развития, в период прорастания семян и выхода на поверхность еще не окрепших всходов, а также в первые дни после высадки рассады из парников в грунт. Для растений с тонкими и нежными стебельками (бобовые травы первого года жизни, лён и др.), а также для растений, которые до кущения вообще не имеют стеблей (хлебные злаки), критический период

длится от нескольких недель до нескольких месяцев. Скорее становятся «не по зубам» долгоножкам и уходят от угрозы повреждения ими растения с быстро растущими и грубыми корнями и стеблями (капуста, помидоры, свекла и др.).

Более развитым травянистым растениям долгоножки могут вредить косвенно. Делая погрызы на поверхности их стеблей и корней, они тем самым открывают доступ в растительные ткани гнилостным микроорганизмам, вызывающим болезни типа гнилей. Васильев (1906) описывает, например, случай, когда вследствие повреждения личинками долгоножек загнило и погибло 50% корней маточной свеклы, высаженных в грунт для выращивания посадков. Через выгрызенные ранки, кроме гнилостных, могут проникать и другие болезнетворные микроорганизмы и вирусы. По Эльзе (Elze, 1927), именно таким путем личинки *Tipula paludosa* Mg. распространяют на посадках картофеля опасное вирусное заболевание, известное под названием «скручивания листьев» («leafroll»).

Кустарниковые и древесные породы повреждаются долгоножками также преимущественно в молодом возрасте, почти исключительно на первом и реже на втором году жизни при выращивании их сеянцев в лесных школах и питомниках (Escherich, 1942). Для высаженных в грунт саженцев долгоножки уже менее опасны.

Определение долгоножек по повреждениям связано с некоторыми трудностями, так как эти повреждения часто очень похожи на те, которые причиняют растениям проволочники и некоторые другие почвообитающие насекомые (Rico, 1961). Особенно часто их смешивают с повреждениями, нанесенными гусеницами озимой совки, с которыми личинки долгоножек имеют и некоторое внешнее сходство (Sellke, 1937).

Лишь немногие виды долгоножек повреждают избирательно корни растений, подрывая и поедая их, например личинки дальневосточного *Tipula conjuncta* Al., вредящие рису. Одна личинка этого вида съедает в течение суток до 5 линейных сантиметров корешков риса, не считая молодых зеленых частей стеблей. Поврежденные растения всплывают на поверхность воды, желтеют и скапливаются у валиков чеков, куда их постепенно сносит ветром (Мищенко, 1936, 1940).

Большинство долгоножек повреждают главным образом стебли растений, а корни лишь случайно, не столько в целях питания, сколько механически, разрывая и перекусывая их при передвижении в почве.

На всходах свеклы, льна, бобовых трав, пшеницы, ржи и других зерновых личинки долгоножек подгрызают молодые растения у самой поверхности почвы в зоне корневой шейки. Поврежденные растения обычно падают на землю, как будто их подстригли, если же иногда и остаются стоять, то быстро желтеют и легко выдергиваются из почвы, в которой остаются их корешки. Высаженная в грунт рассада капусты, помидоров, табака и махорки повреждается долгоножками также у корневой шейки, где личинки выгрызают более или менее глубокие ямки. Молодые растения от этого надламываются и погибают (рис. 138, 1); более взрослые отстают в росте и развитии, а иногда со временем тоже засыхают. Вследствие взрыхления личинками верхнего слоя почвы в ней часто не могут удержаться и падают также здоровые, неповрежденные растения.

По ночам личинки, высунувшись наполовину из земли и раскачивая в разные стороны переднотельем, разыскивают наземные части растений и затаскивают, наподобие дождевых червей, в свои норки. При этом они выгрызают из молодых листочков мякоть по краям, а узкие листочки злаков нередко перегрызают нацело. Раскапывая в местах повреждений почву, можно находить личинок с торчащими изо рта кусочками растений (Якушев, 1931).

Первовозрастные личинки болотной и осенней долгоножек, заполняя перед рассветом на влажные от росы растения, выгрызают в молодых листочках клеверов мелкие сквозные дырочки.

У капусты личинки часто подгрызают или перегрызают при основании также черешки нижних прикорневых листьев, а в первое время после высадки

растений в грунт, когда в связи с временным привяданием листьев их опускают на землю, объедают с краев и последние.

В древесных питомниках личинки долгоножек перегрызают или глубоко надгрызают молодые ростки различных древесных пород, отчего растеньица надламываются и гибнут или коленовидно изгибаются и приобретают в дальнейшем уродливый вид, у более крупных сеянцев личинки повреждают стволы у корневой шейки в зоне 13—15 мм над поверхностью почвы и настолько же



Рис. 138. Повреждения растений личинками комаров-долгоножек. По Богданову-Каткову (1, 2) и Эшериху (3, 4).

1 — рассада капусты, 2 — отводок вербы, 3 — однолетние сеянцы сосны, 4 — молодые сеянцы ели.

вглубь ее (рис. 138, 3). При этом односторонне или в виде цельного кольца обгрызаются кора и луб до самой древесины. Поврежденные деревца быстро желтеют и усыхают (Escherich, 1942), хотя корни их остаются неповрежденными.

В культурах корзиночной ивы личинки долгоножек объедают и часто затаскивают в норки молодые побеги только что высаженных в грунт отводков. Часть подгрызенных побегов засыхает и остается висеть на растениях (рис. 138, 2). Повреждения наблюдаются и в почве, и на ее поверхности (Krache, 1913; Ludwigs, Schmidt, 1930).

На сильно поврежденных долгоножками посевах в результате массового выпадения растений образуются плешины различного размера, что ведет к изреживанию посевов и резкому снижению их продуктивности. В крайних случаях плешины, постепенно увеличиваясь и сливаясь друг с другом, распространяются на всю или почти всю пострадавшую площадь, и ее, если время еще позволяет, приходится целиком пересевать, расходуя на это дополнительные труд и средства. То же происходит и при сильном повреждении сеянцев и саженцев в лесных школах и питомниках.

При массовых размножениях вредных долгоножек потери от них могут достигать значительных размеров. Например, в 1929 г., когда вредные долго-

ножки (в основном *Tipula paludosa* Mg.) в массе появились в Ленинградской, Смоленской, Московской и Иваново-Вознесенской областях РСФСР, а также в ряде областей БССР, только в отдельных районах Смоленской обл. ими, по далеко неполным подсчетам, было уничтожено по 600 и более гектаров льна, не считая других сельскохозяйственных культур (Силантьев, 1931). В целом по зараженной долгоножками территории в 1929 г. погибли тысячи и сильно пострадали десятки тысяч гектаров сельскохозяйственных посевов. В 1938 г. лишь в совхозе «Десятилетие БССР» Любанского района Белорусской ССР от долгоножек погибло 98 га овса и 60 га конопли, а сильно повреждено ими было около 200 га овса. В 1959 г. одному только колхозу «40 лет Октября» Копаткевичского района БССР долгоножки причинили убыток на сумму (в старых деньгах) в 286.549 руб. (Кипенварлиц, 1961).

На северо-западе ФРГ массовые размножения долгоножек нередко были причиной настоящих сельскохозяйственных катастроф, от которых в связи с резким снижением продуктивности луговодства особенно страдало местное животноводство. Летом 1907 г. такая катастрофа имела место в районе Бременской болотной опытной станции (Tasche, 1907). По данным Меркса (Maercks, 1939a), в 1939 г. из-за повреждения долгоножками в Германии только в районе Бурга совсем не дали урожая 2500 га лугов. Большие потери в луговодстве были отмечены там и в 1940 году. В 1924/25 г. в Вестфалии рожь и пшеница пересеивались из-за долгоножек по 2—3 раза (Gasow, 1926). Осенью 1955 и весной 1956 г. долгоножки причинили большой ущерб посевам озимой пшеницы в Баварии и Австрии (Vollow, 1956), а в 1962 г. — в большинстве северных и северо-западных земель ФРГ (Lange, 1963).

Имеются наблюдения, что на площадях, где происходило массовое размножение долгоножек, в дальнейшем значительно повышается плодородие и соответственно урожайность сельскохозяйственных культур, что объясняется улучшением структуры почвы под влиянием жизнедеятельности личинок и обогащением ее органическими веществами за счет остатков погибших личинок и их экскрементов (Силантьев, 1931). Однако этот выигрыш не может идти ни в какое сравнение с потерями, вызванными личинками, и ни в коей мере не компенсирует причиненного ими вреда.

Личинки долгоножек представляют собою опасность для сельскохозяйственных и других культурных растений не только в местах своего непосредственного отрождения, но и на соседних площадях, так как могут мигрировать с поврежденных посевов на неповрежденные. Якушев наблюдал, например, в Смоленской обл. РСФСР в 1929 г. случаи переползания личинок долгоножек с поврежденного ими клевера на соседний лен в таких количествах, что на дороге, разделявшей эти культуры, колеи были доверху заполнены личинками. Основной причиной, заставлявшей личинок мигрировать, является, по-видимому, недостаток пищи, с одной стороны, и ускоренное пересыхание верхнего горизонта почвы в связи с изреживанием и гибелью растительного покрова на сильно поврежденных личинками посевах — с другой.

Вредная деятельность долгоножек на посевах и в лесных питомниках может продолжаться в течение всего вегетационного периода. Максимум она обычно достигает весной и в начале лета, когда молодые, еще не окрепшие растения яровых культур и еще недостаточно укоренившиеся древесные сеянцы наиболее восприимчивы к повреждениям, а личинки многих вредных видов (*Tipula paludosa* Mg., *Nigrotipula nigra* L., *Nephrotoma scalaris* Mg., *N. maculata* Mg. и др.), находятся в старших, наиболее прожорливых возрастах. В этом, в частности, заключается причина более высокой вредности болотной долгоножки (*T. paludosa* Mg.) по сравнению с осенней (*T. czizeki* de Jong), личинки которой достигают старших возрастов лишь к середине лета, когда большинство повреждаемых ими растений успевает уже подрасти и хорошо укорениться. Для поздних летних посадок капусты осенняя долгоножка, однако, не менее опасна, чем болотная. В районах с мягким морским климатом, где не бывает больших и продолжительных морозов, долгоножки, зимующие в фазе личинки (*Tipula*

paludosa Mg., *Nigrotipula nigra* L., *Nephrotoma scalaris* Mg., *N. maculata* Mg. и др.) вредят посевам в течение большей части зимы, если температура в верхних горизонтах почвы не опускается ниже +2, +3°. Этим отчасти объясняется, почему посевы бобовых трав первого года жизни, уходящие в зиму с нормальным травостоем, к весне нередко оказываются сильно изреженными. По этой же причине из травосмесей за зиму часто выпадают бобовые, которые более привлекательны для личинок, чем злаковые травы.

Несмотря на большой вред, который их личинки причиняют растениеводству, долгоножки являются, очевидно, не облигатными, а факультативными вредителями. Еще Буше (Bouché, 1833) высказал предположение, что личинки капустной долгоножки (*Tipula oleracea* L.) отдают предпочтение не живым, а разлагающимся растительным тканям и в связи с этим концентрируются главным образом у корней капусты, загнивших в результате повреждения личинками капустной мухи. Яблоновский (Jablonski, 1909) считает, что личинки пятнистой долгоножки (*Nephrotoma maculata* Mg.) в естественных условиях тоже питаются только мертвыми растительными остатками, вредными же они становятся лишь при нарушении нормальных биоценологических связей вспашкой, когда заделка основной массы мертвых растительных остатков глубоко в почву вынуждает личинок, живущих у ее поверхности, переходить от сапрофагии к питанию живыми растениями. Близкой точки зрения придерживались Кальтенбах (Kaltenbach, 1874) и Боденхеймер (Bodenheimer, 1923a).

Факультативный характер вредной деятельности долгоножек косвенно подтверждается таксономическими соображениями, а также тем, что они начинают приносить ощутимый вред лишь при очень большом уплотнении их популяций, свидетельствующем обычно о резком отклонении внутрибиоценологических связей от нормы. Если такие облигатные фитофаги, как подгрызающие совки, опасны для посевов озимых уже при средней численности их гусениц в несколько особей на 1 м², то вред от личинок долгоножек проявляется наглядно лишь тогда, когда средняя численность их достигает нескольких десятков особей на 1 м². При отсутствии другой пищи личинки долгоножек поедают живые растения так же интенсивно, как и гусеницы озимой совки; поэтому их более низкую вредность можно объяснить только тем, что они питаются в первую очередь мертвыми растительными остатками и, только использовав их запас в почве, начинают вредить живым растениям. В опытах Мищенко (1936) прожорливость личинок *Tipula conjuncta* Al. повышалась почти вдвое, если им вместе с живыми растениями не давали земли с разлагающимися растительными остатками.

Критическая численность личинок долгоножек в почве, при которой можно ожидать больших повреждений ими растений, различна для разных культур. Многолетний опыт борьбы с личинками болотной и осенней долгоножек в Западной Европе дает основания считать, что они становятся очень опасными, когда их количество достигает: на естественных и сеяных лугах — 100, на многолетних бобовых травах, хлебных злаках, льне и посевах других узкорядных полевых культур с густым травостоем — 50, на сахарной свекле, капусте и прочих широкорядных пропашных культурах — 10 особей в среднем на 1 м² (Maercks, 1953a; Vollow, 1956); последняя норма опасна и для сеянцев древесных пород. В зависимости от обстоятельств возможны, однако, колебания критической численности личинок долгоножек как в сторону ее повышения, так и в сторону ее снижения. Известны случаи, когда личинки даже при численности до 150—200 особей на 1 м² не причиняли большого вреда лугам. С другой стороны, Путивльским наблюдательным пунктом Службы учета МСХ УССР (Сумская обл.) в 1951 г. был отмечен случай гибели посева конопли уже при 10 личинках в среднем на 1 м². Поэтому при определении степени угрозы от личинок долгоножек следует учитывать не только их абсолютную численность, но и другие условия, особенно состояние повреждаемых культур. Когда численность личинок долгоножек ниже критической, они могут, по мнению Зельке (Sellke, 1936), даже приносить некоторую пользу луговодству, так как улуч-

шают условия роста и развития растений, немного разреживая слишком густой травостой. Сомнительно, однако, чтобы эта польза достигала хозяйственно ощутимых размеров.

Размещение очагов вредных видов долгоножек в географическом разрезе, а в пределах отдельных местностей — по элементам рельефа, разнотипным почвам и различным полям севооборотов всецело определяется основными экологическими особенностями семейства, прежде всего его гигрофильностью. Как правило, на территориях, с влажным и мягким морским климатом долгоножки многочисленнее и вредят сильнее, чем в районах с континентальным климатом. Вред от долгоножек всегда больше на сырых и низинных пойменных землях, особенно на заболоченных торфяниках, чем на водоразделах. Это касается как посевов, так и древесных посадок (Ильинский, 1962).

Из различных типов почв накоплению долгоножек и проявлению их вредной деятельности способствуют влажные легкие и средние суглинки с комковато-пылевидной структурой и особенно торфяники. Тяжелые суглинки и песчаные почвы в равной мере неблагоприятны для этого. Первые, хотя и удерживают много влаги, крайне затрудняют передвижение личинок долгоножек, а вторые не обеспечивают необходимых для их развития условий, так как плохо удерживают влагу (Якушев, 1931). На богатых органическим веществом торфяниках и луговых почвах долгоножки повреждают растения обычно чаще и сильнее, чем на минеральных фонах, так как в первом случае в качестве вредителей чаще выступают более вредные виды рода *Tipula*, а во втором — менее опасные виды *Nephrotoma* (Maercks, 1939a). Есть наблюдения, что искусственное обогащение почв органическим веществом путем внесения в них с осени навоза ведет в следующем году к увеличению численности долгоножек (Maercks, 1953a). Размножению способствует и резкое увеличение содержания органического вещества в лесных почвах за счет экскрементов массовых первичных вредителей древесных пород. Такой случай был, например, отмечен Динглером (Dingler, 1924) в лесах Верхнего Пфальца (ФРГ), где за 1—2 года до того имело место массовое размножение шелкопряда-монашенки. Вероятно, органическое вещество привлекает самок долгоножек к откладке яиц в почву, а может быть, и создает в процессе разложения благоприятный для развития их потомства гигротермический режим.

Личинки долгоножек чаще всего повреждают естественные и сеяные луга, а также посевы многолетних бобовых трав, которые долгое время не подвергаются какой-либо обработке, в связи с чем создаются благоприятные для накопления личинок условия. Поэтому на лугах и многолетних травах численность долгоножек может долго сохраняться на высоком уровне, а вредная деятельность их продолжается в течение многих лет подряд.

Однолетним и особенно пропашным сельскохозяйственным культурам, если они выращиваются в рациональных севооборотах, долгоножки вредят гораздо реже. Значительные повреждения долгоножками этих культур имеют место главным образом тогда, когда последние идут по пласту многолетних трав длительных сроков пользования или размещаются на пойменных землях непосредственно вслед за их осушкой и подъемом лугов (Jablonowski, 1909). Общеизвестно, например, что на северо-западе европейской территории СССР от долгоножек больше всего страдает лен, идущий по клеверу, хотя последний и считается одним из лучших предшественников льна. Влияние чередования культур в севообороте на накопление личинок вредных долгоножек в почве видно из данных, полученных в 1949 году при обследовании полей бывш. Бучанского опорного пункта Украинского института земледелия под Киевом.

Предшественник	Культура	Личинок на 1 м ²
Травосмесь	Травосмесь	10.5
Луг	Капуста	9.3
Рапс	Горчица	1.0
Пропашные (морковь, кукуруза и др.)	Столовая свекла	0.0

Наименее благоприятен для вредных долгоножек пропашной клин, способствующий быстрому самоочищению почвы от их личинок. Показательный пример этого приводит Якушев (1931), который на льне, посеянном после картофеля, вовсе не нашел личинок долгоножек, а после клевера обнаружил до 70 особей их на 1 м². В отличие от лугов и многолетних трав, на посевах однолетних культур вредная деятельность долгоножек обычно продолжается не более 1—2 лет и быстро затухает.

На отдельных полях однолетних сельскохозяйственных культур и парах личинками долгоножек обычно бывают сильнее заражены понижения и слабее — повышения рельефа. На лугах и многолетних травах этой разницы, однако, может и не быть (табл. 34).

Таблица 34

Численное распределение личинок долгоножек по элементам микрорельефа на различных полях севооборота (Якушев, 1931)

Культура	Личинок в среднем на 1 м ²		
	низина	склон	возвышенность
Лен	48	22	10
Овес	20	2	Единично
Клевер	52	52	52
Луг	40	40	40
Пар	28	Единично	0

В Европе зона наибольшей вредности долгоножек охватывает ее северо-западную часть, которая расположена в основном на высоте всего 80—100 м над ур. м. или даже ниже и подвергается постоянному отепляющему влиянию Гольфстрима (рис. 139). В эту зону прежде всего входит крайний северо-запад (атлантический климатический район) ФРГ, включая районы Мюнстера, Везер-Эмс и Восточнофризский (Maercks, 1939c; Lange, 1963); сюда же тяготеют приморские районы Шлезвиг-Гольштейна и Севернофризский, а за пределами ФРГ — южная часть Дании и Швеции, Нидерланды, восточные районы Англии и Шотландии и почти весь север Франции, включая значительную часть Нормандии, Бретани и Вандеи (Rico, 1961).

В зоне наибольшей вредности долгоножки встречаются почти ежегодно в значительных количествах, а массовые размножения их повторяются периодически и достаточно часто. Например, в районе Ольденбурга (ФРГ) за тридцатитрехлетний период с 1920 по 1952 год они отмечались 14 раз (Maercks, 1953b), причем численность личинок весной нередко достигала в среднем 800, а в отдельных случаях — даже 3000 особей на 1 м² (Sellke, 1937). При таком высоком заражении поверхность почвы часто выглядит как бы изрешеченной норками.

В этой зоне размножению вредных долгоножек, среди которых тут обычно преобладает *Tipula paludosa* Mg., способствует сочетание следующих почвенных, климатических и хозяйственных условий: обилие верховых (сфагновых) торфяников, мягкий морской климат с теплой зимой (средняя температура января не ниже -1°) и прохладным летом (средние июльские температуры до +17°), обилие осадков (свыше 600 мм в год), особенно осенью, большие площади непахотных земель — лугов, пастбищ и посевов многолетних трав.

Вне рассмотренной зоны размножение вредных долгоножек ограничивается недостатком влаги, высокими летними температурами и холодными зимами. В этих районах вредные долгоножки встречаются почти исключительно

на особо увлажненных пойменных землях, а их массовое размножение и выход на водоразделы наблюдаются только спорадически, когда местные климатические условия в течение 1—2 лет отклоняются от нормы в сторону снижения температуры и усиления увлажнения.

К числу районов спорадического значительного и большого вреда долгоножек в Зап. Европе относятся, например, в ГДР — междуречье Эльбы и Шпрее и приморские районы Мекленбурга; в ФРГ — вост. Бавария; в Австрии —

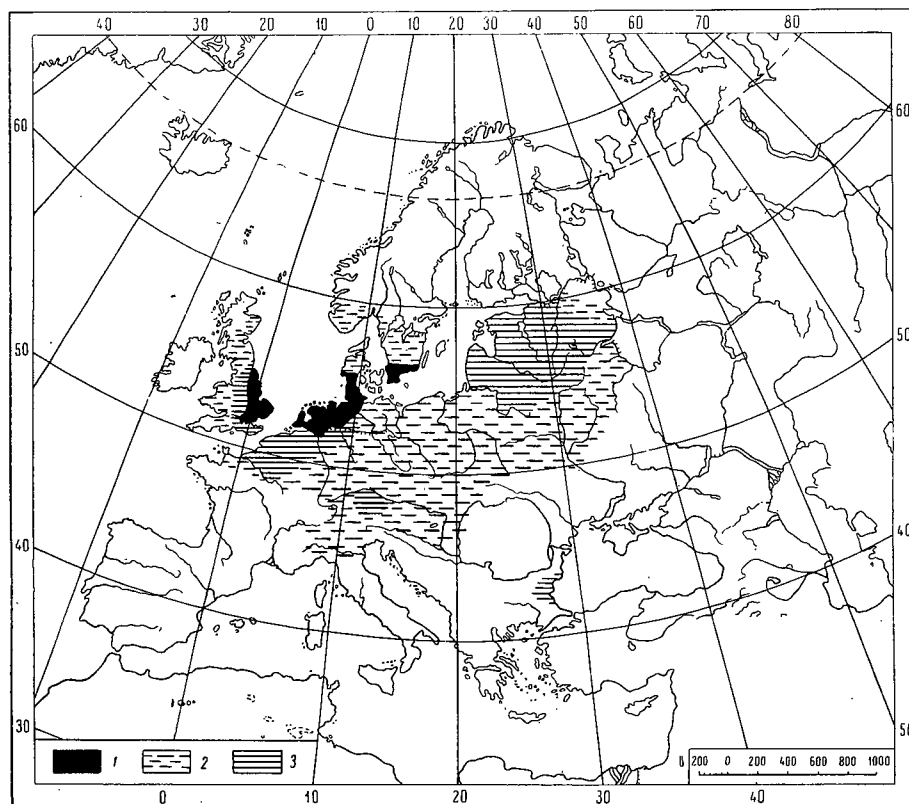


Рис. 139. Зоны вредности долгоножки *Tipula (s. str.) paludosa* Mg. в Европе. По Савченко. 1 — зона постоянного сильного вреда, 2 — зона спорадического сильного вреда, 3 — зона умеренного вреда.

Тироль (Vollow, 1956), во Франции — департаменты Луара и Юра (Rico, 1961).

В европейской части СССР районов постоянных массовых размножений вредных долгоножек нет. Спорадически они наблюдаются в Ленинградской, Псковской, Новгородской, Смоленской, Калининской и реже в Московской и Ивановской областях РСФСР, в приморских районах Латвийской и Литовской ССР, на севере Белоруссии, а иногда также в западных и северо-западных областях Украины. В отличие от сев.-зап. Европы, массовые размножения долгоножек в европейской части СССР бывают сравнительно редко — не чаще 1—2 раз за десятилетие. За последние 50 лет они отмечались только в 1928—1929, 1938, 1948 и 1958—1959 гг. Максимальная численность личинок в этих случаях не превышала 50—70—240 особей (Силантьев, 1931; Кипенварлиц, 1961), лишь редко достигая 300—400 на 1 м².

По Зориной (1955), в РСФСР и БССР зона спорадического большого вреда от долгоножек характеризуется совокупностью следующих условий: наличием значительного количества озер, рек, ручьев и болот и общим высоким стоянием

грунтовых вод; умеренно континентальным климатом с годовой нормой осадков около 550—600 мм (из которых 70—90 мм приходится на июль и август), а также среднегодовыми температурами в пределах от +3 до +7°.

Условия массовых размножений вредных видов долгоножек известны в настоящее время лишь в общих чертах и нуждаются еще во всестороннем изучении. Важнейшим из них является, по-видимому, состояние погоды в осенне-зимний период. В основных очагах вредности болотной долгоножки *Tipula paludosa* Mg. массовое появление ее отмечается часто на следующий год после прохладной и дождливой осени (Schnauer, 1930, 1931), когда в течение третьей декады августа и первой декады сентября выпадает не менее 25 мм осадков при продолжительности отдельных сухих периодов не более 5 дней и средней температуре не выше 15.5° (Maercks, 1953b). Такое сочетание условий обеспечивает максимальную выживаемость яиц болотной долгоножки, развитие которых приходится в основном на указанный срок. Если обильные осадки выпали раньше, то болотная долгоножка может в массе появиться на следующий год только в том случае, если августовские и сентябрьские температуры предшествующей осени были ниже нормы. Другое сочетание условий ведет обычно к ее депрессии.

Еще больше влияет на колебание численности вредной долгоножки режим зимовки ее личинок. Наиболее благоприятны для их выживания, а следовательно, и для накопления вида, мягкие зимы с устойчивыми температурами и небольшими кратковременными похолоданиями продолжительностью не более 5—10 дней. Наоборот, в неустойчивые и жесткие зимы, когда резкие и длительные похолодания сменяются периодически более теплой туманной или дождливой погодой, болотная долгоножка нередко в массе вымирает. Особенно опасна для нее такая погода при отсутствии или слабом развитии снегового покрова. По наблюдениям в районе Ольденбурга (ФРГ), гибель личинок болотной долгоножки в результате неблагоприятных условий зимовки достигала в 1940/41 и 1950/51 годах 40%, а в 1939/40 и 1946/47 годах даже 90—99%, что вело к резкому снижению ее численности и хозяйственного значения. Наличие глубокого снегового покрова значительно смягчает влияние резких колебаний зимних температур на этот вид и увеличивает его шансы на выживание. Крайне неблагоприятно влияет на численность болотной долгоножки затопление мест развития ее личинок зимой тальными водами, а весной — паводками.

Колебания численности весенней (*Tipula vernalis* Mg.) и пятнистой долгоножек (*Nephrotoma maculata* Mg.) определяется в общем теми же условиями в течение осеннего и зимнего периодов, что и численность болотной долгоножки (Maercks, 1953b). Напротив, накоплению осенней долгоножки (*Tipula czizeki* de Jong), зимующей в фазе яйца, способствуют холодные зимы и весеннее затопление водой. После суровых зим, обуславливающих массовое вымирание болотной долгоножки, осенняя долгоножка нередко выдвигается как вредитель на передний план, что, например, наблюдалось в Германии в 1939/40 годах (Maercks, 1941b, 1941c, 1941d).

Летом для болотной долгоножки и других вредных видов семейства, находящихся в это время в фазе личинки (*Tipula czizeki* de Jong, *Nigrotipula nigra* L., *Nephrotoma scalaris* Mg.), фатальной является засушливая погода, ведущая к массовой гибели личинок и резкому снижению численности и плодовитости нового поколения. Поэтому на следующий год после засухи у вредных долгоножек обычно наблюдается глубокая депрессия. Насколько изменяется при этом плотность их популяции, видно, например, из того, что в районах Франции, где численность личинок долгоножек на лугах и сеяных травах нормально достигает нескольких десятков особей на 1 м², в засушливом 1959 г. их было в среднем не более 5 особей на 1 м² (Rico, 1961). Действие летней засухи несколько смягчается наличием хорошо развитой дернины. Мало зависят от нее весенняя и пятнистая долгоножки, развитие яиц которых прерывается на лето диапаузой.

Кроме абиотических факторов на численность вредных видов долгоножек должны, конечно, оказывать некоторое влияние и биотические факторы, но о практическом их значении еще почти ничего не известно.

На основании установленных закономерностей возможно ориентировочное прогнозирование динамики популяций болотной долгоножки и некоторых других вредных видов семейства, а следовательно, и определение степени угрозы от них различным отраслям растениеводства. При этом следует иметь в виду, что одни и те же внешние условия могут оказывать на вредных долгоножек, как и вообще на всех насекомых, качественно различное влияние в зависимости от их биологического потенциала (соотношения полов, плодовитости самок, фертильности яиц и пр.). В периоды глубоких депрессий, вызванных неблагоприятными внешними условиями или переразмножением, популяции долгоножек обычно не могут сразу численно восстановиться даже при наступлении благоприятных для этого условий; и наоборот, раз начавшись, массовое размножение долгоножек продолжается некоторое время даже при неблагоприятных условиях, если биологический потенциал вида достаточно высок.

От депрессии до массового размножения в основных очагах вредных долгоножек может проходить от 1 до 3 лет; размеры этого периода определяются продолжительностью и интенсивностью действия внешних факторов, вызвавших депрессию, а также биологическим потенциалом вида перед наступлением депрессии (Maercks, 1953b).

Для определения степени угрозы от вредных долгоножек наряду с долгосрочным прогнозом, основанным на учете климатических факторов, рекомендуется дополнительно прибегать и к краткосрочному прогнозу, основанному на учете численности вредителя, в первую очередь в его основных резервациях: на лугах, посевах многолетних трав и на бровках осушительных канав.

Численность средневозрастных и взрослых личинок долгоножек в почве может быть учтена путем обычных раскопок почвы с тщательным просмотром в пробах всей выкопанной земли, как это делается при обследованиях на проволочников, личинок пластинчатоусых и прочих почвообитающих вредителей. В связи с защитной земляной окраской личинок долгоножек пробы при этом следует анализировать особенно внимательно. Поскольку в основной массе личинки долгоножек нормально залегают в почве не глубже 7—8 см, то и пробы на них можно брать на глубину не более 12—15 см; размер отдельных проб — 50×50 см. Более точные результаты получаются при промывке проб водой на ситах; но на это затрачивается значительно больше времени и труда, чем на простую переборку и просмотр проб.

Намного ускорить и упростить учет численности старшевозрастных личинок долгоножек в почве можно специальными приемами. В ФРГ с этой целью практикуется поверхностная обработка почвы аммиачной водой (4%-ный водный раствор аммиака NH_4OH), бензином или бензолом. Поверхность проб при этом равномерно поливается из садовой лейки одной из этих жидкостей в норме 4 л на 1 м². Под влиянием химиката личинки уже через несколько минут начинают выползать на поверхность почвы, где их легко подсчитать (Vollow, 1956).

В Англии для учета численности в почве личинок болотной долгоножки как официальный применяется химический метод, известный под названием ортодихлорбензольного (сокращенно «ОДХ»), или метода Сен-Ива. Предложенный энтомологами Английской национальной агротехнической консультативной службы (National Agricultural Advisory Service, или N. A. A. S.), этот метод заключается в обработке почвы специальным составом, представляющим собою смесь 16 объемных частей ортодихлорбензола ($o\text{-C}_6\text{H}_4\text{Cl}_2$) с 4 объемными частями 10%-ного раствора олеата натрия в воде и 5 частями жидкости Джейса (Dawson, 1932; торговое название этой смеси — «Джейсов истребитель долгоножек» («Jeyes' Leatherjacket Exterminator»)). Для работы состав разводят водой в соотношении 1 : 400 и полученной эмульсией поливают почву на пробной площадке из расчета 5.5 л на 1 м². Такой нормой расхода эмульсии пользу-

ются при учете личинок болотной долгоножки в газонах спортивных площадок, во всех же остальных случаях довольствуются расходом 5 л ее на 1 м² (Cohen, 1953).

На личинок болотной долгоножки ортодихлорбензол действует подобно другим углеводородам и аммиачной воде. Он заставляет их покидать почву, но не убивает (Barnes, 1941). После полива почвы ортодихлорбензольной эмульсией выход личинок начинается уже через 30 секунд и продолжается от 3 до 5 мин; на поверхности они остаются примерно в течение 5—20 мин, а затем снова зарываются в почву, что при большой численности личинок несколько затрудняет их подсчет.

Ортодихлорбензольным методом может быть выявлено около 75—80% личинок болотной долгоножки от их общего запаса в почве (Barnes, 1941; George, 1965). Кроме болотной долгоножки им могут быть, по-видимому, учтены и личинки других геобионтных видов семейства.

Как ортодихлорбензол, так и другие углеводороды (бензин, бензол) небезопасны для растений. Поэтому их не рекомендуется применять на лугах и многолетних травах, а также в селекционных питомниках и на других особенно ценных посевах сельскохозяйственных культур. Тут лучше пользоваться менее фитотоксичным 12%-ным (360 г на 3 л воды) раствором углекислого аммония ($(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$, расходуя его по 2 л на 1 м² (Gasow, 1926)).

Первообразных личинок долгоножек, в отношении которых химические методы недействительны, можно учитывать флотационным методом (Salt, Hollick, 1944; Lange, 1963) — путем отмыва в соляном растворе небольших монолитов дернины или почвы (20×20 или 25×25 см при толщине 3—5 см), взятых с обследуемых площадей. Для работы готовится 20%-ный раствор селитры (KNO_3) или обыкновенной поваренной соли (NaCl), в который почвенные монолиты погружают на 15—30 с. За это время из монолитов выходит и всплывает на поверхность жидкости около 95—100% личинок, которых переносят мягкой кисточкой или пипеткой в посуду с чистой водой, отмывают и подсчитывают.

Процедуру флотации можно ускорить, предварительно измельчив, а затем тщательно размешав монолит в жидкости.

Для быстрого и точного учета количества почвообитающих личинок долгоножек всех возрастов наиболее пригоден гидротермический метод (Milne et al., 1958). Он основан на отрицательном гидротермотропизме личинок, для которых при условии их контактного увлажнения температура в +30° является уже критической.

Анализ по этому методу ведется так. Взятые в поле монолиты дернины или почвы помещаются в кюветы с сетчатым водонепроницаемым дном. Последние подвешиваются в кюветах большего размера, через которые пропускают ток воды, нагретой до +90°. По мере насыщения монолита горячей водой все находящиеся в нем личинки выползают на поверхность, где их и подсчитывают.

Эффективность гидротермического метода равна 100%. Им можно пользоваться с одинаковым успехом в течение всего периода с начала отрождения личинок из яиц и до превращения их в прониимфы и куколки, например, при контроле численности популяций болотной долгоножки — с ноября по июнь включительно.

Недостаток гидротермического метода заключается в том, что он требует наличия лаборатории и не может быть осуществлен непосредственно в поле.

Единственным методом количественного учета яиц долгоножек в почве является флотационный. Реализуется он технически так же, как и при учете личинок. В качестве флотационной жидкости в этом случае рекомендуется употреблять насыщенный раствор хлористого кальция (CaCl_2) или сернокислого магния (MgSO_4); вода для этой цели непригодна, так как в ней яйца долгоножек не всплывают, а тонут (Hemmingsen, 1952).

Учет численности вредных видов долгоножек в имагинальной фазе практикуется с прикладными целями редко. В случае необходимости для этого могут быть использованы такие общеизвестные методы, как стандартное кошение

сачком, визуальный подсчет комаров, пролетающих за определенное время в поле зрения наблюдателя, световые ловушки и пр. Все они дают, однако, весьма неточные результаты. При кошени на последние сильно влияет, например, степень развития растительности на учетной площади, а при визуальном подсчете и при использовании световых ловушек — состояние погоды. На результаты кошени и визуального подсчета большое влияние оказывают также индивидуальные особенности наблюдателя. Метод «лишучек», использованный для количественного учета взрослых особей *Tipula subnodicornis* Ztt. Коулсоном (Coulson, 1962), не имеет особых преимуществ перед световыми ловушками, за исключением тех случаев, когда ведется учет плохо или вовсе не летающих видов. Наиболее точными результаты могут быть при применении фотоэлектродов, которые годятся, однако, лишь для специальных энтомологических исследований, но мало удобны (громоздки, нетранспортабельны) в условиях практической работы.

Кроме сельскохозяйственного личинки долгоножек могут иметь и отрицательное санитарно-гигиеническое значение. В частности, известен случай, когда они были причиной заболевания человека миазом (Gnegan, 1970).

Для борьбы с вредными видами долгоножек в растениеводстве разработана специальная система предупредительных и истребительных мероприятий. Основой ее служат агрономические мероприятия, предупреждающие чрезмерное увлажнение и заболачивание почв, а также рациональные пропашные севообороты, создающие неблагоприятные условия для накопления долгоножек в почве.

Высокоэффективным является химический метод борьбы с долгоножками при помощи отравленных приманок, предпосевной обработки семян и опрыскивания зараженных личинками площадей инсектицидами, из которых наиболее пригодны для этой цели фосфорорганические и некоторые хлорорганические препараты. На сильно зараженных площадях с хозяйственной точки зрения оправдывает себя и затравка почвы препаратами диенового синтеза.

По санитарно-гигиеническим соображениям, особенно же в связи с необходимостью максимально оградить внешнюю среду от загрязнения инсектицидами, химический метод, несмотря на его эффективность, может иметь в борьбе с долгоножками только ограниченное применение.

Более перспективными являются биологические приемы уничтожения вредных долгоножек, но они, к сожалению, еще не настолько разработаны, чтобы ими уже можно было широко пользоваться в оперативной практике защиты растений.

Детальное рассмотрение мер борьбы с вредными долгоножками не входит в задачи настоящей работы. По ним имеется большое количество специальных исследований, основные из которых (Maercks, 1939—1959; Lange, 1963; Запольская, 1964; Campbell, 1975 и ряд др.) приведены в списке литературы.

Технические указания по борьбе с долгоножками, которыми следует руководствоваться в растениеводческой практике, содержатся применительно к местным условиям в специальных инструкциях земельных органов.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Сем. TIPULIDAE — КОМАРЫ-ДОЛГОНОЖКИ

Latreille, 1802—1803: 419 (*Tipulariae*, частично); 1809: 253 (*Tipulariae terricola*, частично); Leach, 1815: 111 (частично); Meigen, 1818: 122 (как *Tipulariae rostratae*, частично); Macquart, 1834: 469 (как *Tipulariae terricola*, частично); 1838: 40 (как *Tipulidae longipalpes*, частично); Zetterstedt, 1840: 827 (частично); 1842: 10 (частично); Walker, 1856: 268 (частично); Osten-Sacken, 1869: 17 (как *Tipulidae longipalpi*); 1886: 153 (как *Tipulidae longipalpi*); Kertész, 1902: 262; Czižek, 1911: 209; Malloch, 1917: 193; Matsumura, 1931: 392 (частично); Enderlein, 1936: 24; Hennig, 1950: 396; Mannheims, 1951: 19, 32; 1954a: 30; 1954b: 155; Miller, 1956: 868; Theowald, 1957: 1; Mannheims, Theowald, 1959: 23; Mannheims, Pechlaner, 1963: 5; Савченко, 1966a: 143. — *Tipulinae* (как подсемейство) Rondani, 1841: 32; Schiner, 1864: 497 (как отдел II семейства); v. d. Wulp, 1877: 337; Brunetti, 1911: 235; 1912: 284; Alexander, 1919a: 839; Brunetti, 1920: 187; Pierre, 1924: 18; Handlirsch, 1925: 266; Nielsen, 1925: 104; Pierre, 1926: 1; Esaki, 1932b: 173; Masaki, 1933a: 77; Alexander, 1934: 28; Wu, 1940: 1; Alexander, 1942b: 207; Coe et al., 1950: 1, 6; Alexander, 1954: 264; Bertrand, 1954: 358; Ishida, 1955: 108; Alexander, 1956b: 132. — *Tipulina* Rondani, 1856b: 38 (как триба «*stirps*»); Osten-Sacken, 1878: 37 (как секция).¹

Биология. Beling, 1873: 575; 1878: 24; 1886: 171; Alexander, 1920a: 974; Cuthbertson, 1926c: 84; Alexander, 1931a: 135; Johansen, 1934: 13, 15, 22; Савченко, 1954b: 616; Chiswell, 1956: 409; Theowald, 1957a: 195; Brindley, 1960: 63; Höchstetter, 1963: 33, 74; Кривошеина, 1964: 665; Mannheims, 1967f: 315; Theowald, 1967: 1.

Крупные комары с длинными ломкими ногами. Голова вытянута в рыльце, последнее снизу без продольной выемки; глазков нет, или они рудиментарные. Щупики 5-члениковые, вершинный членик хлыстовидный, явственно длиннее двух предыдущих, взятых вместе. Усики различного строения, у видов палеарктической фауны обычно 13-, реже 12- или 14—19-члениковые.

Грудной отдел сдвоен с боков; среднеспинка обычно с явственным V-образным швом, направленным острием назад. Голены и особенно лапки сильно удлинены; шпоры (за исключением рода *Indotipula*) имеются на всех ногах. Жилкование крыльев сильно дистализовано; *sc* вливается посредством *sc*₂ в *r*, редко имеется *sc*₁ или ее рудимент; *r*₂ нормальная, вливается в *s*, реже частично или целиком редуцирована; *m* с 4 ветвями, дискоидальная ячейка по большей части имеется, анальных жилок две, *a*₂ обычно длиннее половины *a*₁, анальный угол в большинстве родов явственный.

Брюшко удлиненное. Гипопигий самцов сложного строения, с хорошо обособленными гоностилиями и гоноплевритами, реже гоностили редуцированы; пенис в виде очень длинной, спирально свернутой трубки. Яйцеклад обычно с сильно склеротизованными церками и вальвами; иногда вальвы сильно редуцированы.

¹ Кроме того, сем. Tipulidae рассматривается еще некоторыми исследователями под названиями Tipulidii (Bigot, 1852), Limocolini (Lioy, 1863), Tipulina (Naeskel, 1896). Оставшиеся автору недоступными, соответствующие источники цитируются по Гандлиршу (Handlirsch, 1925).

Яйца черные, овоидной формы, обычно с гладким хорионом, нередко на одном из полюсов с длинным ягнутиком.

Личинки эруковидные, метапнейстического типа, с небольшой склеротизованной головой, которая почти на $\frac{2}{3}$ своей длины втянута в переднюю часть. Головная капсула гемцефалическая, снизу с широкой выемкой, сверху с двумя щелевидными разрезами; типично грызущие ротовые органы расположены псевдогипогнатно. Кожные покровы лишь слабо склеротизованы, с плохо различимыми без увеличения, прилегающими микротрихиями и более крупными торчащими макрохетами, образующими в задней части отдельных сегментов поперечные ряды. Анальный сегмент с 3 парами более или менее развитых циркумстигмальных выростов по краям стигмального поля, несущего единственную пару крупных дыхалец. Анальная щель поперечная или продольная; как исключение трехлучевая. Подталкиватель часто с жаберными мешками.

Куколки свободные, но с сильно склеротизованными покровами и плотно прижатыми к телу конечностями. Голова без выростов, чехлики нижнечелюстных щупиков на вершине обычно загнуты назад. Среднеспинка с 2 удлиненными дыхательными трубочками. Чехлики ног обычно достигают основания IV сегмента брюшка, реже не достигают его или же немного заходят на сам сегмент. Сегменты брюшка у заднего края с поперечным рядом шпиков.

Семейство долгоножек принадлежит к подотряду длинноусых двукрылых (Diptera, Nematocera) и образует вместе с семействами зимних комариков (Trichoceridae), цилиндротомид (Cylindrotomidae), лимонид (Limoniidae), танидерид (Tanypidae) и птихоптерид (Ptychopteridae) надсемейство Tipulidae (в понимании Родендорфа, 1964; = Tipulomorpha многих современных и Nematocera polyneura старых авторов). Все эти семейства, по-видимому, произошли от общего корня с вымершим мезозойским семейством Architipulidae, который в свою очередь был связан через первичных двукрылых с древними насекомыми панорпойдного комплекса.

От наиболее близких к ним семейств длинноусых долгоножек отличаются главным образом впадением жилки sc посредством sc_2 в r и необычайно длинным хлыстовидным вершинным члеником нижнечелюстных щупиков (группа Tipulidae longipalpi); в семействах Limoniidae и Cylindrotomidae жилка sc впадает посредством sc_1 в c , а вершинный членик нижнечелюстных щупиков обычно явственно короче двух предыдущих, взятых вместе (группа Tipulidae brevipalpi). Оба эти признака являются, однако, лишь относительными, так как и среди долгоножек имеются aberrантные формы с коротким вершинным члеником нижнечелюстных щупиков (некоторые Tipula L.) и с нормально развитой sc_1 , впадающей в c (многие Brithura).

По-видимому, более специфичны для долгоножек полное слияние постгенальных склеритов на нижней стороне рыльца и, может быть, необычайно длинный, спирально свернутый в состоянии покоя пенис у самцов. Но эти признаки, установленные до сих пор лишь для ограниченного числа западно-палеарктических видов семейства, должны быть проверены на более обширном материале, охватывающем представителей всех фаун и в первую очередь тропические виды.

Таким образом, в настоящее время таксономические границы семейства долгоножек могут быть определены лишь по совокупности приведенных выше признаков, а не по какому-либо одному из них, взятому в отдельности.

В экологическом отношении долгоножки — типичные гигрофилы или умеренные мезофилы, живущие под пологом древесных насаждений, на болотах и близ различных, преимущественно мелких водоемов; облигатных ксерофилов, обитающих на сухих открытых пространствах, среди них считанные единицы.

Личинки долгоножек питаются главным образом разлагающимися веществами растительного происхождения, но некоторые поедают также живые растительные ткани, вредя сельскохозяйственным растениям, луговым травам и сеянцам древесных пород; взрослые насекомые питаются нектаром цветов или вовсе не принимают пищи.

Встречаются долгоножки на всей земной суше, кроме безводных пустынь и полупустынь, некоторых мелких океанических островов, покрытых ледниками и снежниками горных вершин, центральных районов Арктики и Антарктиды.

Общее число описанных до сих пор видов семейства превышает 3200; в Палеарктике их более 800, а в СССР — около 400.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДСЕМЕЙСТВ²

Самцы, самки

- 1 (2). Жилка r_2 целиком атрофирована, sc_2 вливается в r в месте ответвления rs (рис. 140, 141); ноги необычайно длинные и тонкие, нитевидные, передние и средние голени с очень короткими и неясными шпорами. Если комплекс признаков другой, то жилка $r-m$ ответвляется непосредственно от rs проксимальнее места его разветвления (рис. 141, 2) I. Подсем. **Dolichopezinae**
- 2 (1). Жилка r_2 нормальная; если целиком или частично атрофирована, то sc_2 вливается в r значительно дистальнее основания rs ; $r-m$ ответвляется, как правило, или от r_{4+5} , или реже от места разветвления rs . Ноги короче и толще, все голени с явственными длинными шпорами, очень редко (род *Indotipula* Edw.) на передних и средних ногах шпор нет.
- 3 (4). Усики у обоих полов мутовчатые, четковидные или пыльчатые (рис. 5) II. Подсем. **Tipulinae**
- 4 (3). Усики самцов гребенчатые, самок — различного строения, но не мутовчатые (рис. 6) III. Подсем. **Stenophorinae**

Личинки

- 1 (2). Спинные выросты стигмального поля плотно соприкасаются, на первый взгляд кажутся одним непарным выростом (рис. 147, 1); если же явственно обособлены, то основание последнего сегмента брюшка с мясистыми коническими выростами по бокам (рис. 167, a). Жаберные мешки в количестве 2 пар расположены ниже уровня анального отверстия (рис. 147, 1) I. Подсем. **Dolichopezinae**
- 2 (1). Спинные выросты стигмального поля всегда явственно обособлены (рис. 63, 1, 5), иногда сильно редуцированы (рис. 64, 11); основание последнего сегмента брюшка по бокам без мясистых выростов, если же с ними, то они не конические. Жаберные мешки имеются или отсутствуют; если расположены ниже уровня анального отверстия, то их 4 пары (рис. 63, 2).
- 3 (4). Анальное отверстие поперечное (рис. 63; 64, 1—9), очень редко неясно трехлучевое II. Подсем. **Tipulinae** (большая часть)
- 4 (3). Анальное отверстие продольное, иногда с короткими боковыми лучами (рис. 64, 10, 11).
- 5 (6). Макрохеты на тергите анального сегмента брюшка значительно короче спинных выростов; стигмальное поле при основании боковых выростов без пигментированного склерита II. Подсем. **Tipulinae** (частично)
- 6 (5). Макрохеты на тергите анального сегмента брюшка почти достигают длины спинных выростов стигмального поля или даже превосходят ее; стигмальное поле при основании боковых выростов с пигментированным склеритом.

² Применительно к палеарктической фауне.

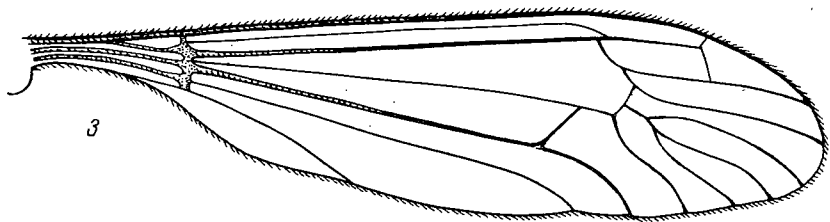
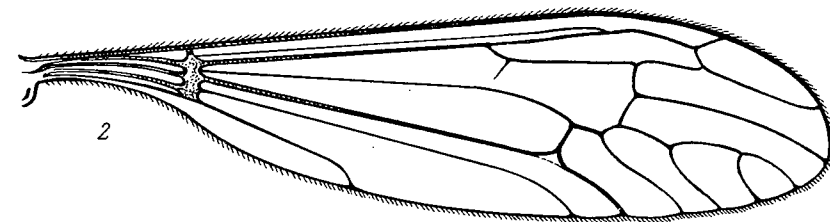
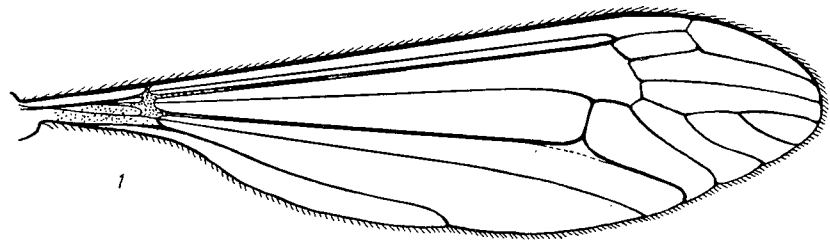


Рис. 140. Жилкование крыльев у долгоножек рода *Dolichopeza*.
1 — номинативный подрод, 2 — подрод *Nesopeza*, 3 — подрод *Sinoropeza*.

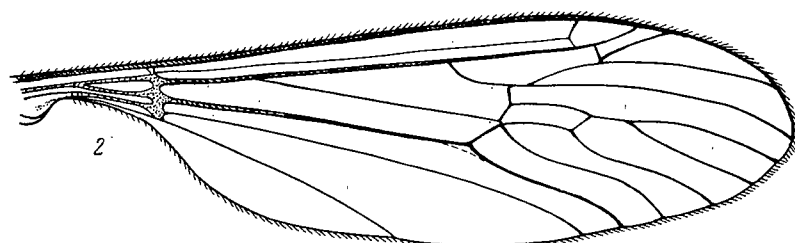
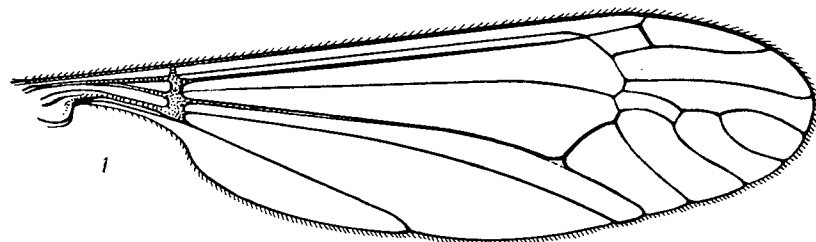


Рис. 141. Жилкование крыльев у долгоножек.
1 — *Oropeza*, 2 — *Macgregoromyia*.

- 7 (8). Боковые выросты стигмального поля очень короткие, не длиннее своего поперечника при основании, с заостренными вершинами II. Подсем. **Tipulinae** (частично)
- 8 (7). Боковые выросты стигмального поля удлиненные, в 2—2.5 раза длиннее своего поперечника при основании; если же очень короткие, то с широко закругленными вершинами III. Подсем. **Stenophorinae**

Куколки

- 1 (2). Вершина туловища самца под анальными шипами с двумя небольшими косыми выступами (рис. 147, 3); чехлики вальв самки с довольно крупным шиповидным выступом у середины длины (рис. 147, 4) I. Подсем. **Dolichopezinae**
- 2 (4). Вершина туловища самца под анальными шипами с одним непарным выступом, а чаще вовсе без него (рис. 192, 3); чехлики вальв самки без крупного шиповидного выступа у середины длины, реже с небольшим зубцевидным выступом у самой вершины (рис. 192, 4).
- 3 (4). Длина среднегрудных дыхательных трубочек явно превосходит поперечник грудного отдела (рис. 72, 1, 4) II. Подсем. **Tipulinae** (частично)
- 4 (3). Длина среднегрудных дыхательных трубочек не превосходит поперечника грудного отдела (рис. 72, 2, 5—9).
- 5 (8). Длина среднегрудных дыхательных трубочек лишь немного меньше поперечника грудного отдела (рис. 72, 2, 5).
- 6 (7). Формула тергальных шипов 4—4—4—4, стергальных — 2—3—3—2 II. Подсем. **Tipulinae** (частично)
- 7 (6). Формула тергальных или стергальных, а иногда и обеих групп шипов другая III. Подсем. **Stenophorinae** (частично)
- 8 (5). Длина среднегрудных дыхательных трубочек значительно меньше поперечника грудного отдела (рис. 72, 3, 7—9).
- 9 (10). Среднегрудные дыхательные трубочки в виде широких неправильно овальных пластинок с явно гофрированными краями (рис. 72, 3) III. Подсем. **Stenophorinae** (частично)
- 10 (9). Среднегрудные дыхательные трубочки другого типа (рис. 72, 7—9) II. Подсем. **Tipulinae** (частично)

I. Подсем. DOLICHOPEZINAE — НИТКОНОГИЕ ДОЛГОНОЖКИ

Kertész, 1902: 262; Alexander, 1919a: 890, 928 (как триба); Enderlein, 1936: 24; Hennig, 1950: 406; Mannheims, 1951: 19; 1954a: 30; 1954b: 155; Савченко, 1966a: 147. — *Dolichopezini* Czižek, 1911: 33 (как секция); Brunetti, 1912: 253, 287 (как секция); 1920: 209 (как секция); Pièrre, 1924: 18 (как триба); Handlirsch, 1925, 266 (как триба); Pièrre, 1926: 3, 4, 8; Wu, 1940: 1. — *Dolichopezaria* Alexander, 1920a: 981; 1934: 36 (как триба); 1942b: 208 (как триба). — *Dolichopezinina* Masaki, 1933a: 77 (как подтриба).

Охарактеризовать подсемейство каким-либо одним или даже несколькими общими признаками весьма затруднительно. За исключением отдельных родов (например, *Macgregoromyia*), для него в целом, по Пьеру (Pièrre, 1926), наиболее характерны необычайно длинные и тонкие, почти нитевидные ноги, короткое рыльце и нередко атрофированная на вершине жилка r_2 . Гипопигий самцов преимущественно примитивного строения, часто с очень крупными более или менее автономными гонокситами (тропические *Megistocera* Wied., *Brachypetma* O.-S. и др.) и всегда с простыми, явно не дифференцированными

на отделы гоноплевритами; эдеагус иногда компактный, без обособленного админикулума (*Brachypremna*), похожий больше на таковой лимонийд, чем типичных долгоножек (Frommer, 1963).

Преимагинальные фазы почти не изучены. Яйца с жгутиком различной длины или без него. Личинки в более примитивных группах подсемейства гидробионтного типа с необычайно длинными колбасовидными жаберными мешками, снабженными хорошо развитой бахромкой ресничек (*Megistocera*, рис. 110), а в более специализированных группах — наземные, но преимущественно гигрофильные, с умеренно длинными или даже укороченными циркумстигмальными выростами и редуцированной бахромкой ресничек (*Dolichopeza*). Куколки соответственно с очень длинными (*Megistocera*) или нормальными (*Dolichopeza*) среднегрудными дыхательными трубочками, иногда с прямыми (как в семействе лимонийд) пилочечелюстными щупиками, обычно с тремя парами шипов на тергите последнего сегмента брюшка и характерным зубцевидным выступом на чехликах вальв самки, расположенным, однако, не у вершины (как у некоторых *Tipulinae*), а у середины их длины.

В целом подсемейство Dolichopezinae отличается чрезвычайно широким размахом варьирования ряда не только второстепенных, но и основных таксономических признаков, которые во внепалеарктических родах подсемейства часто далеко отклоняются от свойственного семейству долгоножек среднего типа.

Голова, как обычно в семействе, сидячая, но иногда с явственной шеевидной перетяжкой сзади (*Brachypremna*); рыльце в отдельных родах очень длинное (*Brachypremna*, *Sphaerionotus* de Meijere); нос есть (*Brachypremna*, *Megistocera*, *Stegagmonotus* End.) или отсутствует (*Mitopeza* Edw., *Dolichopeza*).

Усики обычно 12—13-члениковые, у видов рода *Megistocera* 8—10-члениковые. Иногда они необычайно длинные, почти вдвое длиннее тела (*Megistomastix* Al., некоторые *Megistocera*), в других случаях обычной длины или, наоборот, сильно укорочены и, загнутые назад, далеко не достигают основания брюшка (*Tanypremna*, *Brachypremna*).

Грудной отдел в большинстве родов обычный, но иногда своеобразно деформирован: почти конусовидно вытянут вперед (*Stegagmonotus*) или сильно горбовидно вздут спереди (*Sphaerionotus*).

Крылья обычно развиты нормально, реже сильно укорочены и явственно короче брюшка (*Stegagmonotus*, *Sphaerionotus*). Жилкование крыльев часто значительно резко отклоняется от типичного, чем в каком-либо другом подсемействе долгоножек, напоминая своим разнообразием таковое в семействе лимонийд. Жилка sc_1 нередко хорошо развита (*Megistocera*, *Macgregoromyia*), а rs при основании иногда атрофирована и не имеет связи с r (*Scamboneura* O.-S.); в одних родах он длиннее $m-cu$ (*Brachypremna*, *Megistocera*), в других — короче ее (*Megistomastix*, *Pehlkea* End.). В одном случае (*Macgregoromyia*) $r-m$ ответвляется от rs перед самым его развилком, что больше нигде не повторяется в семействе комаров-долгоножек. В роде *Pehlkea* ячейка M с дополнительной поперечной жилкой. Дискoidalная ячейка иногда отсутствует (*Dolichopeza*, *Scamboneura*). Жилка a_2 нередко очень короткая, почти вдвое короче a_1 и вливается в задний край крыла почти у самого анального угла, который в связи с этим плохо выражен; ячейка A_2 соответственно тоже очень короткая и узкая (*Brachypremna*, *Megistomastix*). Крыловая пластинка чаще голая, но иногда с макротрихиями (*Trichodolichopeza* Al., *Sinoporeza*, *Megistomastix*).

Наряду с родами, представленными в современной фауне большим (*Dolichopeza*) или значительным количеством видов (*Scamboneura*, *Brachypremna*, *Tanypremna*, *Oropeza*) и, очевидно, переживающих или сравнительно недавно переживших период своего расцвета, в подсемействе имеется ряд моно- и олиготипических родов.

Вероятно, все эти роды были в прежние геологические эпохи представлены значительно богаче, но давно уже пришли в упадок и постепенно вымирают, сохраняясь в современной фауне лишь в виде отдельных, экологически наиболее лабильных видов или их групп явно реликтового характера:

Род	Количество видов
<i>Sphaerionotus</i>	1
<i>Stegagmonotus</i>	1
<i>Pehlkea</i>	1
<i>Megistomastix</i>	2
<i>Megistocera</i>	5
<i>Mitopeza</i>	8
<i>Macgregoromyia</i>	9

Реликтовый характер этих родов в значительной мере подтверждается их большой морфологической изолированностью и отсутствием ныне живущих промежуточных форм, которые связывали бы их в системе.

Всего в подсемействе Dolichopezinae насчитывается 12 родов, которые после их более детального сравнительно-морфологического исследования, вероятно, будут сгруппированы в несколько триб. Общее количество видов — около 300, что составляет около 10% всех видов комаров-долгоножек, описанных до сих пор (Савченко, 1966а).

Лишь три рода подсемейства (*Dolichopeza*, *Oropeza*, *Macgregoromyia*) представлены в Палеарктике, главным образом в Палеарктоарктической подобласти. Большинство родов Dolichopezinae — эндемики тропических и субтропических фаун, встречающиеся в Ориентальной, Эфиопской, Неотропической и Австралийской зоогеографических областях.

Только немногие роды имеют пантропическое или близкое к нему распространение, например *Megistocera* и *Scamboneura*, виды которых встречаются: первого в Центр. Америке, Южн. Африке, Южн. и Юго-Вост. Азии и Новой Гвинеи, а второго — в Центр. Африке, на Филиппинах, в Австралии и Новой Гвинее. Большинство же родов эндемично для отдельных частей тропической зоны. Так, *Megistomastix* характерен для Центр. Америки (Пуэрто-Рико) и Индии (Гималаи), *Sphaerionotus* — для Суматры, *Pehlkea* — для Южн. Америки (Колумбия), *Mitopeza* — для Юго-Вост. Азии, *Brachypremna* — для Южн. и Центр. Америки, *Tanypremna* — для Южн. Африки и Австралии. Ареалы некоторых из этих родов (*Megistomastix*) широко разобщены на участки, сухопутная связь между которыми прервалась еще до начала кайнозоя. Ареалы других родов (*Sphaerionotus*, *Pehlkea*), напротив, чрезвычайно ограничены.

Все это указывает на большую древность подсемейства Dolichopezinae, возраст которого, вероятно, восходит еще к мезозою, когда оно не только сложилось, но и достигло уже значительного расцвета в отношении как видового разнообразия, так и распространения на земной суше.

Геологические события конца мезозоя и кайнозоя обусловили разрыв ранее сплошного ареала подсемейства, из которого в связи с географической и экологической изоляцией вычленились отдельные группы, которые в дальнейшем, за исключением немногих, не получили, однако, сколько-нибудь значительного развития либо в силу своей большой консервативности, свойственной более примитивным группам насекомых, либо в связи с несоответствием новых условий существования их требованиям к окружающей среде.

В современной фауне, особенно голарктической, подсемейство Dolichopezinae должно рассматриваться как типичный реликт, который в целом, возможно, уже выпал из активного видообразовательного процесса и находится в состоянии регресса и вымирания.

С этой точки зрения показательна крайняя бедность родами и видами Dolichopezinae молодых и специализированных фаун: бореальной (1 род с 2 видами) и средиземноморской (1 род с 6 видами) и полное отсутствие их в наиболее специализированных и также молодых фаунах центральноазиатской и арктической подобластей Палеарктики.

Малочисленность Dolichopezinae в северном полушарии следует, однако, рассматривать как вторичное явление, что подтверждается рядом палеонтологических фактов. Так, в нижнем олигоцене на территории южн. Англии

(остров Уайт) обитали виды рода *Brachypremna* (Alexander, 1947b), а в США (Колорадо) — виды рода *Megistocera* (Cockerell, Haines, 1921), которые в настоящее время, как это уже отмечалось выше, сохранились лишь в тропических фаунах, а в Европе и Сев. Америке (кроме ее крайнего юга) исчезли.

Многие признаки, в том числе примитивное жилкование (ответвление $r-m$ от rs проксимальнее развилка последнего, проксимальное положение $m-cu$ на cu , наличие дополнительных поперечных жилок и пр.), простое строение гипопигия и недифференцированный эдеагус самцов, а также прямые нижнечелюстные щупики куколок, свойственные некоторым родам и видам подсемейства, сближают его с семейством Limoniidae, указывая на происхождение Dolichopezinae если не от общих с лимонидами, то во всяком случае от близких к ним анцестральных форм из числа архаических типулоидных.

С другой стороны, необычайное для семейства долгоножек укорочение жилки a_2 , характерное для некоторых Dolichopezinae (*Brachypremna*, *Megistocera*), сближает его также с семейством Trichoceridae, для которого этот признак наиболее специфичен.

Таким образом, в подсемействе Dolichopezinae имеет место смешение ряда специфических признаков большинства родственных долгоножкам семейств длинноусых, что позволяет считать его наиболее генерализованной и архаической ветвью семейства Tipulidae.

В биологическом отношении подсемейство Dolichopezinae почти не изучено, хотя биология его могла бы дать много для более полного понимания эволюции семейства комаров-долгоножек в целом.

Ниже палеарктические роды Dolichopezinae условно объединены в одну трибу.

1. Триба DOLICHOPEZINI

Мелкие и среднего размера долгоножки с длинными усиками, членики жгутика которых при основании без розетки жестких щетинок или лишь с рудиментами ее; рыльце короткое. Грудной отдел обычного строения. Ноги очень длинные и тонкие, нитевидные, с очень короткими, трудно различимыми щетинковидными шпорами на передних и средних голених; лапки нередко частично или целиком снежно-белые; 1-й членик задних лапок явственно длиннее задних голених. Крылья одноцветные, реже с затемненным костальным краем (некоторые *Nesopeza*); r_2 на вершине атрофирована, $r-m$ ответвляется от r_{4+5} , которая снабжена явственным основным изгибом; дискоидальной ячейки часто нет; крыловая чешуйка голая, редко со щетинками.

Личинки при жизни зеленоватые с темным рисунком на спинке и плотно соприкасающимися друг с другом спинными выростами стигмального поля; если же одноцветно-коричневатые, то спинные выросты стигмального поля явственно обособлены, а последний сегмент туловища по бокам с мясистыми коническими выростами.

Живые куколки тоже зеленоватые, если коричневатые, то на анальном сегменте, как и у личинок, тоже имеется пара латеральных конических выступов.

Для рода *Macgregoromyia*, занимающего в трибе изолированное положение, характерны более короткие и толстые ноги, а также своеобразное жилкование, особенно ответвление $r-m$ непосредственно от rs ; преимагинальные фазы его неизвестны.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ

Самцы, самки

- 1 (2). Дискоидальной ячейки нет; ячейка M_4 необычайно глубокая и выступает значительно проксимальнее уровня вершинных поперечных жилок (рис. 140) 1. *Dolichopeza* Curt.

- 2 (1). Дискоидальная ячейка есть; ячейка M_4 умеренно глубокая и не выступает проксимальнее уровня вершинных поперечных жилок (рис. 141).
3 (4). Жилка sc_2 вливается в r перед основанием rs ; последний явственно короче $m-cu$; основной изгиб r_{4+5} хорошо развит (рис. 141, 1) 2. *Oropeza* Needh.
4 (3). Жилка sc_2 вливается в r далеко впереди основания rs ; последний по меньшей мере в 1.5 раза длиннее $m-cu$; r_{4+5} без основного изгиба (рис. 141, 2) 3. *Macgregoromyia* Al.

Личинки (по Байерсу)

- 1 (2). Личинка (живая) зеленая с темным рисунком из неправильных коричневых или черно-бурых пятен на спинке. Спинные выросты стигмального поля так плотно соприкасаются друг с другом, что производят впечатление одного непарного выроста. VIII сегмент брюшка без мясистых конических выростов по бокам (рис. 147, 1) 1. *Dolichopeza* Curt.
2 (1). Личинка (живая) зеленоватая или коричневатая, без темного рисунка на спинке. Спинные выросты стигмального поля хорошо обособлены друг от друга. VIII сегмент брюшка с мясистыми коническими выростами по бокам (рис. 174, 1) 2. *Oropeza* Needh.

Куколки (по Байерсу)

- 1 (2). Основания задних тергальных шипов VIII сегмента брюшка широко изолированы от гонотек; основание сегмента впереди плевральных шипов без туповершинных выпячиваний (рис. 147, 3, 4) 1. *Dolichopeza* Curt.
2 (1). Основания задних тергальных шипов VIII сегмента брюшка и гонотек соприкасаются; основание сегмента впереди плевральных шипов с довольно крупными туповершинными выпячиваниями (рис. 174, 2, 3) 2. *Oropeza* Needh.

1. Род DOLICHOPEZA Curt.

Curtis, 1825: 62; Meigen, 1830: 284; Schiner, 1864: 525; v. d. Wulp, 1874: 345; Karsch, 1886a: 63; Osten-Sacken, 1886: 157; Bergroth, 1889: 113; Alexander, 1912: 64; Brunetti, 1912: 353; 1920: 210; Pierre, 1924: 22; Nielsen, 1925: 105; Pierre, 1926: 3, 8; Alexander, 1935a: 543; Enderlein, 1936: 24; Wu, 1940: 1 (частично); Alexander, 1942b: 210 (частично); Coe et al., 1950a: 6; Mannheims, 1951: 20; 1954a: 30; 1954b: 155; Ishida, 1954: 109, 116 (частично); Theowald, 1957b: 8; Byers, 1961: 669 (частично); Mannheims, Pechlaner, 1963: 5; Савченко, 1966a: 144, 148. — *Leptina* Meigen, 1830: 65. — *Apeilesis* Macquart, 1846: 8.

Биология. Alexander, 1920a: 977, 981; Bertrand, 1954: 372; Theowald, 1957a: 210, 214; Byers, 1961: 731, 788 (частично); Höchstetter, 1963: 74; Theowald, 1967: 12.

Типовой вид *Tipula albipes* Ström, 1768 (рис. 143).

Тело среднего размера или маленькое. Голова с плоским темным бугорком и коротким рыльцем, которое не длиннее своего поперечника при основании; носа нет; горло параллельностороннее или едва сужено сзади. Усики 13-члениковые, средней длины или длинные; 1-й членик жгутика очень длинный, в 2.5—3 раза длиннее 1-го основного членика, вершинный членик микроскопический, неясственный. В связи с этим Ко (Coe, 1950) рассматривает усики *Dolichopeza* как 12-члениковые. Членики жгутика почти цилиндрические, обычно с беспорядочно разбросанными щетинками.

Прескутум с 4 темными продольными полосами, из которых внутренние иногда слиты; мезэпистерны голые. Ноги необычайно длинные, нитевидные,

лапки часто целиком или частично снежно-белые. 1-й членик задних лапок длиннее задних голеней. Формула шпор 1—1—2, шпоры (особенно на двух передних парах ног) очень маленькие, плохо заметные; коготки (δ) простые. Крылья практически одноцветные, с редуцированной лункой и нерезко выраженным анальным углублением; костальное поле иногда контрастно затемнено. Для жилкования (рис. 140) особенно характерна полная редукция основного отдела жилки m_3 и связанное с этим отсутствие дискоидальной ячейки; $m-cu$ ответвляется от m намного проксимальнее разветвления последней, в связи с чем ячейка M значительно короче R , а M_4 необычайно глубокая и проксимально далеко выступает за уровень вершинных поперечных жилок. В большинстве случаев (кроме подрода *Nesopeza*) sc_2 вливается в r вблизи основания rs , а последний почти поперечный и очень короткий, не длиннее или даже короче $m-cu$. Жилка m нормально с 4 ветвями, но в некоторых тропических под родах (*Afrodolichopeza* Al., *Eunesopeza* Al.) медиальных ветвей всего 3, так как m_1 и m_2 слиты. Ветви r и m , а реже и крыловая пластинка в пределах вершинного радиального поля с макротрихиями (подроды *Trichodolichopeza*, *Sinoropeza*); крыловая чешуйка с немногочисленными щетинками или голая.

IX тергит самца при основании спаян с IX стернитом (рис. 148, 151, 154); задний край IX тергита с 3 выступами, из которых средний иногда заменен выемкой; в некоторых под родах (*Dolichopeza* s. str.) IX стернит сзади с довольно длинным непарным опушенным придатком. Гоностили стержневидные. Гоноплевриты простые, из двух отделов; передний отдел рудиментарный. VIII стернит простой.

Яйцеклад самки обычного для долгоножек строения со сравнительно короткими вальвами (рис. 145).

Яйца черные с металлическим отливом и с длинным жгутиком; хорион бесструктурный.

Личинки известны лишь для немногих голарктических (Theowald, 1957a, 1967; Byers, 1961) и эфиопских видов рода. Наиболее характерна для живых личинок зеленая или зеленоватая окраска и наличие на спинке туловища темного рисунка в виде двух зигзагообразных боковых полос и удлинённых срединных пятен (рис. 147, 2). Усики вдвое длиннее своего поперечника, подбородок семи-, подглоточник — трехзубчатый. Макрохеты на теле короткие, рудиментарные. Стигмальное поле с 3 парами обычно хорошо развитых циркумстигмальных выростов. У палеарктических видов (Theowald, 1957a) боковые и спинные выросты удлинённо-конические (рис. 147, 1), первые несколько длиннее вторых, которые, как правило, так плотно соприкасаются друг с другом, что производят впечатление одного непарного спинного выроста; брюшные выросты всегда короткие и широкие. Стигмальное поле при основании боковых и спинных выростов с небольшими склеритами, верхняя поверхность брюшных выростов почти вся склеротизована, на вершине с крупной светлой порой, несущей длинную щетинку. Край стигмального поля с бахромкой коротких ресничек, не заходящей на циркумстигмальные выросты. Бока анального сегмента без мясистых конических выростов. Подталкиватель крупный, с поперечной анальной щелью и 2 парами неясственно обособленных, коротких и толстых жаберных мешков, расположенных ниже уровня анальной щели.

Куколки при жизни зеленые или зеленоватые. Среднегрудные дыхательные трубочки нормальной длины. Спинка груди по обе стороны средней линии с более или менее овальным сетчатым полем, а в задней части с 6 парами микроскопических шишков. Чехлики ног все одинаковой длины, достигают середины IV сегмента брюшка. Задние края V—VII тергитов с поперечным рядом из примерно 14 маленьких шишков; на V—VII стернитах шишков около 10 в каждом ряду. Анальный сегмент с 3 парами тергальных и 2 парами вентральных шипов (рис. 147, 3, 4); средние тергальные шипы меньше боковых и задних, боковые на вершине обычно раздвоены; плевральные и вентральные шипы крупные, боковая пара последних с раздвоенной вершиной. Куколка самца на вершине брюшка с хорошо обособленными гонотеками и анальными шипами, а под ними

еще с парой конических выступов (рис. 147, 3); куколка самки с крупным коническим выступом у середины длины каждой из вальв (рис. 147, 4).

Виды рода — типичные гигрофилы, обитающие преимущественно под пологом древесных насаждений близ различных проточных водоемов и у родников; личинки ведут бробионтный образ жизни, поедая листочки различных мхов и печеночников.

Сохраняя примитивное строение гипопитгия и некоторые другие плезиоморфные черты, свойственные подсемейству Dolichopezinae в целом, род *Dolichopeza* вместе с тем характеризуется и рядом более апоморфных признаков, как-то: упрощенным жилкованием крыльев у взрослых насекомых и тенденцией к редукции бахромки циркумстигмальных ресничек и жаберных мешков у личинок. В связи с этим его следует, по-видимому, рассматривать как одну из сравнительно высоко специализированных филогенетических ветвей подсемейства, уже утратившую ряд первичных гидроморфных признаков, присущих архаическим гидробионтным родам (например, *Megistocera* и др.).

В настоящее время из рода *Dolichopeza* описано более 140 видов, распределяющихся по зоогеографическим областям следующим образом.

Область	Число видов	
	всего	в %
Палеарктическая	19	13
Неарктическая	2	1
Ориентальная	72	49
Эфиопская	20	14
Неотропическая	3	2
Австралийская	30	21

Богаче всего видами рода древние фауны Ориентальной и Австралийской областей, причем в первой из них род представлен не только на континенте, но и на ряде островов, включая Индонезию (Суматра, Калимантан, Ява), Филиппины и Тайвань (Китай). В австралийской фауне виды рода зарегистрированы как на континенте, так и на островах Новая Гвинея, Новая Каледония, Тасмания, Новая Зеландия и др.

Вторые места по богатству видов рода занимают фауны Палеарктической и Эфиопской областей. Характерно при этом, что в более молодой фауне Бо-реальной и Средиземноморской под областей Палеарктики род представлен всего 2 и 6 видами, тогда как в более древней палеарктической фауне, теснейшим образом связанной с фауной Ориентальной области, их 11. В Центральноазиатской под области с ее специализированной ксерофильной фауной род вообще отсутствует. В Эфиопской области ареал рода охватывает тропические центральные (Уганда, Танзания) и более умеренные южные районы (Капская провинция ЮАР), а также Мадагаскар, своеобразная и древняя фауна которого содержит ряд зоогеографических элементов, общих, с одной стороны, для континентальной Африки, а с другой — для Юго-Вост. Азии и Австралии. В Зап. Африке *Dolichopeza*, по-видимому, отсутствует.

На последнем месте по числу встречающихся видов рода стоят Неарктическая и Неотропическая фауны. В первой из них род представлен всего 2 видами, встречающимися в восточных приатлантических штатах (*D. americana* Needh.) и на северо-западе (*D. borealis* Byers), а во второй — 3 видами, приуроченными к Антильским островам (Куба, Доминиканская республика).

С географической точки зрения род *Dolichopeza* — типично космополитная группа, достигающая расцвета в тропической и субтропической зонах. Характер современного распространения рода (рис. 142) указывает на его большую древность. Учитывая, что сухопутные связи Африки с Южн. Америкой, с одной стороны, и с Австралией — с другой, прекратились, по-видимому, на рубеже мезозоя и кайнозоя, а связь Африки через Мадагаскар с Южн. Азией существовала лишь до начала третичного периода, можно с большой долей вероятности отнести время формирования рода *Dolichopeza* к мелу. В начале кайнозоя род,

очевидно, был уже широко распространен и достиг значительного расцвета. В дальнейшем вследствие географической и экологической изоляции, связанной с обособлением материков, произошла его дифференциация на ряд подродовых групп, а в конце неогена или в начале плейстоцена на севере ареала (в умеренных широтах Евразии), по-видимому, началась депрессия рода, в результате которой тут сохранились в качестве реликтов третичной фауны лишь немногие виды его. Центром формирования рода, возможно, была Южн. Азия, которая простиралась в конце мезозоя и в палеоцене значительно дальше на юг, чем теперь, и где до сих пор находится центр обилия видов рода. Что расселение

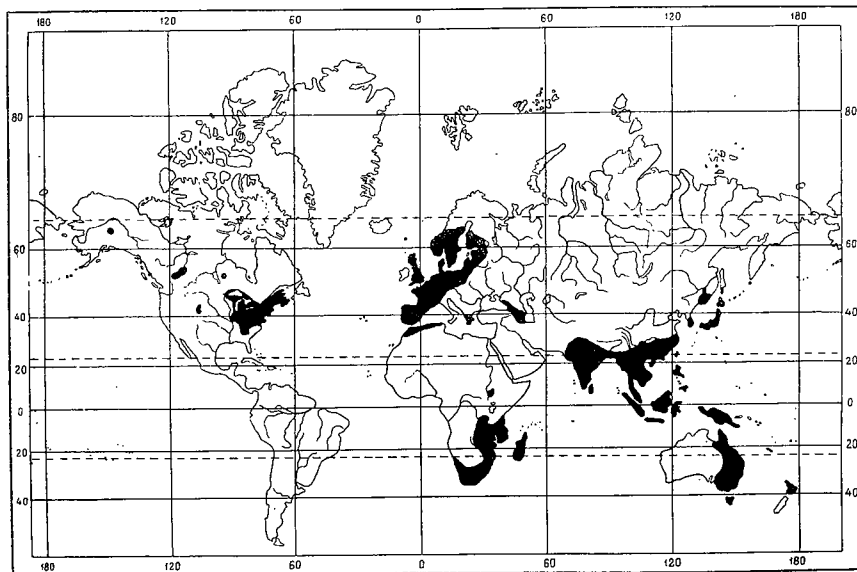


Рис. 142. Распространение видов рода *Dolichopeza*.

рода шло отсюда, косвенно подтверждается малочисленностью его представителей в Неотропической фауне, которая обособилась и начала развиваться независимо от фауны Южн. Азии значительно раньше, чем фауна Африки.

Ниже род *Dolichopeza* рассматривается как комплекс видов, объединенных одним общим имагинальным признаком — отсутствием на крыльях дискоидальной ячейки, которому у личинок, очевидно, соответствует тенденция к слиянию спинных выростов стигмального поля. В соответствии с этим в него включено восемь ныне существующих подродов: сравнительно широко распространенные и представленные в палеарктической фауне *Dolichopeza* s. str. и *Nesopeza*, имеющие более ограниченное распространение и характерные главным образом для ориентальной фауны *Sinoropeza* и *Eunesopeza*, эндемичный для мальгашской фауны *Hovapeza* Al., эндемичные для восточной части тропической Африки типично эфиопские *Afrodolichopeza* и *Eudolichopeza* Al. и, наконец, эндемик Южн. Африки (по Александру — антарктический) *Trichodolichopeza*. В своих более новых работах Александр включает в *Dolichopeza* в качестве его подродов также роды *Oropeza* и *Mitopeza*, которые, однако, жилкованием крыльев (а *Oropeza* — и строением анального сегмента личинок) принципиально отличаются от *Dolichopeza* в принятом тут толковании; ввиду этого за ними целесообразно сохранить родовой ранг.

Ниже рассматриваются только палеарктические виды.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДРОДОВ

Самцы, самки

- 1 (4). Крыловая пластинка в пределах вершинного радиального поля голая, без макротрихий.
2 (3). Жилка *rs* более или менее явственно поперечная, почти прямая или лишь чуть косая и очень короткая — не длиннее или даже короче *m-cu*

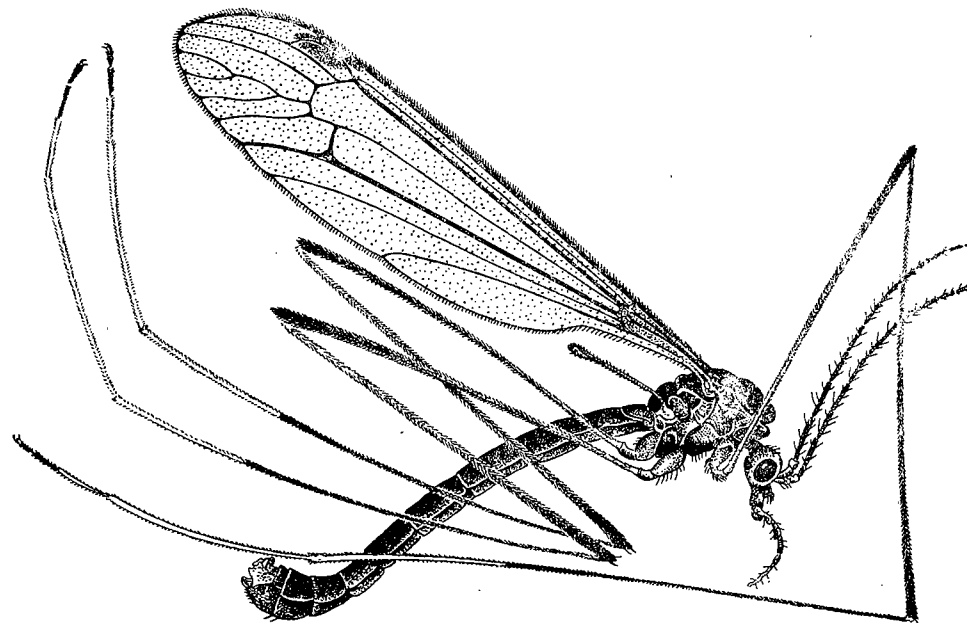


Рис. 143. Самец *Dolichopeza albipes*. По Маннгеймсу.

(рис. 140, 1). IX стернит (♂) сзади с непарным придатком (рис. 146, 149)

- **Dolichopeza** s. str.
3 (2). Жилка *rs* явственно продольная, дуговидно изогнутая при основании, довольно длинная — в 1.5—2 раза длиннее *m-cu* (рис. 140, 2). IX тергит (♂) сзади без непарного придатка (рис. 160, 164) . . . **Nesopeza** Al.
4 (1). Крыловая пластинка в пределах вершинного радиального поля с многочисленными макротрихиями **Sinoropeza** Al.

1. ПОДРОД DOLICHOPEZA s. str.

Alexander, 1931c: 269; 1942b: 210; Ishida, 1954: 116; Byers, 1961: 782. Биология. Theowald, 1957a: 216, 217; Byers, 1961: 790, 796; Кришошина, 1964: 668.

Типовой вид *Tipula albipes* Ström, 1768 (рис. 143).

Основной отличительный признак подрода — характер жилкования (рис. 140, 1): *sc*₂ вливается в *r* у основания *rs*; последний более или менее явственно поперечный, почти прямой или лишь чуть косой и очень короткий — не длиннее или даже короче *m-cu*; *M*₂ широко сидячая; крыловая пластинка вся голая, без макротрихий.

Яйца (известные лишь для одного палеарктического вида) с хорошо развитым закрепительным жгутиком (Hemmingsen, 1956).

Личинки и куколки обычного для рода типа; специфические признаки, отличающие их от личинок и куколок других подродов, еще неизвестны.

Географически подрод *Dolichopeza* s. str. распространен шире всех других подродов этого рода (рис. 144). Его представители особенно обильны в Австралийской зоогеографической области, населяя, кроме северных и южных районов континента, также ряд крупных островов (Тасманию, Новую Зеландию, Новую Гвинею и некоторые др.). Единично он встречается также на западе (Зап. и Южн. Европа) и крайнем востоке Палеарктики (Южн. Сахалин, Южн. Курилы, Сев. Япония). По одному виду известно из восточных приатлантических районов и с запада Неарктики. В Ориентальной и Эфиопской областях подрод, по-видимому, вовсе отсутствует, замещаясь тут другими подродами

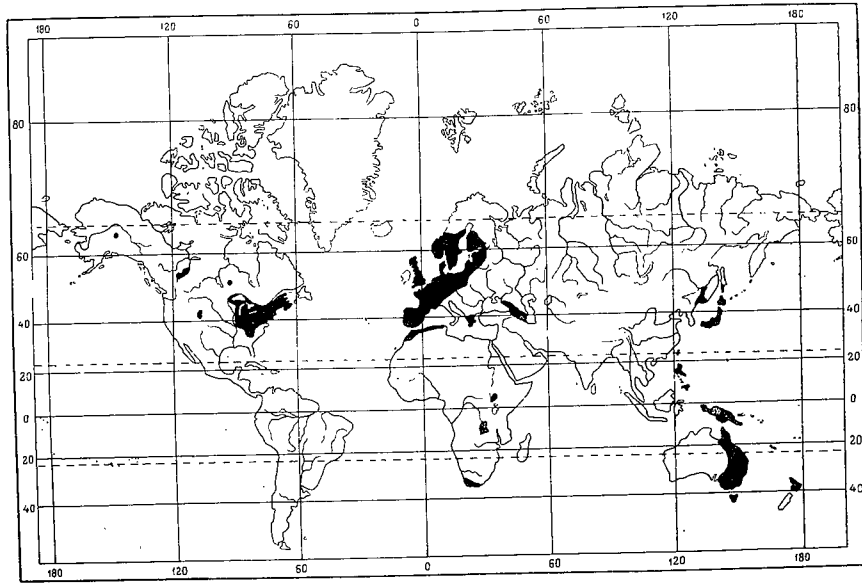


Рис. 144. Распространение видов подрода *Dolichopeza* s. str.

этого рода. Таким образом, для ареала подрода *Dolichopeza* s. str. очень характерен его разрыв на четыре далеко разобщенных участка: австралийский, восточноазиатский, европейско-средиземноморский и североамериканский, между которыми вклиниваются ареалы других подродов.

Очевидно, что между этими участками в недавнее время не могло быть непосредственного обмена фаунами и что они являются лишь остаточными фрагментами когда-то более обширного ареала, возможно, охватывавшего в прежние геологические эпохи большую часть Гондваны.

Учитывая большую древность рода *Dolichopeza* в целом, с одной стороны, и наличие подрода *Dolichopeza* s. str. в фауне Австралии и ряда островов Австралийской области — с другой, можно с большой долей вероятности предполагать, что этот подрод сформировался не позже мела, когда Австралия еще имела континентальные связи на западе с Африкой через Индию и Мадагаскар, а на севере — с Юго-Вост. Азией. После нарушения этих связей, очевидно, в конце мезозоя, наметился разрыв ареала подрода *Dolichopeza* s. str. на севере и востоке, а к середине третичного периода, когда Австралия окончательно потеряла связь с Антарктическим материком, возникла и его южная дизъюнкция. В дальнейшем в связи с геологическими событиями третичного и начала четвертичного периодов разрывы ареала подрода *Dolichopeza* s. str. еще увеличились как за счет его вымирания на промежуточных территориях, так и частично за счет вытеснения его тут близкими ему, но более молодыми и специализованными подродами рода *Dolichopeza*.

Ниже рассмотрены все 9 описанных палеарктических видов подрода, из которых в фауне СССР выявлены 4. Этим числом местная фауна *Dolichopeza* s. str.

по-видимому, исчерпывается, так как нахождение тут других, как уже известных, так и новых видов этого подрода очень мало вероятно.

Внешне очень похожие друг на друга виды подрода наиболее надежно диагностируются по строению админикулума самца; другие части гипопигия у них более однотипного строения.

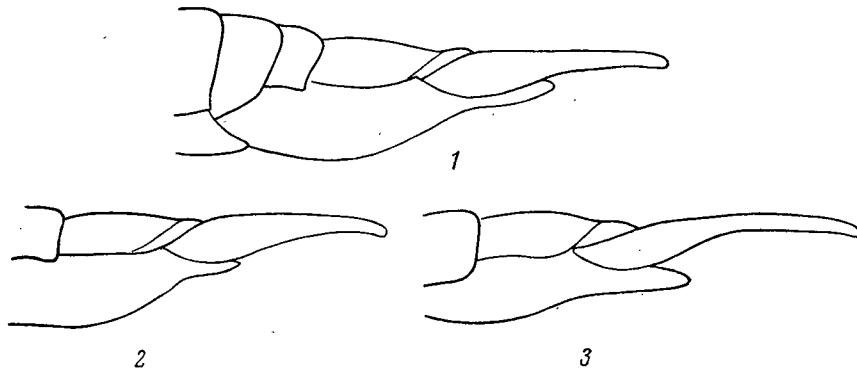
ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ

С а м ц ы

- 1 (2). Прескутум матовый, с темно-серыми продольными полосами. Админикулум без боковых ветвей (рис. 146, а) *1. *D. (s. str.) albipes* (Ström)
- 2 (1). Прескутум лаково-блестящий, с бурыми или рыжевато-коричневыми продольными полосами, иногда почти одноцветный. Админикулум с боковыми ветвями (рис. 150, 153) *2. *D. (s. str.) katoi* Al.
- 3 (8). Непарный придаток IX стернита на вершине явственно и довольно глубоко раздвоен (рис. 148, 149).
- 4 (7). Первый членик лапок целиком снежно-белый (иногда затемнено лишь самое основание). Крылья с резким коричневатым или рыжеватым оттенком. Боковые ветви админикулума очень маленькие (рис. 148, а) *2a. *D. katoi katoi* Al.
- 5 (6). Прескутум коричневато-бурый. Крылья лишь умеренно широкие, с явственным коричневатым оттенком *26. *D. katoi rufula* Sav.
- 6 (5). Прескутум светло-рыжевато-коричневатый. Крылья очень широкие, с явственным рыжеватым оттенком *3. *D. (s. str.) graeca* Mnnhs.
- 7 (4). Первый членик лапок снежно-белый лишь в дистальной половине. Крылья сероватые, дымчатые. Боковые ветви админикулума крупные (рис. 150, 2) *4. *D. (s. str.) hirsuticauda* Sav.
- 8 (3). Непарный придаток IX стернита с цельной или едва надрезанной вершиной (рис. 151, 154).
- 9 (10). VIII стернит брюшка с характерным опушением из торчащих прямо вниз щетинок (рис. 151). Боковые ветви админикулума очень широкие (рис. 150, 1). Брюшко кольчатое, желтое, с явственными коричневыми поясками на тергитах *7. *D. (s. str.) nitida* Mik
- 10 (9). VIII стернит брюшка с обычными полуприлегающими щетинками (рис. 154). Боковые ветви админикулума узкие (рис. 153, 2; 153, 3).
- 11 (12). IX тергит на вершине только с двумя боковыми выступами и небольшой выемкой на месте обычного срединного выступа (рис. 152, 2) *8. *D. (s. str.) honshuiensis* Al.
- 12 (11). IX тергит на вершине с тремя выступами, без выемки в средней части (рис. 152, 1, 3).
- 13 (16). Ветви админикулума островершинные (рис. 153, 3; 154, а). Снежно-белая лишь дистальная $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ первого членика лапок.
- 14 (15). Диск прескутума с явственными желтыми промежутками. Ветви админикулума глубоко раздвоены (рис. 154, а) *5. *D. (s. str.) algira* Vail.
- 15 (14). Диск прескутума одноцветно-бурый, желтые лишь плечи. Ветви админикулума простые, не раздвоенные (рис. 153, 3) *5. *D. (s. str.) algira* Vail.
- 16 (13). Ветви админикулума туповершинные (рис. 153, 1). Снежно-белая дистальная $\frac{1}{2}$ или $\frac{1}{3}$ первого членика лапок *5. *D. (s. str.) algira* Vail.

Самки

- 1 (12). Лапки хотя бы частично снежно-белые.
 2 (3). Первый членик лапок весь снежно-белый (иногда затемнено лишь самое основание) *2. *D.* (s. str.) *katoi* Al.
 Примечание. Самки подвидов *D. katoi* отличаются по тем же признакам, что и самцы.
 3 (2). Первый членик лапок по меньшей мере в проксимальной половине темный.
 4 (5). Прескутум матовый с темно-серыми продольными полосами. Церки яйцеграда прямые (рис. 145, 1) . . . *1. *D.* (s. str.) *albipes* (Ström)

Рис. 145. Яйцеград самок видов подрода *Dolichopeza* s. str. По Теовальду.1 — *D.* (s. str.) *albipes*, 2 — *D.* (s. str.) *nitida*, 3 — *D.* (s. str.) *hispanica*.

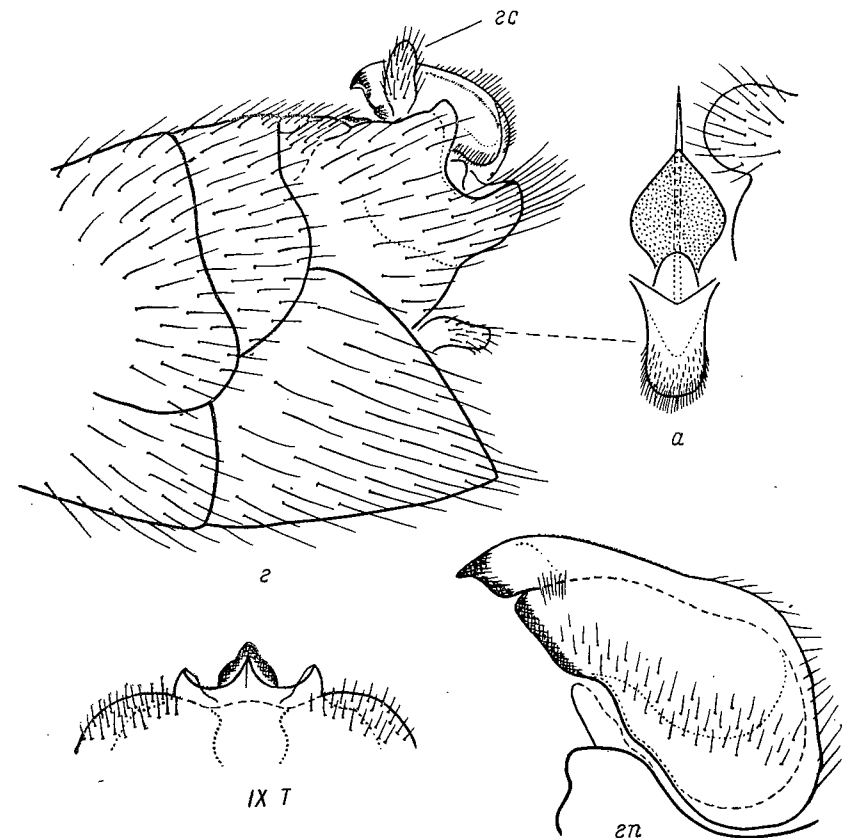
- 5 (4). Прескутум лаково-блестящий с бурыми или рыжевато-коричневыми продольными полосами. Церки яйцеграда более или менее явственно изогнуты (рис. 145, 2, 3).
 Примечание. Кроме включенных в таблицу видов, сюда же, по-видимому, относятся самки *D. honshuiensis* Al. и *D. algera* Vaill., которые еще не описаны.
 6 (9). Снежно-белая вся дистальная половина первого членика лапок.
 7 (8). Балканский вид 3. *D.* (s. str.) *graeca* Mnnhs.
 8 (7). Пиренейский вид 6. *D.* (s. str.) *hispanica* Mnnhs.
 9 (6). Снежно-белая лишь дистальная $\frac{1}{4}$ или $\frac{1}{5}$ первого членика лапок.
 10 (11). Крылья желтоватые со светло-коричневым глазком. Вальвы яйцеграда далеко не достигают середины длины церок (рис. 145, 2) *7. *D.* (s. str.) *nitida* Mik
 11 (10). Крылья буроватые с темно-бурым глазком. Вальвы яйцеграда почти достигают середины длины церок . . . *4. *D.* (s. str.) *hirsuticauda* Sav.
 12 (1). Лапки целиком темные 9. *D.* (s. str.) *fuscipes* Berggr.

*1. *Dolichopeza* (s. str.) *albipes* (Ström) (рис. 143).

Ström, 1768: 351 (*Tipula*); Müller, 1776: 168 (*Tipula*); Bergroth, 1888b: 651; Mik, 1900: 145; Pierre, 1924: 22; Nielsen, 1925: 105; Mannheims, 1951: 21; 1954a: 30; Theowald, 1957b: 21; 1958: 30; Mannheims, Theowald, 1959: 23; Mannheims, Pechlaner, 1963: 5; Савченко, 1966a: 148, 149. — *sylvicola* Curtis, 1825: 62; Meigen, 1830: 284 (*Leptina*); Macquart, 1834: 116; Zetterstedt, 1851: 4039; 1852: 4361; Schiner, 1864: 526; Mik, 1874: 351; v. d. Wulp, 1877: 346; Wallenger, 1882: 15; Karsch, 1886: 285; Verrall, 1886: 120; Huguenin, 1888: 11. — *chirothecata* Walker, 1856: 316. — *opaca* Mik, 1869: 23.

Биология. Beling, 1878: 44; 1886: 189 (*sylvicola*); Cuthbertson, 1926b: 36; Alexander, 1931a: 140; Hennig, 1950: 31; Chiswell, 1956: 425, 432; Theowald, 1957a: 214; Brindle, 1960: 81, 108; Theowald, 1967: 13, 58.

Самец. Голова коричневая с серым налетом на темени и затылке; рыльце коричневое. Щупики коричневато-желтые с более светлыми сочленениями и рыжевато-коричневым вершинным члеником. Усики довольно толстые, загнутые назад, достигают основания брюшка или даже выступают за него; оба основных членика желтые, жгутик коричневый.

Рис. 146. Гипопигий самца долгоножки *Dolichopeza* (s. str.) *albipes*. Деталь «а» — по Маннгеймсу.

На этом и всех остальных аналогичных рисунках приняты следующие сокращения: а — админикулум (вид сзади), 2 — общий вид гипопигия сбоку, gn — гоноплеврит, gs — гоностиль, Т — тергит, С — стернит.

Прескутум матовый, серовато-бурый с 4 широкими темно-серыми продольными полосами; скутеллум желтый, постскутум коричневый в сером налете. Бока груди желтые с коричневыми участками. Тазики и вертлуги желтые; бедра, кроме желтых оснований, и голени коричневые. Вершинная треть первого членика и весь второй членик задних лапок снежно-белые, остальная поверхность лапок коричневая. Крылья буроватые с крупным темно-бурым глазком. Брюшко коричневое или коричневато-бурое, при основании более светлое, коричневато-желтое, в сером налете; задние края тергитов с очень узкими желтыми поясками.

Гипопигий не толще брюшка (рис. 146). IX тергит поперечный, на вершине с тремя зубцевидными выступами, из которых средний крупнее боковых, килевидно приподнят вдоль середины и по краям зачернен. IX стернит крупный, непарный придаток стернита в виде язычка с простой нераздвоенной вершиной. Небольшие гоностили над основанием немного расширены, а на вершине приплюснены. Гоноплеврит в виде неправильно овальной пластинки с вогнутой наружной поверхностью, утолщенным в виде валика голым верхним краем и маленьким зачерненным клювом. Админикулум простой, без боковых ветвей (рис. 146, а).

Длина тела 11—14,5 мм, крыльев — 11—14 мм.

Самка окрашена как самец, усики короче. Яйцеклад лаково-блестящий, черки ржаво-желтые, прямые, с тупыми вершинами; вальвы немного не достигают середины длины черок (рис. 145, 1).

Длина тела (с яйцекладом) 14,5—15,5 мм, крыльев — 13—15 мм.

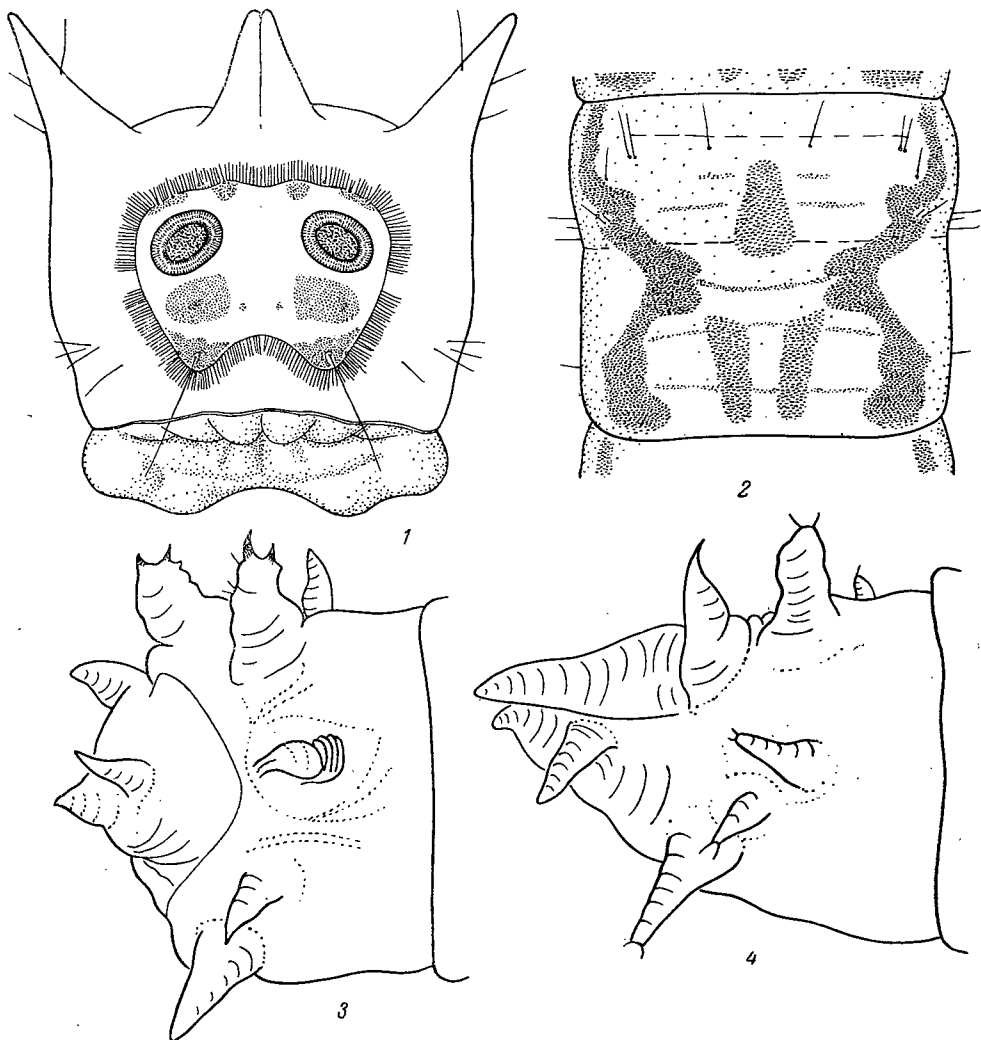


Рис. 147. Долгоножка *Dolichopeza* (s. str.) *albipes*. По Чизуэллу (1, 2) и Теовальду (3, 4). 1 — анальный сегмент личинки сзади, 2 — V тергит брюшка личинки, 3 — вершина брюшка куколки самца сбоку, 4 — то же самки.

Преимагинальные фазы обычного для рода типа. Длина взрослой личинки 15—18 мм, куколки — 15—16 мм. У куколки-самки чехлики вальв с прямыми вершинами (рис. 147, 4).

Как лучше всего известный вид подрода, *D. albipes* рассматривается тут первым. По совокупности же признаков он является наиболее специализованным палеарктическим представителем подрода. Только ему свойственны, например, матовый буровато-серый прескутум и темно-серые прескутальные полосы, резко отличающие его от всех других палеарктических видов подрода, имеющих лаково-блестящий прескутум и бурые или рыжевато-коричневые прескутальные полосы. Специфической особенностью *D. albipes* являются также прямые черки самки, которые у всех родственных видов явственно изогнуты.

Распространение. Западноевропейский вид, известный с Фарерских островов и из Фенноскандии, Англии, сев. Франции, Нидерландов, Бельгии, Дании, ФРГ, ГДР, Венгрии и Австрии. В СССР он достоверно найден лишь на крайнем западе европейской территории, включая Петрозаводск в Карельской АССР (Mannheims, 1954a) и зону Карпат с Прикарпатьем в УССР.³ В Южн. Европе и сев.-зап. Африке его замещает целый комплекс близкородственных друг другу видов подрода.

В горных местностях распространение *D. albipes* ограничено высотами: в Карпатах — около 900 м (Савченко, 1966д), а в Коральпах — около 1600 м над ур. м. (Mannheims, Pechlaner, 1963).

Исследованный материал. 14 ♂, 3 ♀.

УССР: Закарпатская обл. — окр. Усть-Черной Тячевского р-на, 14 VI 1962 (2 ♂, 1 ♀), 17 VII 1963 (3 ♂, Савченко); Гуцульские Альпы в окр. с. Костылевка Раховского р-на, 4 VII 1975 (2 ♂, 1 ♀; Савченко). Львовская обл. — окр. с. Мельничное близ г. Турка, 23 VI 1969 (2 ♂; Савченко); окр. Сколе, 25 VI 1969 (1 ♂; Савченко). ФРГ: Гейдельберг (4 ♂, 1 ♀, кол. Остен-Сакена).

Биология. Лёт с конца мая по конец июля — начало августа. В СССР очень редко, в Зап. Европе местами часто. Биотопы — сырые разнотипные леса, у родников, водопадов и вдоль ручьев. Максимум активности перед заходом солнца, когда самцы летают в поисках самок низко над поверхностью земли, ощупывая своими длинными ногами ее поверхность. Самки откладывают яйца в различные мхи (*Sphagnum* sp. и др.) и печеночники (*Pellia* sp., *Alicularia scalaris* и др.), в которых живут и развиваются личинки, питающиеся их листочками. Для питания личинки выползают ночью, а в пасмурную погоду и днем на поверхность подушек кормовых растений. Зеленая криптическая окраска делает личинок почти незаметными среди мхов и печеночников. Зимуют личинки средних возрастов. Окукливание после перезимовки с середины мая. Продолжительность развития куколки около 6 дней (Beling, 1886).

*2a. *Dolichopeza* (s. str.) *katoi katoi* Al.

Alexander, 1938a: 109; Ishida, 1954: 117; Савченко, 1979: 108, 113.

Самец. Коричневато-желтый, блестящий. Голова, включая рыльце и щупики, буровато-коричневая с серебристо-белым теменем и лбом. Усики, загнутые назад, достигают основания брюшка; 3—4 проксимальных членика желтые, остальные — бурые, цилиндрические; жесткие щетинки короче соответствующих члеников.

Переднеспинка темно-серая. Прескутум и доли скутума почти одноцветно коричневато- или рыжевато-бурые; задние склериты среднеспинки коричневато-рыжие. Бока груди светло-желтые, под основаниями крыльев иногда рыжеватые. Тазики и вертлуги светло-желтые, бедра и голени желтые с узко коричневыми вершинами; лапки снежно-белые, иногда с едва затемненным основанием 1-го членика. Крылья умеренно широкие с коричневатым оттенком, неясственным светло-коричневым глазком, а по обе стороны его с небольшими просветлениями; на *m-cu* и дистальной части *cu* неясственная коричневатая каемка.

Брюшко рыжевато-коричневатое, дистально (начиная с VII сегмента) коричневое. Гипопигий (рис. 148) коричневый; IX тергит поперечный, с удлиненно-трапециевидным, широко закругленным на вершине срединным и более узкими, когтевидно заостренными боковыми выступами, концы которых загнуты вовнутрь. Гиноплеуриты обычного для подрода типа. Непарный придаток IX стернита очень длинный и узкий, с расширенной и явственно раздвоенной вер-

³ По Штакельбергу (1951), *D. albipes* встречается и в Ленинградской обл. РСФСР. Исследование соответствующего материала показало, однако, что эти данные касаются не его, а *D. nitida* Mik.

пиной, покрытой длинными желтыми волосками. Админикулум с тупыми боковыми ветвями, которые значительно короче среднего отдела (рис. 148, а).

Длина тела около 12—13 мм, крыльев — около 11—11.5 мм.

Самка сходна с самцом. Яйцеклад короткий, ржаво-желтый, с прямыми церками; вальвы немного не достигают середины длины церок.

Длина тела (с яйцекладом) около 15 мм, крыльев — около 13 мм.

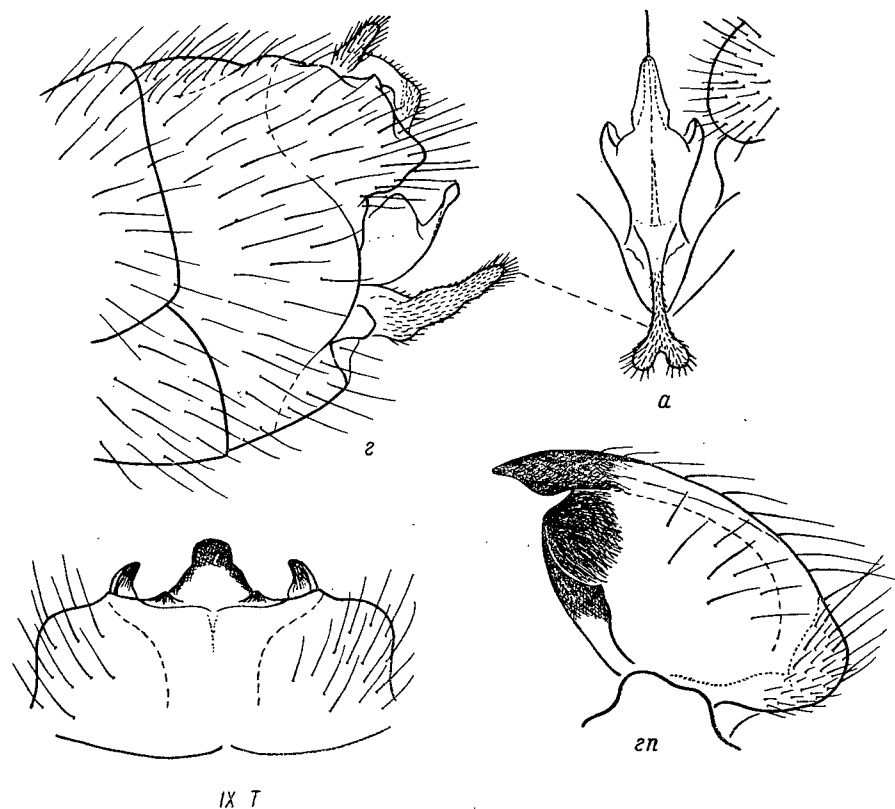


Рис. 148. Гипопигий самца долгоножки *Dolichozeza* (s. str.) *katoi katoi*.

Один из наиболее примитивных, сравнительно светлоокрашенных видов подрода, наглядно отличающийся от всех других палеарктических видов целиком снежно-белыми лапками. Явственно коричневатыми крыльями напоминает *D.* (s. str.) *nitida* Mik, а раздвоенной вершиной непарного придатка IX стернита самца — *D.* (s. str.) *graeca* Mnnhs. Кроме окраски лапок, легко отличается от первого простыми туповершинными ветвями админикулума (у *nitida* они раздвоены и заострены на вершине), а от второго — более светлой окраской и удлиненным срединным выступом IX тергита самца (у *graeca* он поперечный).

Распространение севернопалеарктическое: в СССР — южн. Приморье, за пределами его — центр. Япония (о-в Хонсю).

Исследованный материал. 5 ♂, 7 ♀.

РСФСР: Приморский край — Хасанский р-н, заповедник «Кедровая Падь», 23 VI 1976 (1 ♀), 27 VI 1976 (4 ♂, 4 ♀; Е. Савченко); пос. Приморский, 24 VI 1976 (1 ♀), 27 VI 1976 (1 ♂), 9 VII 1976 (1 ♀; Н. Клестов).

Биология. Лёт в конце июня — начале июля. Биотопы — сырые и затененные лиственные и смешанные леса, около ручьев и родников, а также на болотцах. Часто.

*26. *Dolichozeza* (s. str.) *katoi rufula* Sav.

Савченко, 1979: 108, 118.

Самец. Крупнее и окрашен светлее номинативного подвида. Прескутум в основном светло-рыжевато-коричневатый, часто с 3 блестящими, укороченными спереди рыжевато-коричневыми продольными полосами. Крылья очень широкие, с явственным рыжеватым оттенком. Брюшко дистально затемнено, сверху начиная с VI, а снизу — с VII сегмента.

Длина тела около 14—15 мм, крыльев — около 12—13 мм.

Самка окрашена как самец.

Длина тела (с яйцекладом) около 15—16.5 мм, крыльев — около 15 мм.

Распространение. Островные территории южной части советского Дальнего Востока.

Исследованный материал. 5 ♂, 6 ♀.

РСФСР: Сахалинская обл. — южн. Сахалин, окр. Южно-Сахалинска, 7 VII 1957 (4 ♂, 1 ♀), 12 VII 1956 (3 ♀; Виолович) окр. пос. Кузнецово Горнозаводского р-на, 20—21 VII 1953 (1 ♀; Виолович). Курильские о-ва — Кунашир, окр. Южно-Курильска, 9 VII 1965 (1 ♂; В. Ермоленко), 15 VII 1954 (1 ♀; Виолович).

Биология. Лёт в июле, биотопы как у номинативной формы.

3. *Dolichozeza* (s. str.) *graeca* Mnnhs.

Mannheims, 1954b: 158.

Самец. Коричневато-бурый, лаково-блестящий. Затылок и темя в серебристом налете, рыльце коричневое, щупики коричневые с ржавым вершинным члеником. Усики, загнутые назад, почти достигают основания брюшка; основные членики белесовато-желтоватые; жгутик, кроме желтоватой проксимальной половины 1-го членика, коричневый.

Грудь в основном белесовато-желтоватая. Прескутум почти целиком покрыт 4 коричневатобурными блестящими продольными полосами; промежутки, особенно внутренний, очень узкие и неявственные; доли скутума коричневатобурные, шов между ними, скутеллум и постскутум, кроме боков, белесовато-желтоватые. На боках груди коричневые нижние части брюшных отделов мезэпистернов и меронов, а также кайма позади плевротергитов. Тазики, вертлуги и основания бедер белесовато-желтоватые, бедра и голени коричневатожелтые с более темными вершинами; дистальная половина 1-го членика, а также 2-й и 3-й членики лапок снежно-белые, остальная часть лапок темная. Крылья буроватые с явственным коричневым глазом.

Брюшко, включая гипопигий, темно-коричневое или коричневатобурое, обычно несколько светлее вдоль средней части спинки; придатки гипопигия ржаво-желтые. Гипопигий (рис. 149) немного утолщен; IX тергит обычного для подрода типа, с тремя вершинными выступами, из которых средний в отличие от других палеарктических видов подрода не удлиненный, а явственно поперечный, трапециевидный, довольно широкий; боковые выступы заостренные, когтевидные. Гоностили веретенovidные, небольшие. Гиноплевриты обычного для подрода строения, но тоже более поперечные, с тупым (у других видов подрода — с острым) клювом и слегка выемчатым задним краем, а при основании с широким бортиком. Непарный придаток IX стернита с явственно и довольно глубоко раздвоенной опушенной вершиной. Админикулум с длинными и широкими (глядя сбоку) боковыми ветвями, которые спирально загнуты вокруг своей продольной оси (рис. 150, 2).

Длина тела около 11.5 мм, крыльев — около 13 мм.

Самка окрашена как самец. Яйцеклад ржаво-желтый, при основании коричневый; церки слегка изогнуты, вальвы далеко не достигают середины длины церок.

Длина тела (с яйцекладом) около 13.5 мм, крыльев — около 14 мм.

D. graeca наглядно отличается от всех палеарктических видов подрода, за исключением *D. katoi*, разветвленной вершиной непарного придатка IX стернита и поперечным срединным выступом IX тергита самца, а от *D. katoi* — более темной общей окраской тела и темной проксимальной половиной 1-го членика лапок.

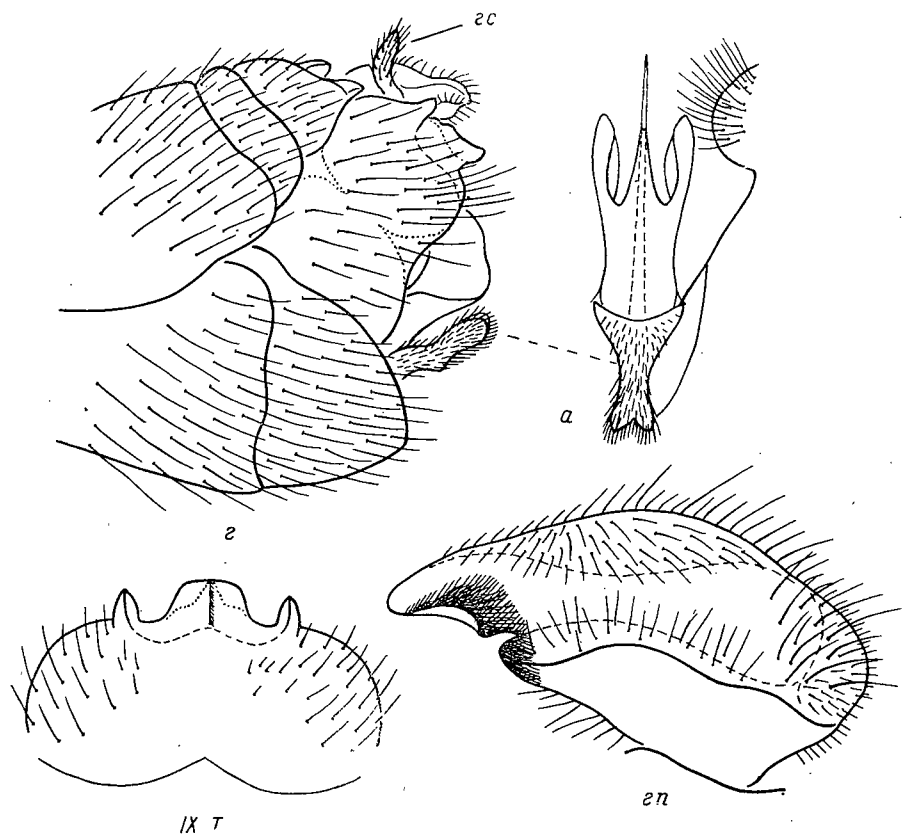


Рис. 149. Гипопигий самца долгоножки *Dolichozepeza* (s. str.) *graeca*. Деталь «а» — по Маннгеймсу.

Распространение. Балканы, включая Македонию и Грецию; не исключено обнаружение на крайнем северо-западе Малой Азии.

Исследованный материал. 1 ♂, 1 ♀.

Греция: Оса, 14—17 VI 1952 (Маннгеймс).

Биология. Лёт в июне на замшелых берегах ручьев и у поросших мхами увлажненных подтеками воды скал в поясе от 800 до 1500—1600 м над ур. м.

*4. *Dolichozepeza* (s. str.) *hirsuticauda* Sav.

Савченко, 1968а: 914.

Самец. Окрашен в основном как предыдущий вид со следующими отличиями. Светлые участки тела (основные членики усиков, грудь) более желтые. Прескутальные промежутки явственные. Первый членик лапок снежно-белый лишь в дистальной $\frac{1}{4}$ или $\frac{1}{5}$. Крыловой глазок очень крупный, контрастно бурый. Брюшко кольчатое — желтое с коричневыми поясками, занимающими весь I тергит, среднюю часть II тергита и немного меньше проксимальной половины III—IV тергитов; соответствующие участки стернитов слегка затемнены. Вершина брюшка, кроме желтого IX стернита, коричневатобурая.

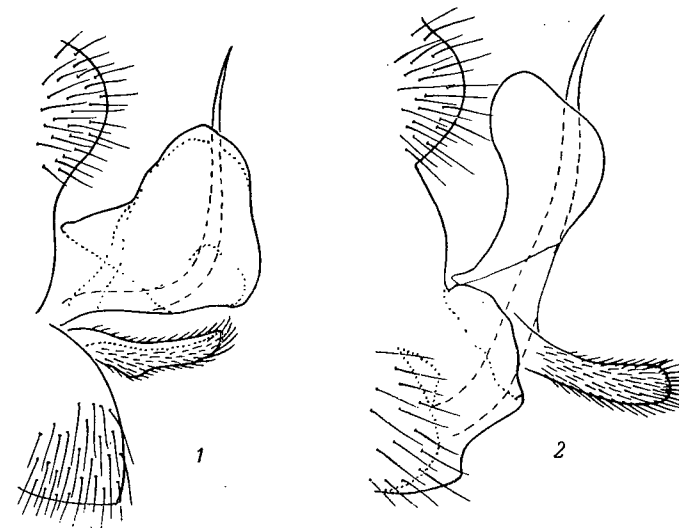


Рис. 150. Админиккулы самцов долгоножек, вид сбоку. По Савченко (1) и Маннгеймсу (2).

1 — *Dolichozepeza* (s. str.) *hirsuticauda*, 2 — *D.* (s. str.) *graeca*.

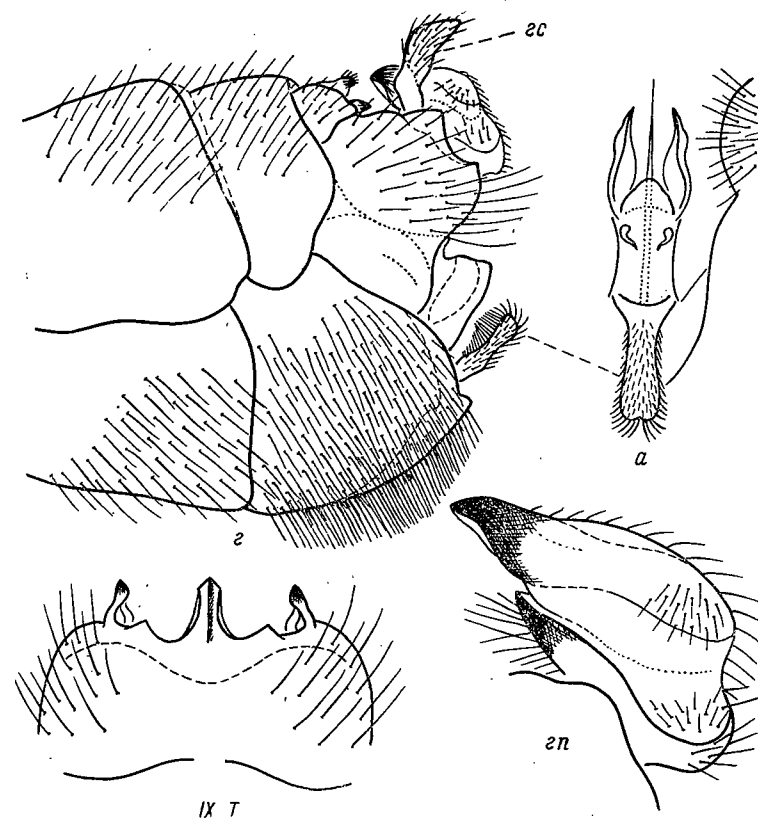


Рис. 151. Гипопигий самца долгоножки *Dolichozepeza* (s. str.) *hirsuticauda*. По Савченко.

Гипопигий слегка утолщен (рис. 151). IX тергит с 3 вершинными выступами, из которых срединный узкоконический. Придатки ржаво-желтые. Гоностили довольно длинные, изогнутые назад. Гоноплевриты со слегка выемчатым задним краем и широким бортиком при основании. Непарный придаток IX стернита узкий, с чуть надрезанной вершиной, усаженной умеренно длинными желтыми щетинками. VIII стернит с очень характерным опушением в виде щетки торчащих вниз прямых щетинок. Ветви админикулума (см. сбоку) очень широкие, гораздо длиннее конического среднего отдела (рис. 150, 1).

Длина тела 11.5—12 мм, крыльев — 12—13 мм.

С а м к а окрашена в основном как самец. Жгутик усиков более светлый, коричневатый. Вершины бедер и голеней широко (у самца узко) затемнены. Брюшко менее явственно кольчатое, с более широкими и нечетко ограниченными коричневыми поясками. Яйцеклад как у предыдущего вида, но вальвы длиннее и лишь немного не достигают середины длины явственно изогнутых церок.

Длина тела (с яйцекладом) 13.5—14.5 мм, крыльев — 12.5—14 мм.

D. hirsuticauda наглядно отличается от других палеарктических видов подрода кольчатым брюшком и в особенности своеобразным, торчащим вниз опушением VIII стернита самца. По строению админикулума и гоноплевритов самца он ближе всего *D. graeca* Mnnhs., у которого, однако, шире срединный выступ IX тергита и явственно раздвоена вершина непарного придатка IX стернита самца.

Р а с п р о с т р а н е н и е восточномедиземноморское: большая часть зоны влажных субтропических лесов Закавказья от Талыша и Аджарии на юге до района Сочи—Туапсе на северо-западе. Возможно нахождение в более влажных районах северного Ирана и северной Турции. Верхняя граница вертикального распространения проходит примерно около 1500 м над ур. м.

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. 27 ♂, 20 ♀.

РСФСР: Краснодарский край — окр. пос. Лазаревское Туапсинского р-на, 24 V 1963 (4 ♂, 2 ♀); окр. Сочи, 6 V 1932 (1 ♀; Родендорф); хр. Кохт в районе курорта «Горячий ключ», 18 V 1956 (1 ♀; Гиляров). Грузинская ССР: Аджарская АССР — окр. Махундехи, Кедского р-на, 30 V 1966 (2 ♂, 3 ♀); окр. Цхемвани, 1 VI 1966 (4 ♂, 1 ♀); окр. Хино Кобулетского р-на, 1 VI 1966 (6 ♂, 2 ♀). Нахичеванская АССР: окр. Парага Ордубадского р-на, 22 VI 1966 (1 ♂). Азербайджанская ССР — Талыш, окр. Вазнаш Астаринского р-на, 29—30 IV 1966 (7 ♂, 8 ♀); Сарах западнее Астары, 20 VII 1964 (1 ♂; Загуляев); Гирканский лес на горе Сувалаш в окр. Алексеевки Ленкоранского р-на, 3 V 1966 (1 ♂, 2 ♀); 37 км шоссе от Ленкорани на Лерик, 14 IX 1963 (1 ♂; Яценя). Сбор 1936 года — Савченко.

Б и о л о г и я. Лёт с конца апреля по начало июня, а затем в июле и сентябре. В связи с этим весьма вероятен би- или даже поливольтинный цикл развития; не исключено также, что развитие идет, как у южноарктических *Oropeza* (Vuens, 1961), вообще непрерывно в течение всей теплой части года без дифференцированных поколений. Летние особи заметно мельче весенних. Биотопы — заболоченные и замшелые лесные поляны, заросшие мхом и печеночниками сырые валуны и скалы по берегам быстрых горных рек и ручьев, густые кустарники у родников. Комары летают в сумерки, а днем мало активны; в сумерки происходит и их отрождение из куколок. Тело комаров после отрождения прозрачное, зеленоватое. В лесной зоне почти везде обычны, местами даже многочисленны.

5. *Dolichozeza* (s. str.) *algira* Vail.

Vaillant, 1953: 3.

С а м е ц. Небольшой, коричневато-бурый. Оба основных членика усиков желтые, жгутик бурый. Среднеспинка блестяще-бурая с явственными светлыми промежутками. Ноги почти черные; лапки снежно-белые, кроме затемненных

проксимальных половин или $\frac{2}{3}$ первого членика. Крылья с темным глазком. Брюшко буровато-коричневое.

IX тергит на вершине с тремя тупоконическими выступами, из которых средний не короче боковых (рис. 152, 1). Гоностили удлиненные, стержневидные. Гоноплевриты со стройным и довольно длинным острым клювом. Непарный придаток IX стернита и админикулум изменчивого строения; обычно первый более или менее цилиндрический, с цельной нераздвоенной вершиной; ветви админикулума по большей части не длиннее его среднего отдела, туповершинные (рис. 153, 1).

С а м к а неизвестна.

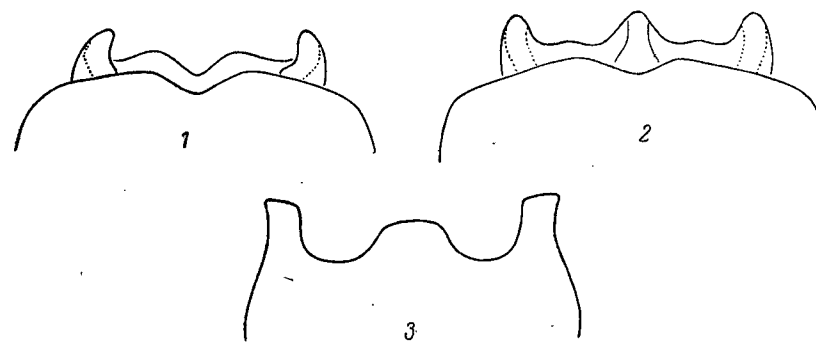


Рис. 152. IX тергит самцов долгоножек подрода *Dolichozeza* s. str. По Александру (3), Вайану (1) и Мангеймсу (2).

1 — *D. (s. str.) algira*, 2 — *D. (s. str.) hispanica*, 3 — *D. (s. str.) honshuiensis*.

Наиболее характерными признаками *D. algira*, который автору в натуре неизвестен и описан по Вайану, является строение IX тергита и админикулума самца.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Сев. Африка (Алжир).

Б и о л о г и я. Лёт в июне—июле на высотах порядка 250—700 м над ур. м. Образ жизни, по-видимому, как у *D. hispanica*.

6. *Dolichozeza* (s. str.) *hispanica* Mnnhs.

Mannheims, 1951: 22; Vaillant, 1953: 4; Theowald, 1958: 30.

Биология. Vaillant, 1953: 3; Theowald, 1957a: 216; Theowald, 1967: 13, 58.

С а м е ц. Очень близок к самцу предыдущего вида и отличается от него более светлой окраской тела и строением гипопигия. Прескутум желтовато-коричневый, задние склериты среднеспинки одноцветно-желтые. Брюшко желтовато-коричневое. IX тергит на вершине всего с двумя боковыми выступами, а в середине с округлой выемкой вместо выступа, которой нет ни у одного другого палеарктического вида подрода (рис. 152, 2). Гоноплевриты со сравнительно коротким и толстым клювом. Непарный придаток IX стернита обычно на вершине тупо заострен, а ветви админикулума значительно длиннее его среднего отдела, туповершинные (рис. 153, 2).

Крыловой глазок у *D. hispanica* крупнее, но светлее, чем у *D. algira*, а sc_2 вливается в r лишь чуть дистальнее (у *D. algira* — значительно дистальнее) основания rs . Эти признаки, однако, сильно варьируют и нередко размеры и окраска крылового глазка, а также длина sc_2 у обоих видов одинаковые.

С а м к а, описанная Теовальдом, сходна с самцом. Яйцеклад сходен с таковым *D. graeca* и *D. hirsuticauda*; церки тоже слегка изогнуты вниз, вальвы далеко не достигают середины длины церок (как у *D. graeca*).

Личинка, по Теовальду, во всем сходна с таковой *D. albipes*, только темный рисунок на спинке несколько иной. Куколка тоже похожа, но у самки чехлики вальв на вершине загнуты вниз.

Изменчивость. По Вайану, самцы с юга Франции немного отличаются от типичных из Испании. Прескутум у них светло-коричневый, более блестящий; скутеллум и постскутум вдоль середины охряные с серым налетом; непарный придаток IX стернита латерально слегка сдавлен, а сверху килевидно приподнят, тогда как у типа он более цилиндрический.

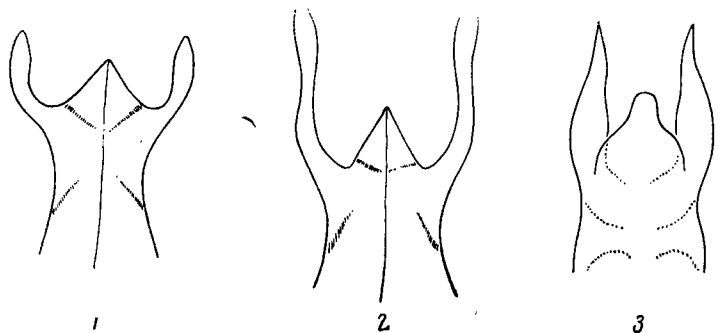


Рис. 153. Админиккулы самцов долгоножек из подрода *Dolichozepe* s. str. По Александру (3), Вайану (1) и Маннгеймсу (2).

1 — *D. (s. str.) algira*, 2 — *D. (s. str.) hispanica*, 3 — *D. (s. str.) honshuiensis*.

Распространение. Зап. Средиземноморье, включая юг Франции (Ницца, Изер, Пиренеи), Испанию (Гренада) и Алжир. Вертикальное распространение — от 80 до 350 м над ур. м.

Биология. Лёт в конце лета и осенью по октябрь включительно около водопадов среди мокрых валунов. Личинки, которых можно находить с осени до середины лета (очевидно, зимуют), в тонком слое мха, покрывающего вертикальные стенки сырых скал на участках с наиболее слабым стоком воды.

*7. *Dolichozepe (s. str.) nitida* Mik.

Mik, 1874: 351; Karsch, 1886b: 285; Mannheims, 1951: 22; Theowald, 1958: 30; Mannheims, Theowald, 1959: 23; Mannheims, Rechlauer, 1963: 5; Савченко, 1966a: 152. — *sylicicola* Mik, 1869: 23 (nec Curtis, 1825).

Самец. Сравнительно светлый, рыжевато-коричневый, лаково-блестящий. Голова ржаво-желтая с серебристым налетом на темени и затылке. Основные членики усиков желтые, жгутик коричневый.

Прескутум и скутум блестяще-желтые, прескутальные полосы очень широкие, коричневые, иногда в редком сером налете; скутеллум и постскутум ржаво-желтые, обычно тоже с налетом, боковые края постскутума довольно широко коричневые. Бока груди ржаво-желтые, с отдельными более темными рыжеватокоричневыми участками. Снежно-белая самая вершина (примерно дистальная $1/5$) первого членика и 2—4-й членики лапок. Крылья с резким коричневатожелтым оттенком и светло-коричневым глазком. Брюшко коричневатое с более рыжеватыми основаниями и боковыми краями тергитов.

Гипопигий явственно утолщен (рис. 154). IX тергит, как обычно, с тремя вершинными выступами; средний выступ тупой, боковые — когтевидные, с загнутыми вовнутрь острыми вершинами. Гоностили стержневидные. Гиноплериты обычные, с острым клювом. Непарный придаток IX стернита в виде крупной, почти полукруглой пластинки. Админиккулум с раздвоенными остроконечными боковыми ветвями (рис. 154, a). Опушение VIII стернита полуприлегающее.

Длина тела 9.5—10.5 мм, крыльев — 10.5—11 мм.

Самка окрашена подобно самцу, но немного светлее. Церки яйцеклада слегка изогнуты вниз, вальвы очень короткие, едва достигают трети длины церок (рис. 145, 2).

Внешне *D. nitida* напоминает *D. hispanica*. Наглядно отличается как от него, так и от всех других палеарктических видов подрода раздвоенными остроконечными ветвями админиккулума самца, а также очень короткими вальвами яйцеклада.

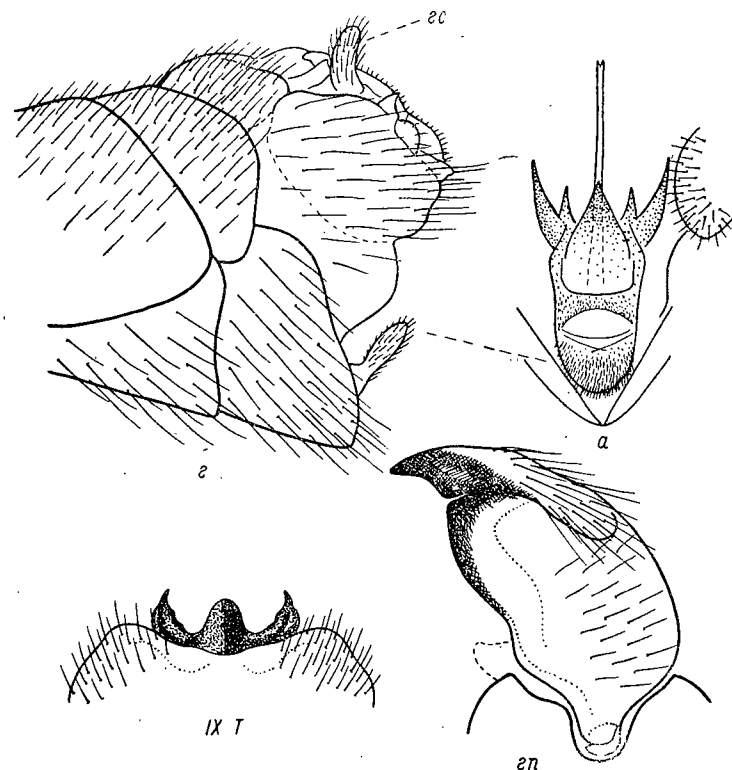


Рис. 154. Гипопигий самца долгоножки *Dolichozepe (s. str.) nitida*. Деталь «а» — по Маннгеймсу.

Распространение еще недостаточно выяснено, предположительно бореомонтанное. Достоверно вид известен из Сев. Европы, включая Швецию, и Ленинградской обл. РСФСР, а также из горных районов Центр. Европы (Австрийские Альпы, Украинские Карпаты).

Исследованный материал. 4 ♂, 1 ♀.

РСФСР: Ленинградская обл. — Гобжица Лужского р-на, 27 VI 1934 (1 ♂); Толмачево того же р-на, 3 VII 1938 (1 ♂; Штакельберг). УССР: Закарпатская обл. — окр. с. Богдан Раховского р-на, 5 VII 1969 (1 ♂); Львовская обл. — окр. Сколе, 25 VI 1969 (1 ♂, 1 ♀; Савченко).

Биология неизвестна. По наблюдениям в Ленинградской обл. и на Украине, лёт комаров в конце июня и в начале июля в сырых лиственных и смешанных лесах. Личинки, как и у других видов подрода, по-видимому, во мхах и печеночниках.

*8. *Dolichozepe (s. str.) honshuiensis* Al.

Alexander, 1938b: 452; Ishida, 1954: 117.

Самец. Голова грязно-бурая, лоб и темя спереди темно-желтые. Основные членики усиков желтые, жгутик черный.

Переднеспинка буроватая, темно-желтая сзади. Прескутум и доли скутума почти одноцветно лаково-черные, только плечи контрастно темно-желтые; шов между долями скутума, скутеллум и диск постскутума желтые. Бока груди желтые с бурыми пятнами. Тазики и вертлуги желтые, бедра темно-желтые с широко затемненными вершинами; голени черные; снежно-белые дистальная $1/5$ первого членика и 2—4-й членики лапок. Крылья с коричневым оттенком и более темным коричневым глазком. Брюшко темно-желтое с более темными пятнами и бурой вершиной.

Гипопигий с поперечным IX тергитом; вершинные выступы его тупые (рис. 152, 3), средний короче боковых. Гоноплевриты обычного строения. Админикулум с длинными островершинными боковыми ветвями (рис. 153, 3).

Длина тела около 12 мм, крыльев — около 13 мм.

С а м к а неизвестна.

В связи с отсутствием *D. honshuiensis* в исследованном материале описание его дано по Александру. Специфическими признаками этого вида служат островершинные, но не разветвленные (в отличие от *D. nitida*) боковые ветви админикулума, а также, по-видимому, темная окраска прескутума и голеней ног.

Р а с п р о с т р а н е н и е севернопалеарктическое (сев. Япония, предположительно также южн. Приморье⁴).

Б и о л о г и я неизвестна. Голотип был пойман в июле.

9. *Dolichopeza* (s. str.) *fuscipes* Bergt.

Bergroth, 1889: 113; Mannheims, 1951: 24.

С а м е ц неизвестен.

С а м к а, судя по первоописанию, отличается от самок других известных палеарктических видов подрода целиком темными лапками ног и деталями строения яйцеклада, а также менее резко выраженной дистализацией жилкования крыльев, вершинные ячейки которых гораздо глубже, чем обычно в подроде.

Длина тела (? с яйцекладом) около 17 мм, крыльев — около 15 мм.

Более подробное изучение *D. fuscipes* и, в частности, описание его самца крайне необходимы в целях уточнения систематического положения этого вида в пределах подрода и даже рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Сев. Африка: Алжир (предположительно Константина).

Подрод SINOROPEZA AL.

Alexander, 1935a: 543; Wu, 1940: 1.

Т и п о в о й в и д *Dolichopeza pluricoma* Alexander, 1935.

Близок к подроду *Dolichopeza* s. str. Как и в последнем, sc_2 вливается в r почти у самого основания rs ; радиальный сектор очень косой, почти поперечный, не длиннее или даже короче $m-cu$. В отличие от видов подродов *Dolichopeza* s. str. у *Nesopeza* m_3 ответвляется не от m_{1+2} , а от m_{2+3} , в связи с чем в вершинном медиальном поле, кроме обычного переднего развилка m_{1+2} , имеется еще и дополнительный задний развилка m_{2+3} , а m_3 с дифференцированным основным отделом; M_1 стебельчатая (рис. 140, 3).

У некоторых видов подрода крыловая пластинка в пределах вершинных радиального и медиального полей снабжена многочисленными макротрихиями, что сближает подрод *Sinoropeza* с примитивным эфиопским подродом *Trichodolichopeza*. В последнем, однако, m_3 ответвляется от m_{1+2} , как в подроде *Dolichopeza* s. str.

⁴ В кол. ЗИН АН СССР имеется одна самка *Dolichopeza* sp. из Анисимовки Шкотовского р-на Приморского края (6—7 VII 1933, Нарчук), которая, возможно, относится к этому виду.

Преимагинальные фазы развития неизвестны.

Из подрода *Sinoropeza* описан лишь один палеарктический вид, встречающийся на крайнем востоке области; остальные виды подрода ограничены в своем распространении Ориентальной зоогеографической областью (рис. 155), что указывает на его значительную древность и несомненно реликтовый характер.

Общее количество известных видов подрода — 5.

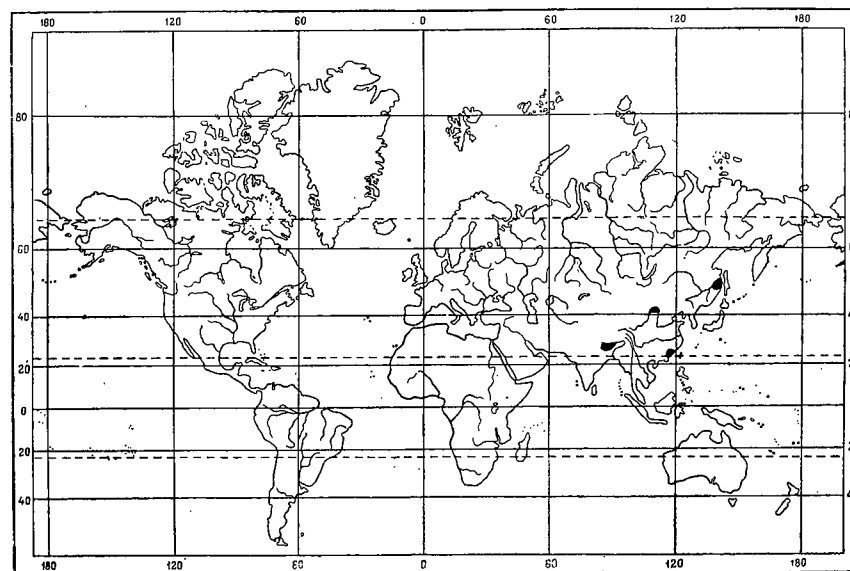


Рис. 155. Распространение видов подрода *Sinoropeza*.

*10. *Dolichopeza* (*Sinoropeza*) *pluricoma* Al.

Alexander, 1935a: 544; Wu, 1940: 2; Савченко, 1979: 108, 110.

С а м е ц. Голова, включая рыльце и щупики, темно-коричневая; усики целиком коричневые с очень длинным первым основным члеником и короткими жесткими щетинками на члениках жгутика; загнутые назад, усики явно выступают за основание брюшка.

Среднеспинка темно-коричневая, прескутум с чуть более светлыми рыжевато-коричневыми продольными полосами; задние склериты среднеспинки почти одноцветные. Бока груди темно-коричневые. Тазики темно-коричневые, вертлуги темно-желтые, бедра с темно-желтыми основаниями и бурыми вершинами; голени и основные членики лапок коричневые, вершины лапок бурые. Крылья затемнены, глазок темно-коричневый; вершинные поперечные жилки, r_4 , вершинная часть cu и a_2 с дымчато-буроватыми каемками; крыловая пластинка в пределах вершинных радиального и медиального полей с макротрихиями; начинаясь при основании ячеек простыми рядами, макротрихии к вершине крыльев становятся более многочисленными и собраны в группы. Брюшко коричневое с более темными сочленениями сегментов.

Гипопигий желтовато-коричневый, сильно утолщенный (рис. 156). IX тергит поперечный, дорсально перед вершиной с двумя широко расставленными опушенными тупоконическими выступами; гоностили стержневидные, в проксимальной части с почти прямоугольным изгибом; гоноплевриты сложные, из двух хорошо обособленных отделов, задний латерально с крупным зачерненным, когтевидно изогнутым шипом; IX стернит с широкой выемкой, которую заполняет админикулум.

Длина тела около 7.5 мм, крыльев — около 10 мм.

С а м к а сходна с самцом.

Длина тела (с яйцекладом) около 8 мм, крыльев — около 10 мм.

D. pluricoma ближе всего восточогималайскому *D. postica* Brun., у которого крылья, однако, голые, без макротрихий.



Рис. 156. Гипопигий самца *Dolichozepe (Sinorozepe) pluricoma*. По Савченко.

Распространение палеарктическое: в СССР — южн. Приморье, за его пределами — центр. Китай (Сычуань).

Исследованный материал. 1 ♂.

РСФСР: Приморский край — окр. Владивостока, мыс Песчаный, 15 VIII 1975 (Савченко).

Биология. Лёт в августе, биотоп в окрестностях Владивостока — широколиственный лес у ручья с каменистым ложем. В центр. Китае известен с высот до 1900—2000 м над ур. м.

Подрод NESOPEZA Al.

Alexander, 1914: 157 (как род); Brunetti, 1920: 210; Pierre, 1926: 4, 9 (как род); Alexander, 1931c: 269; Masaki, 1933a: 79 (как род); Wu, 1940: 1; Ishida, 1954: 116, 117.

Типовой вид *Dolichozepe gracilis* de Meijere, 1911 (Ява).

Близок к номинативному подроду, но отличается от него деталями жилкования крыльев (рис. 140, 2): sc_2 вливается в r далеко впереди дуговидно изогнутого основания rs , последний явственно продольный, очень длинный, значительно длиннее $m-cu$ (в под родах *Dolichozepe* s. str. и *Sinorozepe* он косой, почти поперечный, не длиннее или даже короче $m-cu$.)

Преимагинальные фазы развития неизвестны.

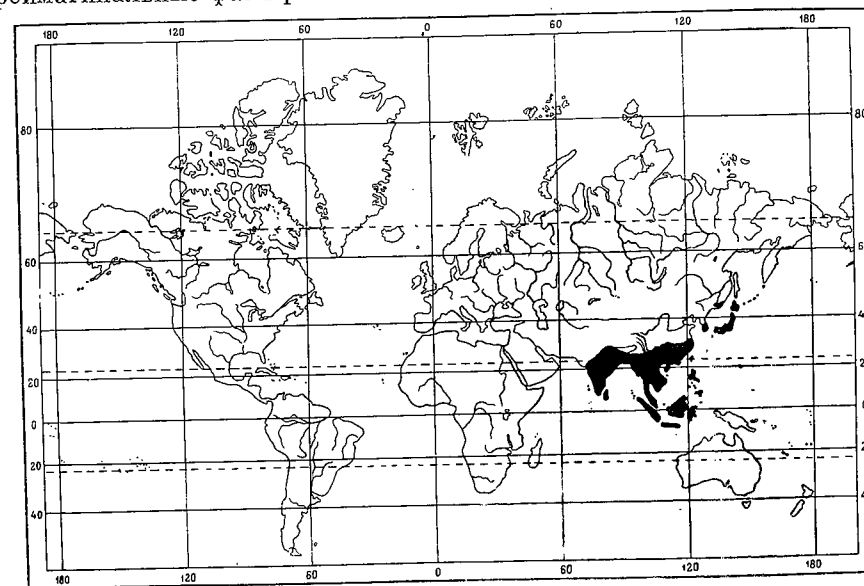


Рис. 157. Распространение видов подрода *Nesopeza*.

Из подрода *Nesopeza* описано свыше 60 видов, что составляет немного меньше половины известных в настоящее время видов рода *Dolichozepe*. Из них около 50 (примерно 91% от общего числа) распространено в Ориентальной зоогеографической области, включая южн. Китай, острова Малазии (Тайвань (Китай), Филиппины, Яву, Суматру, Калимантан), Новую Гвинею и южн. Индию (рис. 157). В связи с этим подрод можно считать типично ориентальным и довольно древним, сложившимся и широко расселившимся на территории Юго-Вост. Азии, очевидно, еще в палеогене, когда между материком и островами Малазии существовали, неоднократно нарушаясь и снова восстанавливаясь, сухопутные связи и когда тут, следовательно, мог иметь место широкий обмен фаунистическими элементами.

В Палеарктике подрод *Nesopeza* представлен всего 8—9 видами (примерно около 13% от их общего числа), распространение которых ограничено Палеарктической подобластью (южн. Приморье, южн. Курилы, Япония, центр. Китай), фауна которой является лишь сильно обедненным и смешанным с более северными элементами осколком третичной фауны Ориентальной области.

Ниже рассматриваются все виды подрода, обнаруженные в СССР; характеристика остальных палеарктических видов дается по литературным данным.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ

Самцы

1 (6). Крылья с контрастной кофейно-коричневой зубчатой каймой по переднему краю (рис. 159). Жгутик усиков в проксимальной части желтый или коричневатожелтый (группа «*gracilis*»).

- 2 (5). Прескутум белесоватый с кофейно-коричневыми продольными полосами, которые иногда сильно редуцированы. Тергиты брюшка с желтоватыми спинными и боковыми пятнами. Голени с узко зачерненными вершинами. Гоностили прямые (рис. 160).
- 3 (4). Ячейка M_1 длинная и узкая, почти вдвое длиннее своего стебелька (рис. 158, 1). Стекловидно-прозрачное окошечко в R_1 удлинненно-овальное 11. *D. (N.) gracilis* de Meijere
- 4 (3). Ячейка M_1 широкая и короткая, не длиннее своего стебелька (рис. 158, 2). Стекловидно-прозрачное окошечко в R_1 угловатое, приближенно трапециевидное *12. *D. (N.) geniculata* (Al.)

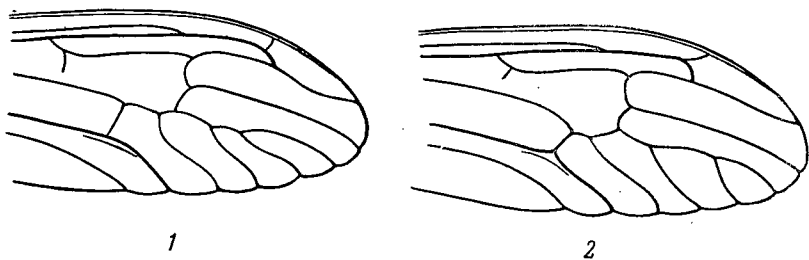


Рис. 158. Жилкование верхних радиального и медиального полей крыльев. По Де Мейере (1; схематизированно).

1 — *Dolichozepeza (Nesopeza) gracilis*, 2 — *D. (N.) geniculata*.

- 5 (2). Прескутум коричневый с неявственными, чуть более темно-коричневыми продольными полосами. Тергиты брюшка с серыми боковыми пятнами. Голени с широко зачерненными вершинами. Гоностили в средней части изогнуты под почти прямым углом (рис. 161) 18. *D. (N.) subgeniculata* Al.
- 6 (1). Крылья без контрастной кофейно-коричневой каймы по переднему краю, который самое большее чуть темнее остальной поверхности. Жгутик усиков целиком бурый или темно-коричневый, более светлый иногда лишь первый членик (группа «*tarsalis*»).
- 7 (8). Усики длинные, загнутые назад, явственно выступают за основание брюшка. Передние голени чуть буроватые, при основании и перед узко зачерненной вершиной снежно-белые. Гипопигий самца как на рис. 165 *17. *D. (N.) ? albitibia* (Al.)
- 8 (7). Усики короче, загнутые назад, самое большее достигают основания брюшка. Передние голени без снежно-белых поясков при основании и перед вершиной. Гипопигий самца другого строения.
- 9 (10). Бока груди желтые с широкой и контрастной блестяще-коричневой поперечной перевязью на мезэпистернах. Ветви админиккулума самца в виде удлинненных пластинок с двузубчатой вершиной (рис. 162) *14. *D. (N.) tarsalis* (Al.)
- 10 (9). Бока груди одноцветные, коричневые или коричневато-рыжие, без явственной темной поперечной перевязи на мезэпистернах. Ветви админиккулума выглядят иначе.
- 11 (16). Крыловой глазок явственный, темно-коричневый. Лапки по меньшей мере в дистальной части снежно-белые. Гипопигий и его части как на рис. 163, 164 и 167.
- 12 (13). Лапки целиком снежно-белые. Части гипопигия как на рис. 167 (медиальный выступ на вершине IX тергита в виде маленького, зачерненного и загнутого вниз шипика) 19. *D. (N.) francki* Al.
- 13 (12). Лапки в проксимальной части темные. Гипопигий и его части как на рис. 163 и 164 (медиальный выступ на вершине IX тергита крупный, клиновидный).

- 14 (15). Админиккулум необычайно крупный, лировидный (см. сверху или снизу), со сближенными основаниями ветвями (рис. 164, a) *16. *D. (N.) imitator* Sav.
- 15 (14). Админиккулум меньше, в виде разведенных клещей (см. сверху или снизу), с широко расставленными основаниями ветвями (рис. 163, a) *15. *D. (N.) tarsalba* Al.

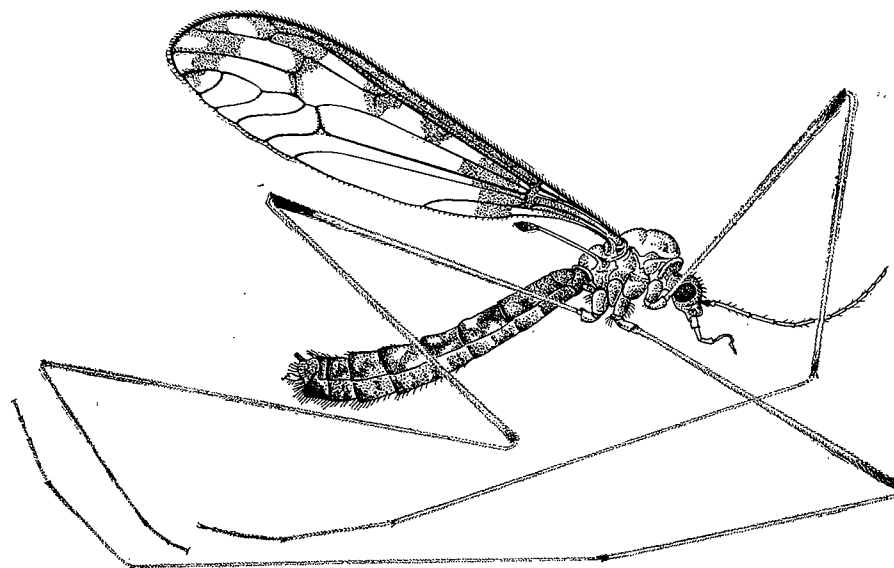


Рис. 159. Самец *Dolichozepeza (Nesopeza) geniculata*.

- 16 (11). Крыловой глазок неявственный, чуть коричневатый. Лапки коричневые, с желтыми вершинами. Части гипопигия как на рис. 166 18. *D. (N.) circulans* Al.

С а м к и

Самки тех видов подрода, для которых они известны, могут быть ориентировочно определены по тем же особенностям окраски, что и самцы.

Группа «GRACILIS»

Тело маленькое. Жгутик усиков в проксимальной половине желтый или коричневато-желтый, к вершине темнее. Крылья с контрастной кофейно-коричневой зубчатой каймой по переднему краю. В СССР 1 вид.

11. *Dolichozepeza (Nesopeza) gracilis* de Meijere.

De Meijere, 1911:60; Alexander, 1915:178 (*Nesopeza*).

С а м е ц маленький, коричневый. Лоб спереди и сзади желтоватый, рыльце и щупики бурые, носа нет. Усики светло-желтые, жгутик к вершине становится темно-коричневым.

Переднегрудь кофейно-коричневая. Прескутум белесоватый, с 3 широкими кофейно-коричневыми продольными полосами, разделенными очень узкими промежутками основного фона; внешние полосы короткие; постскутум кофейно-коричневый с белесоватыми внешними углами. Бока груди белесоватые с кофейно-коричневыми участками. Тазики и вертлуги белесоватые, бедра и голени желтые, первые широко, вторые узко затемненные на вершине; лапки снежно-белые. Крылья прозрачные с контрастной кофейно-коричневой зубчатой кай-

мой по переднему краю; затемненное поле впереди r_3 с удлинено-овальным прозрачным окошечком; радиальный сектор (rs) в 3.5—4 раза длиннее $m-cu$, на изгибе с направленным назад длинным отростком; M_1 очень узкая, почти параллельносторонняя, значительно длиннее своего стебелька (рис. 158, 1). Брюшко темно-коричневое, I сегмент при самом основании узко желтоватый, следующие — с желтыми боковыми пятнами и с такими же спинным пятном на диске близ его заднего края.

Гипопигий маленький, темно-коричневый с желтыми придатками; строение предположительно сходно с таковым у следующего вида.

Длина тела 7—9.6 мм, крыльев — 8—10.2 мм.

Самка не описана.

Распространение. Ориентальный вид, известный из вост. Индии, откуда был тип, и с Явы (Alexander, 1915). Указания для центр. Японии (Alexander, 1914; Masaki, 1933a) нуждаются в подтверждении, так как не исключена ошибка в определении, вызванная смешением *D. gracilis* со следующим видом.

Биология. Лёт в мае. В горах встречается еще на высотах до 2700 м над ур. м. (Ява).

*12. *Dolichopeza (Nesopeza) geniculata* (Al.) (рис. 159).

Alexander, 1918a: 448 (*Nesopeza*); E s a k i, 1932b: 174 (*Nesopeza*); I s h i d a, 1954: 117; E s a k i, 1957: 1529 (*Nesopeza*).

Биология. Buers, 1961: 769.

Внешне очень похож на *D. gracilis*, от которого отличается главным образом рисунком прескутума и крыльев, а также деталями жилкования крыльев.

Самец. Прескутум с 4 распыльчатыми кофейно-коричневыми продольными полосами, которые иногда едва намечены. Темные участки на крыльях обширнее, по краям окрашены часто интенсивнее, чем в центре, а сзади окаймлены узкой прозрачной линией; темный базальный участок сливается (у *gracilis* — изолирован) с темным пятном в проксимальной половине R , окаймляя при основании последней прозрачное овальное окошечко; клиновидное пятно при основании rs явственно длиннее своей ширины (у *gracilis* — не длиннее); темное пятно в передней половине R_3 распространяется назад на вершину R_4 , оставляя в ней прозрачное треугольное окошечко у края крыла, затемнен также смежный верхний угол M_1 (у *gracilis* R_4 и M_1 целиком светлые); небольшие коричневые мазки имеются на вершинах m_2 и cu ; прозрачное окошечко впереди r_3 более или менее трапециевидное (у *gracilis* — овальное). M_1 широкобокаловидная, не длиннее или даже короче своего стебелька (рис. 158, 2). Желтоватые пятна на тергитах брюшка иногда сливаются в поперечные пояски.

Гипопигий (рис. 160) маленький, в профиль тупоконический, буровато-коричневый, включая придатки, IX тергит почти полукруглый, на вершине с крупной U-образной выемкой, ограниченной двумя черными тупозубцевидными выступами; дно выемки с небольшим черным зубчиком. Гоностили прямые, чуть утолщенные в проксимальной части. Гинолевриты сравнительно широкие с крупным, слегка изогнутым клювом и мозолевидно утолщенным верхним краем. Админикulum простой, в виде удлинено-трапециевидной пластинки (рис. 160, a).

Длина тела 7.5—9 мм, крыльев — 9—9.5 мм.

Самка сходна с самцом. Прескутальные полосы уже и обычно лучше заметны в передней части склерита. Яйцеклад бурый с широкими церками, тупые вершины которых слегка загнуты вниз; вальвы очень короткие.

Длина тела (с яйцекладом) 8.5—10 мм, крыльев — 8.5—10 мм.

Распространение. Южн. Приморье, Южн. Курилы, за пределами СССР — большая часть Японии, включая о-ва Хоккайдо, Хонсю и Кюсю, а также Тайвань (Китай) (Ishida, 1954) и о-в Чечжудо в южн. Корее (Buers, 1961). Возможно нахождение на южн. Сахалине.

Исследованный материал. 12 ♂, 7 ♀.
РСФСР: Приморский край — Хасанский р-н, заповедник «Кедровая Падь», 12 VI 1977 (1 ♂; Захаров). Курильские о-ва — Кунашир, окр. Южно-Курильска, 17 VIII 1965 (11 ♂, 7 ♀; Ермоленко).

Биология. Лёт с середины июня до второй половины августа, на Кунашире — близ ручьев и потоков в сильно замшелых смешанных лесах из сахалинской пихты, курильской ели, различных видов ольхи, аралиевых и дру-

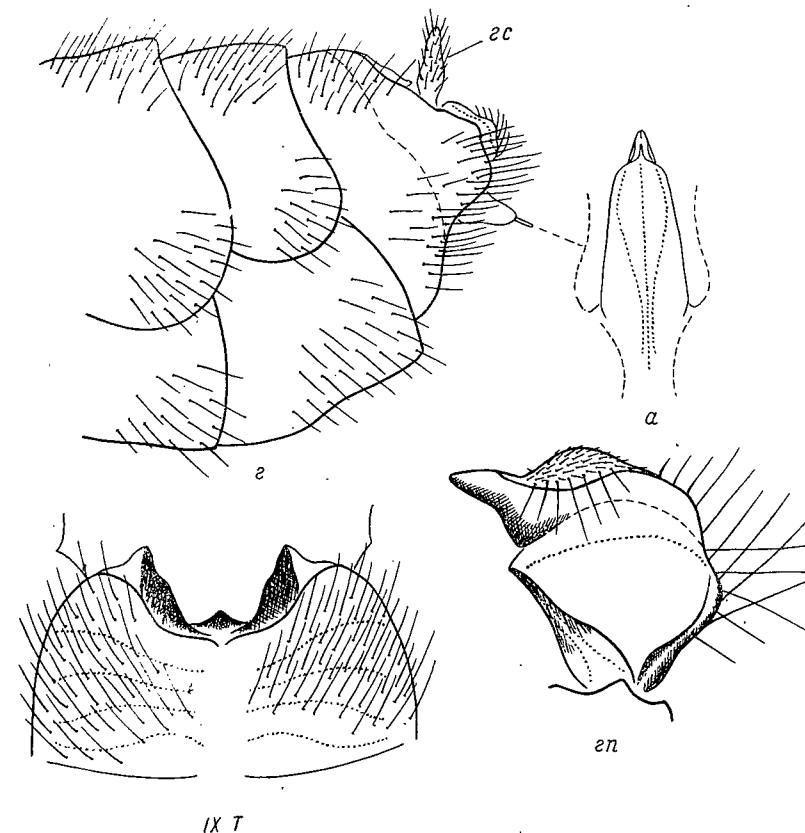


Рис. 160. Гипопигий самца *Dolichopeza (Nesopeza) geniculata*.

гих пород. Байерс находил куколок на скалах в подушках печеночников. Возможно, что последние, а также мхи служат местом обитания и кормом для личинок.

13. *Dolichopeza (Nesopeza) subgeniculata* Al.

Alexander, 1931c: 304; Wu, 1940: 1.

Очень маленький темно-коричневый вид, близкородственный *D. gracilis* и *D. geniculata*.

Самец. Усики желтые с затемненным к вершине жгутиком. Прескутум коричневый, с 4 неявственными более темно-коричневыми продольными полосами; задние склериты среднеспинки более рыжие. Бока груди в основном темно-коричневые с контрастными более светлыми участками. Передние тазики бурые, остальные — светлые, вертлуги желтые, бедра и голени с широко зачерненными поясками; лапки белые. Рисунок крыльев как у *D. geniculata*, R_3 и R_4 частично затемнены; M_1 короткая, как у *D. geniculata*.

Брюшко темно-коричневое, проксимальные тергиты с серыми боковыми мазками, дистальные стерниты зачернены. IX тергит на вершине с 3 выступами,

из которых конический средний короче боковых. Гоностили при основании утолщены, а у середины длины резко сужены и изогнуты под почти прямым углом. Ганолевриты широкие с косо срезанным на вершине клювом и шероховатым верхним краем (рис. 161).

Длина тела около 6.5 мм, крыльев — около 8 мм.

Самка сходна с самцом, но крупнее.

Длина тела (? с яйцеком) около 8 мм, крыльев — около 9 мм.

Наиболее наглядно отличается от *D. gracilis* и *D. geniculata* угловидно изогнутыми гоностилиями самца и более темным, в основном коричневым грудным отделом.

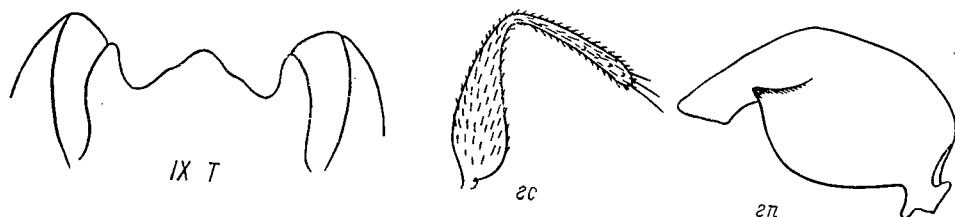


Рис. 161. Части гипопигия самца *Dolichozeza (Nesopeza) subgeniculata*. По Александру.

Распространение. Центр. Китай (Сычуань).

Биология. Лёт в июле—августе (крайние даты 31 VII—14 VIII) в горах на высотах около 1350 м над ур. м.

Группа «TARSALIS»

В отличие от группы «*gracilis*» костальное поле крыльев не темнее или лишь чуть темнее остальной поверхности, без зубчатой каймы. Жгутик усиков целиком бурый или темно-коричневый, более светлый самое большее первый членик жгутика.

*14. *Dolichozeza (Nesopeza) tarsalis* (Al.).

Alexander, 1919c: 347 (*Nesopeza*); 1953c: 263; Ishida, 1954: 118; Савченко, 1979: 109, 114. — ? *idiophallus* Alexander, 1929b: 324.

Самец. Среднего размера, коричневый. Голова, включая рыльце и щупики, коричневая с охряными теменным бугорком и лбом. Усики, загнутые назад, немного не достигают основания брюшка; оба основных членика, а иногда и основание 1-го членика жгутика желтые, остальные членики коричневые, жесткие щетинки короче соответствующих члеников.

Переднеспинка коричневая. Прескутум в основном желтый, но почти весь покрыт 4 широкими темно-коричневыми продольными полосами, вытесняющими основной фон до степени очень узких и неясных промежутков и удлиненно-треугольных плечевых участков; остальные склериты среднеспинки коричневые, скутеллум и постскутум медиально широко грязно-коричнево-желтые. Бока груди в основном желтые, с широкой и контрастной темно-коричневой поперечной перевязью на мезэпистернах; коричневые также птеролевриты и вершины меронов. Тазики и вертлуги светло-желтые, бедра и голени коричнево-желтые с узко и неясно затемненными вершинами; лапки при основании коричневые, а начиная с дистальной $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ основного членика снежно-белые. Крылья умеренно широкие, коричневатые, с крупным коричневым глазком. Брюшко коричнево-желтоватое с широкими коричневыми перевязями на сочленениях сегментов.

Гипопигий (рис. 162) темно-желтый со следующими особенностями: IX тергит на вершине с 2 латеральными массивными клиновидными выступами, вну-

тренные края которых с острыми бугорками, а между боковыми выступами с двумя изогнутыми шипами; гоностили веретеновидные; IX стернит на вершине с выемкой, а в ней с двумя опущенными плоскими выступами; админикулум необычайно массивный, в средней части с парой зазубренных дистально пластинок (рис. 162, a).

Длина тела около 9.5—10 мм, крыльев — около 11 мм.

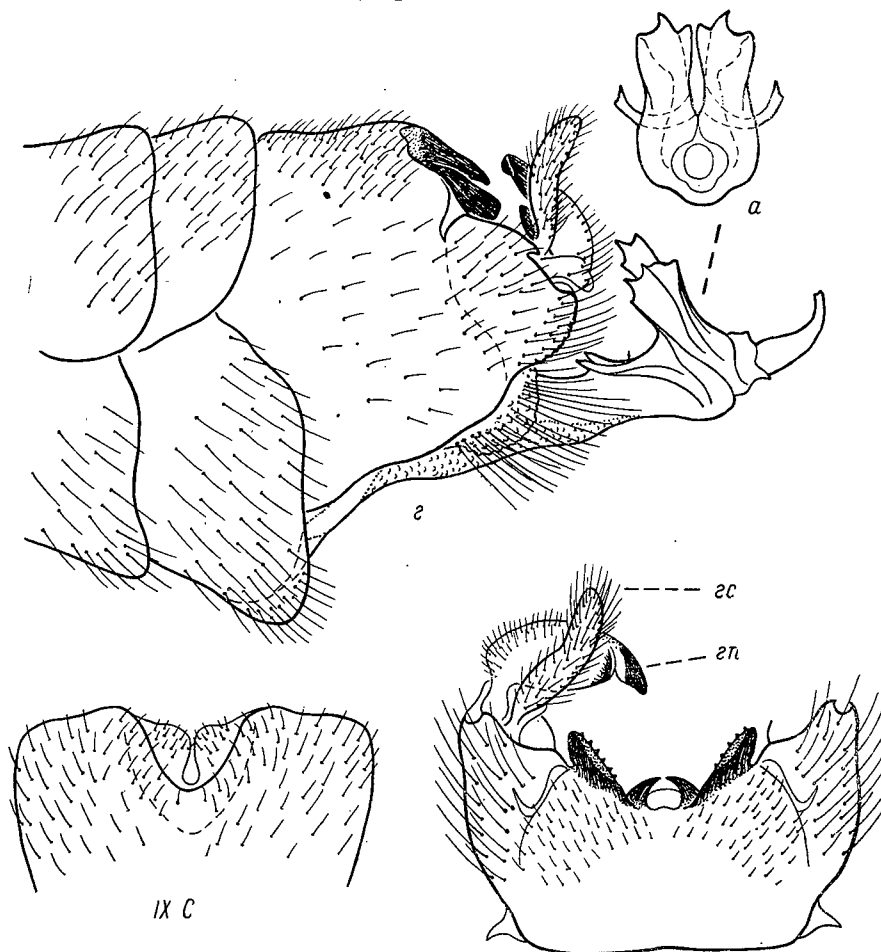


Рис. 162. Гипопигий самца долгоножки *Dolichozeza (Nesopeza) tarsalis*. По Савченко.

Самка сходна с самцом. Яйцеком короткий, рыжевато-коричневый.

Длина тела (с яйцеком) около 12.5 мм, крыльев — около 13 мм.

D. tarsalis очень близок к восточнокитайскому *D. idiophallus* и отличается от него лишь мелкими деталями окраски. У последнего, в частности, лапки целиком снежно-белые, а крылья с коричневым оттенком. Строение гипопигия самца, включая админикулум, у обоих видов, однако, примерно одинаковое, в связи с чем не исключено, что они идентичны, а отличия у особей с юга ареала — лишь результат географической изменчивости. Последняя проявляется у *D. tarsalis* также в строении боковых выступов IX тергита: у особей из Приморья и у типа с о-ва Хонсю они с острыми бугорками, у особей с о-ва Сикоку — гладкие.

Распространение. Южн. Приморье и центр. Япония (о-ва Хонсю и Сикоку); ? вост. Китай (Чжецзян).

Исследованный материал. 15♂, 2♀.

РСФСР: Приморский край — Хасанский р-н, заповедник «Кедровая Падь», 25—31 V 1976 (10♂, 2♀), 7 VI 1976 (2♂; Савченко), 8 VI 1973 (1♂; Леванидова), 26 VI 1976 (1♂; Савченко); нижнее течение р. Нарва, 28 VI 1976 (1♂; Клецов).

Биология. В южн. Приморье обычен с конца мая до начала июля, в Японии отмечен с начала мая и по конец июля. Летаёт в широколиственных лесах у быстрых холодных потоков и ручьев, где держится преимущественно под нависающими над водой валунами и воздушными корнями деревьев.

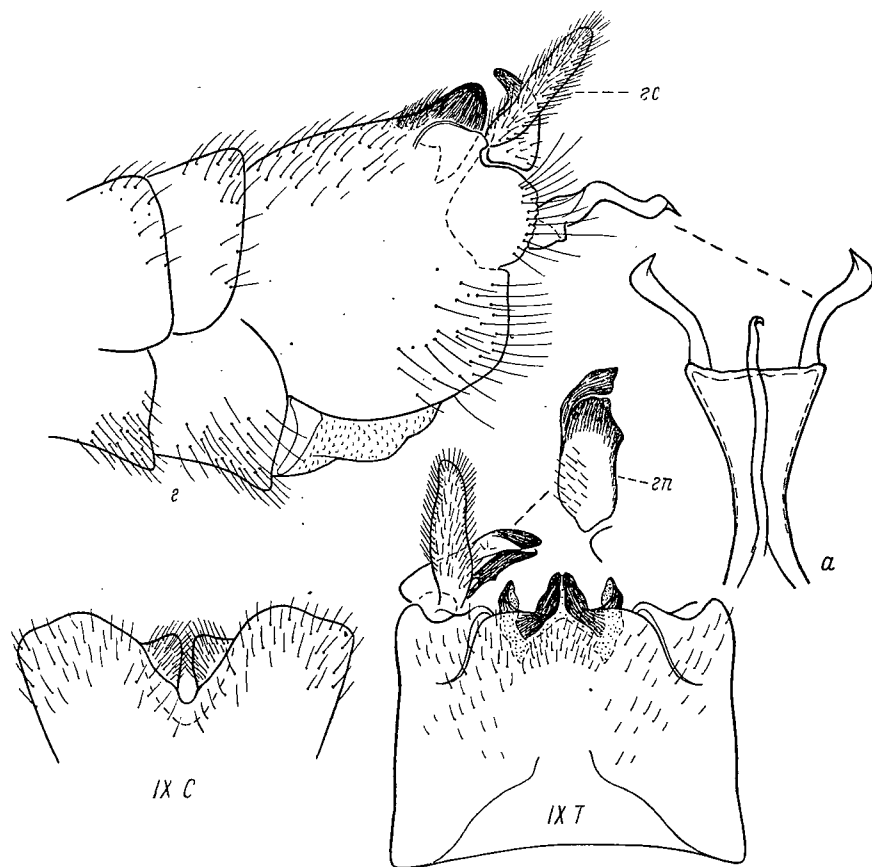


Рис. 163. Гипопигий самца долгоножки *Dolichocheza (Nesopeza) tarsalba*. По Савченко.

***15. Dolichocheza (Nesopeza) tarsalba Al.**

Alexander, 1930 : 509; Ishida, 1954 : 118; Савченко, 1979 : 109, 114.

Внешне похож на предыдущего, но крупнее его, с отличиями в деталях окраски и строения репродуктивных органов.

Самец. Грудной отдел, за исключением желтых плечевых углов, весь темно-коричневый, более рыжеватый по бокам; прескутум без явственных темных продольных полос, бока груди одноцветные, без желтых участков. Брюшко сверху коричневое, снизу — желтовато-коричневое с коричневыми перевязями на сочленениях сегментов.

Гипопигий (рис. 163) рыжевато-коричневый, IX тергит на вершине с 3 зачерненными клиновидными выступами, из которых средний длиннее и массивнее боковых; админикулум более стройный, чем у *D. tarsalis*, с дивергирующими в виде разомкнутых клещей ветвями (рис. 163, a).

Длина тела около 11.0 мм, крыльев — около 13.5 мм.

Самка окрашена как самец. Яйцеклад удлинённый, X тергит рыжевато-коричневый, церки ржаво-желтые.

Длина тела (с яйцекладом) около 13 мм, крыльев — около 13.5 мм.

Распространение. Южн, Сахалин, Южн, Курилы, центр. Япония (о-в Хонсю).

Исследованный материал. 4♂, 1♀.

РСФСР. Сахалин — окр. Ново-Александровска, 26 VII 1971 (1♂; Савченко). Курильские о-ва — Кунашир, Серноводск, 3 VIII 1971 (1♂; Савченко); Алехино, 17 VI 1973 (1♂; Ермоленко), берег оз. «Кипящее» в кальдере вулкана Головнина, 2 VIII 1971 (2♂; Нарчук).

Биология. Лёт с середины июня по начало августа на небольших болотцах у мокрых прибрежных скал, по берегам озер и в сырых смешанных лесах. Сравнительно редок.

***16. Dolichocheza (Nesopeza) imitator Sav.**

Савченко, 1979 : 109, 114.

Вид-двойник предыдущего, но окрашен темнее его.

Самец. Прескутум и доли скутума почти бурые. Прескутум со следами узких матовых, почти черных промежутков. Крылья с резким коричневатобурым оттенком, как и у *D. tarsalba*, с крупным и явственным бурым глазком.

Гипопигий (рис. 164) с очень характерным массивным, приближенно лировидным админикулумом.

Размеры как у *D. tarsalba*.

Самка достоверно не известна.

Исследованный материал. 3♂.

РСФСР: Приморский край — Хасанский р-н, заповедник «Кедровая Падь», 28—30 VI 1976 (Савченко).

Биология. Вид обнаружен в широколиственном лесу у небольшого быстрого ручья с каменистым ложем и такими же обильно замшелыми берегами.

***17. Dolichocheza (Nesopeza) ? albitibia (Al.).**

Alexander, 1922 : 188 (*Nesopeza*); Esaki, 1932b : 174 (*Nesopeza*); 1957 : 1529 (*Nesopeza*); Ishida, 1954 : 117; Савченко, 1979 : 108, 115.

Самец. Маленький, темно-коричневый. Голова коричневая, темя и рыльце желтые. Усики длинные, загнутые назад, явственно выступают за основание брюшка, основные членики желтые, 1-й членик жгутика темно-желтый, остальные темно-коричневые.

Грудной отдел темно-коричневый, без явственных прескутальных полос. Тазики коричневатожелтые, вертлуги желтоваторыжие, дистально узко коричневые; передние голени чуть буроватые, при основании белые, на вершине бурые с широким белым предвершинным пояском; средние и задние голени белые, вершины задней пары узко затемнены; лапки снежно-белые. Крылья с резким коричневатым оттенком и темно-коричневым глазком. Брюшко темно-коричневое, тергиты с неявственными светлыми поясками, стерниты более явственно двуцветные, при основании темно-коричневые, в задней половине темно-желтые.

Гипопигий (рис. 165) каштаново-коричневый, для его строения особенно характерны интенсивно зачерненные, сильно сближенные, дистально косо усеченные боковые выступы IX тергита, своеобразная копьевидная форма среднего выступа его, выпяченные в проксимальной части во внутрь гоностили и рудиментарные ветви админикулума, который в целом сравнительно слабо развит (рис. 165, a).

Длина тела около 9 мм, крыльев — около 9.3 мм.

Самка сходна с самцом, но несколько крупнее его.

Изменчивость. Особи из Приморья со следами чуть более темных продольных полос на прескутуме, в связи с чем определение их взято под вопрос.

D. albitibia наглядно отличается от всех известных из СССР видов подрода маленькими размерами тела и особенно — в основном белесыми голеними ног.

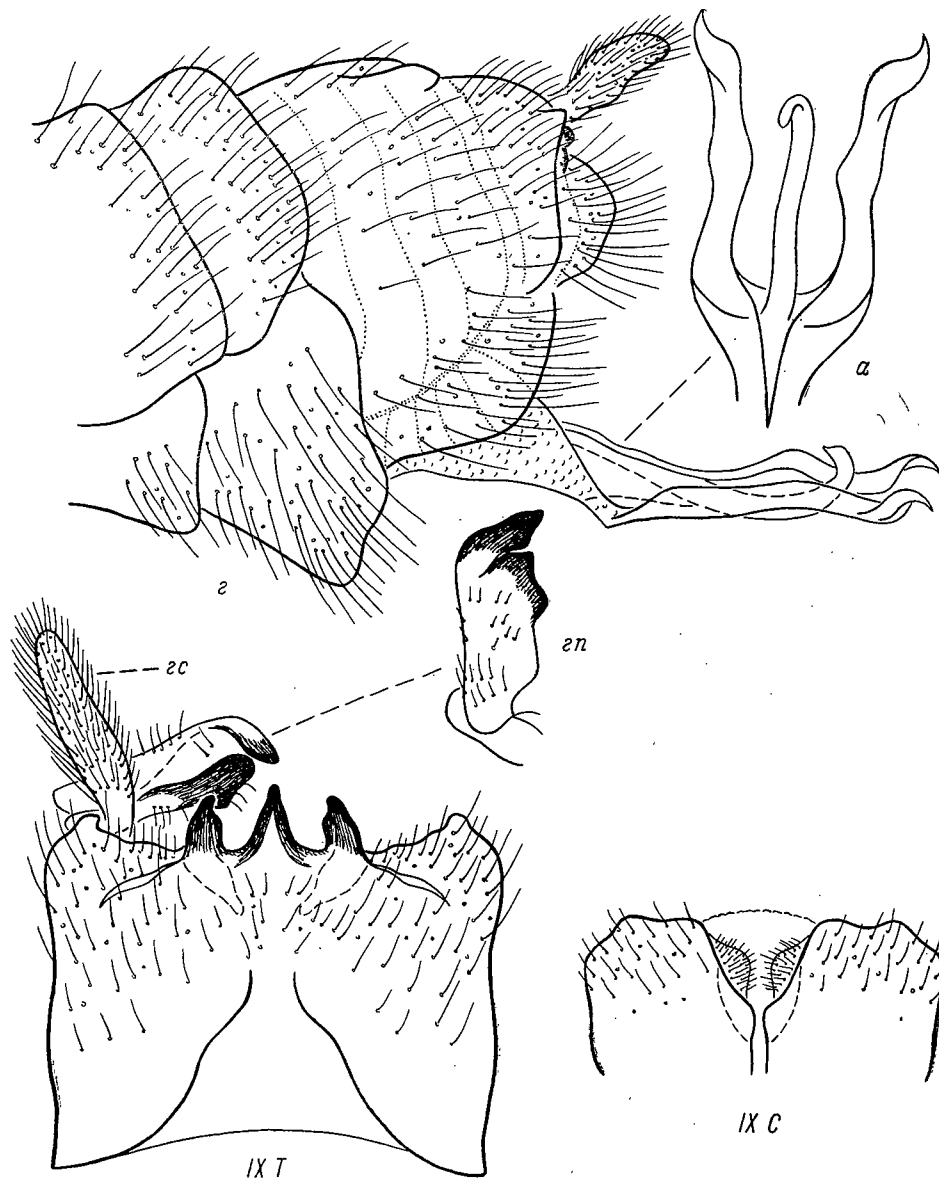


Рис. 164. Гипопигий самца долгоножки *Dolichozepeza (Nesopeza) imitator*. По Савченко.

Распространение. Южн. Приморье; центр. и южн. Япония, включая о-а Хонсю, Сикоку и Кюсю.

Исследованный материал. 1♂, 1♀.

РСФСР: Приморский край — окр. Владивостока, 17 VII 1976 (1♀; Савченко); Хасанский р-н, заповедник «Кедровая Падь», 10 VII 1976 (1♂; Захаров).

Биология. Лёт в Приморье в течение июля, в Японии — с конца мая — начала июня до конца июля. Стации обитания — широколиственные леса по берегам потоков и у родников. По наблюдениям в Японии, достигает в горах высот около 1400 м над ур. м.

18. *Dolichozepeza (Nesopeza) circulans* Al.

Alexander, 1953b: 143; Ishida, 1955: 117.

Самец. Небольшой, коричневый. Голова коричневая с коричневато-желтым теменным бугорком. Щупики коричневые. Основные членики усиков светло-коричневые, 2-й — с желтой вершиной (жгутик предположительно темный, у типа отломан).

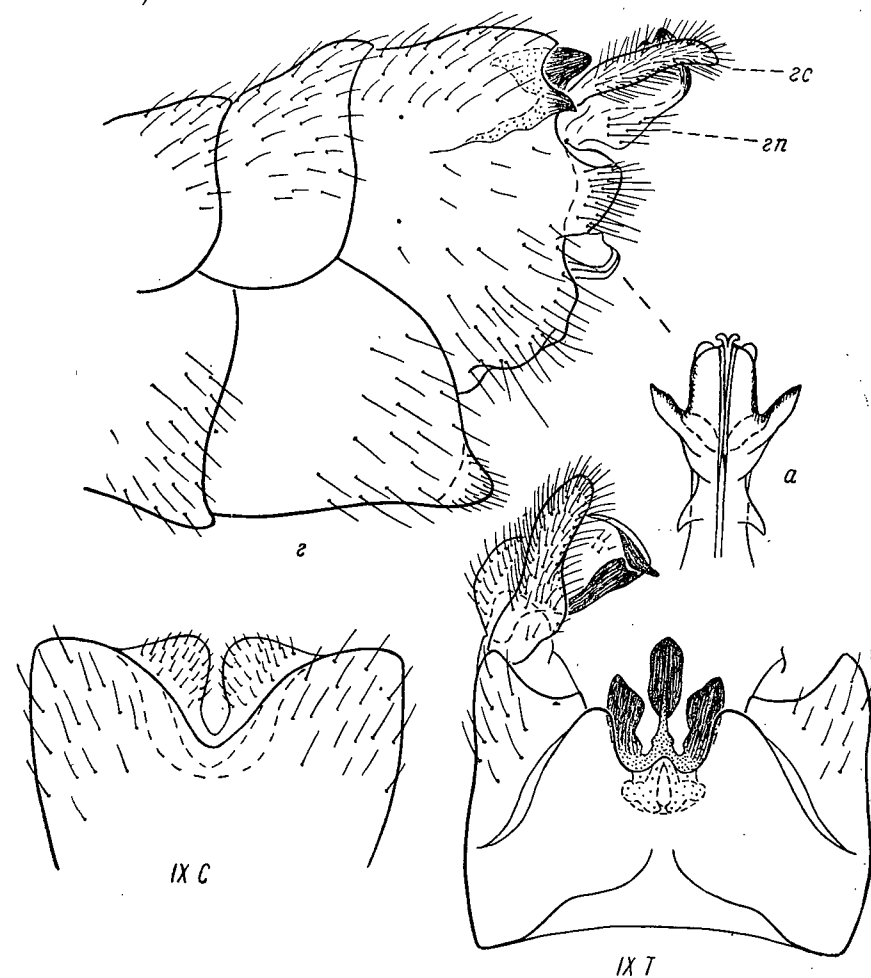


Рис. 165. Гипопигий самца долгоножки *Dolichozepeza (Nesopeza) albitibia*. По Савченко.

Грудной отдел матовый, одноцветно-коричневый или гвоздично-коричневый, прескутум со следами 4 очень неявных темных продольных полос. Тазики коричневые, вертлуги темно-желтые, остальная часть ног коричневая, только дистальные членики лапок более желтые. Крылья с интенсивным буроватым оттенком и неявным чуть более темным глазком. Тергиты брюшка коричневые с более темными краями; проксимальные стерниты коричневато-желтые с узко затемненными краями; дистальные — темно-коричневые.

Гипопигий темно-коричневый; IX тергит на вершине с 3 выступами, из которых срединный имеет вид интенсивно зачерненной поперечной трехлопастной пластинки; боковые выступы тергита длиннее среднего; гоностили и гоноплевриты без специфических особенностей; VIII стернит как у *D. tarsalis*, с двумя выступами на вершине (рис. 166).

Длина тела около 10 мм, крыльев — около 12 мм.

Самка неизвестна.

D. circulans хорошо отличается от других региональных видов подрода явственным крыловым глазком и в основном темными лапками ног. Автором не исследован.

Распространение. Центр. Япония (о-в Сикоку).

Биология. Лёт во второй половине июля.

19. *Dolichopeza (Nesopeza) francki* Al.

Alexander, 1932:105; Wu, 1940:1.

Самец. Голова, включая рыльце, темно-коричневая со светло-желтыми лбом и затылком. Щупики темно-коричневые. Усики, загнутые назад, немного не достигают оснований крыльев; основные членики светло-желтые, жгутик темно-коричневый.

Среднеспинка коричневая, прескутум с 4 бурыми продольными полосами, из которых внутренние слегка блестящие, а внешние — более матовые. Бока груди коричневато-рыжие, более темные в нижней части. Тазики коричневые, вертлуги желтые; светлая при основании, окраска бедер переходит постепенно в коричневую, а на вершине — в бурую; голени светло-рыжие с узко зачерненными вершинами; лапки снежно-белые, основные членики проксимально чуть затемнены. Крылья сероватые с явственным темно-коричневым глазком.

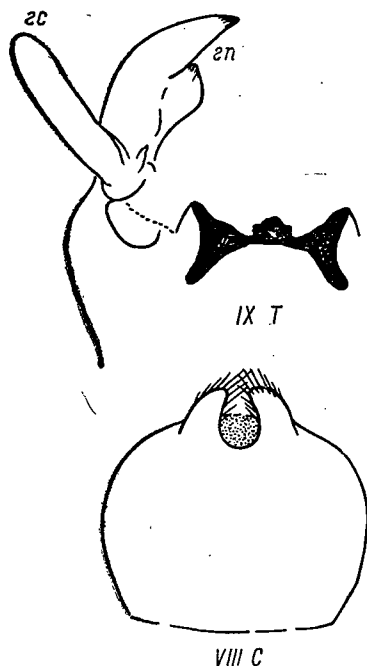


Рис. 166. Части гипопигия самца *Dolichopeza (Nesopeza) circulans*. По Александру.

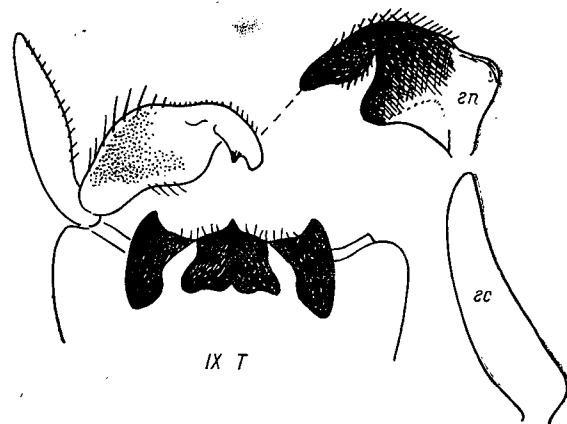


Рис. 167. Части гипопигия самца *Dolichopeza (Nesopeza) francki*. По Александру.

Тергиты брюшка нерезко двуцветные: основания отдельных сегментов темные, остальная поверхность, кроме узкой темной каймы у заднего края, более светлая; стерниты явственно двуцветные: сочленения черные, средняя часть отдельных сегментов желтая. Задние углы IX тергита сильно зачернены, вершина — с маленьким острым срединным выступом; гоностили длинные, стержневидные; вершинный выступ гоноплевритов затемнен (рис. 167).

Длина тела 9—9.5 мм, крыльев — 9.5—10 мм.

Самка похожа на самца.

Длина тела (? с яйцекладом) 11—11.5 мм, крыльев — 10.5—11 мм.

D. francki близок к *D. albitibia*, но хорошо отличается от него, кроме строения гипопигия, более короткими усиками и окраской тела. Автору в натуре не известен.

Распространение. Центр. Китай (Сычуань).

Биология. Горный вид, летающий с конца июля по вторую половину августа на высотах порядка 1350 м над ур. м.

2. Род OROPEZA Needh.

Needham, 1908:211; Alexander, 1919a:928; Pierre, 1926:4, 11; Alexander, 1931:296 (как подрод рода *Dolichopeza*); Masaki, 1933a:80; Wu, 1940:1 (как подрод рода *Dolichopeza*); Alexander, 1942b:210 (как подрод); Ishida, 1954:116, 118 (как подрод); Byers, 1961:796 (как подрод).

Биология. Alexander, 1919a:929; 1920a:977, 982; Johansen, 1934:13, 15, 22; Rogers, 1949:13; Hennig, 1950:402; Hemmingsen, 1956a:243; Byers, 1958:134; Takahashi, 1958:118; Byers, 1961:796.

Типовой вид *Tipula annulata* Say, 1823 (США).

Тело маленькое. Голова с умеренно выпуклым теменным бугорком; рыльце чуть длиннее своей ширины при основании. Усики 13-члениковые, загнутые назад, достигают оснований крыльев или немного выступают за них; 1-й членик жгутика на треть длиннее 1-го основного членика, следующие членики цилиндрические с беспорядочно разбросанными жесткими щетинками; вершинный членик равен или немного короче $2/3$ длины предвершинного.

Прескутум с 4 темными продольными полосами; брюшные отделы мезэпистернов голые, без щетинок. Ноги очень длинные и тонкие, лапки у большинства видов целиком темные (исключение *O. candidipes*), 1-й членик задних лапок по длине равен или почти равен бедрам и голеним, взятым вместе. Крылья практически одноцветные с редуцированной лункой; часто имеется рудимент sc_1 ; sc_2 вливается в r перед самым основанием rs или чуть впереди его; rs очень косой, иногда почти поперечный, явственно короче $m-cu$; r_{4+5} с явственным основным изгибом, $r-m$ ответвляется от r_{4+5} впереди развилка rs ; дискоидальная ячейка очень длинная и узкая, M_1 стебельчатая, m_{3+4} разветвляется впереди основания дискоидальной ячейки; $m-cu$ ответвляется из одной точки с m_4 , в связи с чем M не короче R , а M_4 лишь умеренно глубокая и проксимально не выступает за уровень вершинных поперечных жилок (рис. 141, I). Ветви r и m с многочисленными макротрихиями; крыловая чешуйка голая или с щетинками.

Гипопигий не утолщен (рис. 170—172); между тергитом и стернитом IX сегмента явственный шов. IX тергит поперечный, обычно с зубчатым задним краем; боковые углы выгнуты назад в длинные клешне- или лентовидные выступы, вершины которых загнуты вперед и вверх. Гоноплевриты в виде вертикальной пластинки с явственно раздвоенной вершиной; задняя доля ее длиннее, но уже передней. IX стернит сзади с массивным килем. VIII стернит простой.

Яйцеклад стройный, с длинными церками и укороченными вальвами.

Яйца известны лишь для 14 неарктических видов. У 4 из них имеется хорошо развитое закрепительное приспособление в виде жгутика на одном из полюсов, у 4 оно сильно редуцировано, а у 6 вовсе отсутствует (Hemmingsen, 1956). В роде, следовательно, имеются все этапы эволюции яиц в направлении перехода от гидрофильных к сравнительно мезофильным условиям существования.

Личинки (живые) зеленоватые или коричневатые, с немного уплощенным туловищем, без темного рисунка на спинке. Верхние челюсти тупые, 7-зубчатые, подротовой склерит тоже с 7, а подглоточник — с 5 зубцами. Анальный сегмент по бокам с двумя крупными тупоконическими выростами (рис. 174, I), спинные и боковые выросты стигмального поля небольшие, тупоконические, более или менее одинакового размера, все хорошо обособленные; брюшные выросты в виде широких, но плоских бугорков, несущих длинные щетинки; на стигмальном поле при основании спинных и боковых выростов, а также между дыхальцами и брюшными выростами по темному склериту; околоанальные выросты крупные с тупыми вершинами. Видовые признаки личинок, по Байерсу, наиболее четко выражены в характере распределения макротрихий на тергитах брюшка.

Куколки с тонкими удлинено-цилиндрическими среднегрудными дыхательными трубочками; среднеспинка со слегка приподнятыми треугольными участками по обе стороны средней линии. Брюшные сегменты каждый с двумя крупными плевральными шипами; у края верхних сегментов по поперечному ряду из 12 или меньшего количества шипов. Верхний сегмент брюшка в проксимальной части с 2 боковыми тупокопическими выступами (рис. 174, 2, 3), основания задних тергальных шипов и гонотек соприкасаются (Byers, 1961). Для отдельных видов характерно число шипиков на среднеспинке и V—VII стернитах брюшка, а также форма боковых шипов на верхнем стерните брюшка (Takahashi, 1958).

Будучи близкородственным роду *Dolichopeza*, род *Oropeza* вместе с тем хорошо отличается от него целым комплексом таксономически весьма существенных имагинальных и преимагинальных признаков. К числу последних относятся, например, детали жилкования крыльев (наличие дискоидальной ячейки, сравнительно мелкая M_4) и строения IX тергита брюшка самцов, а также окраска тела, явственно обособленные спинные выросты стигмального поля и боковые конические выросты последнего сегмента тела у личинок. В связи с этим едва ли целесообразно сводить род *Oropeza* до ранга подрода рода *Dolichopeza*, как было сделано без достаточной мотивировки Александром (Alexander, 1931) и принято всеми позднейшими авторами. В пользу родового статуса *Oropeza* говорит также характер его географического распространения, рассматриваемый ниже.

От рода *Macgregoromyia* род *Oropeza* отличается наличием явственного изгиба r_{4+5} , более длинными и тонкими ногами, а также строением IX тергита брюшка самца.

Из различных биотопов виды рода *Oropeza* отдают предпочтение скалистым берегам ручьев и небольших рек, но встречаются также и в лесах. Личинки их ведут бриобионтный образ жизни, питаются мхами и печеночниками (Byers, 1961); живут они в подушках последних или под ними на поверхности камней, влажной почвы и древесных корней.

До сих пор из рода *Oropeza* описано около 40 видов. Богаче всего род представлен в Неарктической области, откуда известно 30 видов его, или 75% от их общего числа. Интересно, что большинство их локализовано на востоке Неарктики в зоне широколиственных лесов (Byers, 1961); на северо-западе последней обнаружены лишь единичные виды рода, играющие в местной фауне, по-видимому, роль остаточных элементов, а на западе ее, где послетретичная фауна и флора подверглись особенно глубокой перестройке, род вообще отсутствует.

На втором месте по обилию видов рода (7, или около 18%) стоит Палеаркхейская подобласть Палеарктики, на третьем — Ориентальная область, откуда известно всего 3—4 вида (около 10%).

В Палеаркхейской подобласти род представлен на крайнем юге Приморского края РСФСР, на южн. Сахалине и Южн. Курилах и японских островах Хоккайдо и Хонсю. В Бореальной подобласти Палеарктики его нет (возможно, вторично).

Характер географического распространения рода (рис. 168), в частности обилие его видов в Сев. Америке и постепенное уменьшение их количества на востоке Азии в южном направлении, дает основания предполагать, что род *Oropeza* неарктического происхождения. Из западного полушария в восточное он проник, очевидно, северным путем, когда еще существовала континентальная связь между Америкой и Азией через Берингову сушу, но не успел широко заселить юг Азии и полностью натурализоваться в населяющей его древнетретичной фауне. Более чем вероятно также, что раньше представители рода встречались на Азиатском континенте западнее и севернее, чем теперь, но в дальнейшем под влиянием палеоклиматических изменений конца плиоцена и плейстоцена исчезли с этих территорий.

Формирование рода *Oropeza* началось предположительно на грани палеогена и неогена, а расселение в основном происходило в конце третичного пе-

риода, когда виды рода уже не могли проникнуть за пределы Палеарктики и Ориентальной зоогеографической области.

Ниже рассматриваются 7 палеарктических видов рода, из которых 4 обнаружены также в СССР. Все они очень похожи друг на друга и различаются главным образом по строению гипопигия самцов.

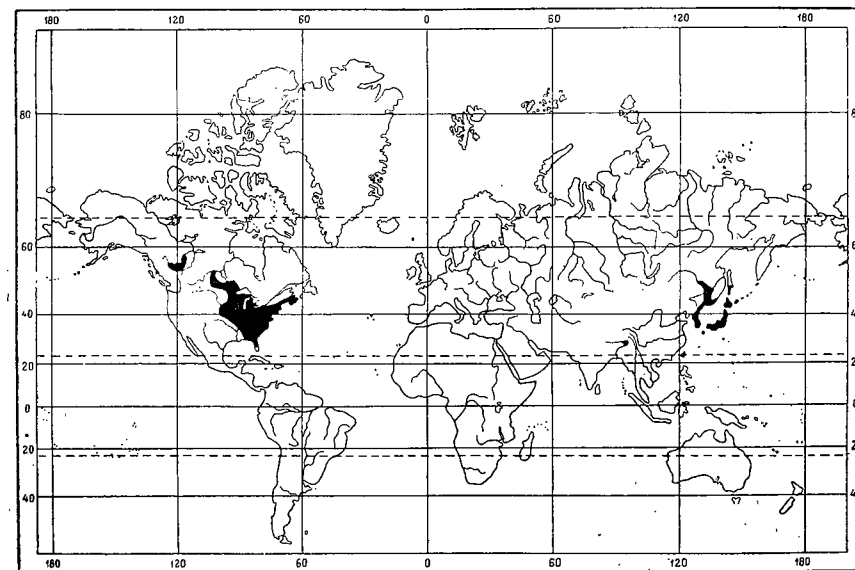


Рис. 168. Распространение видов рода *Oropeza*.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ

С а м ц ы

- 1 (2). IX тергит на вершине в средней части зачернен, склеротизован и снабжен 2 стройными игловидными выступами, по одному с каждой стороны от средней линии склерита (рис. 171) 3. *O. bispinula* Al.
- 2 (1). IX тергит на вершине без таких выступов.
- 3 (4). Расширенные вершины боковых выступов IX тергита зазубрены и усажены многочисленными микроскопическими шипиками; боковой (задний) край гоноплевритов перед вершиной с необычайно длинными угловидно изогнутыми щетинками (рис. 175) . . . 6. *O. inomatai* (Al.)
- 4 (3). Расширенные вершины боковых выступов IX тергита гладкие, без микроскопических шипиков; боковой (задний) край гоноплевритов перед вершиной лишь с умеренно длинными прямыми щетинками.
- 5 (6). IX тергит на вершине с почти квадратным медиальным выступом, боковые углы которого вытянуты в короткие острия (рис. 173) *5. *O. saitimensis* (Al.)
- 6 (5). IX тергит без такого выступа.
- 7 (8). VIII стернит «бородатый», в средней части с очень длинными и толстыми, торчащими вниз щетинками (рис. 169) *1. *O. barbiger* Sav.
- 8 (7). VIII стернит с обычными полуприлегающими щетинками, не образующими «бороды».
- 9 (10). Прескутум желтовато-коричневый, с 3 более или менее явственными широкими темно-коричневыми продольными полосами. IX стернит (см. сбоку) с узким медиальным килем (рис. 170) *2. *O. modesta* Sav.

10 (9). Прескутум одноцветно-коричневый, без явственных более темных продольных полос или лишь с их следами. IX стернит (см. сбоку) с крупным, почти квадратным выступом (рис. 172) *4. *O. satsuma* Al.

Самки

1 (2). Голени и лапки ног целиком снежно-белые 7. *O. candidipes* Al.
2 (4). Голени и лапки в основном коричневые *1. *O. barbiger*a Sav.
*4. *O. satsuma* Al.
6. *O. inomatai* (Al.)

Куколки

1 (2). Среднеспинка с несколькими парами шипиков . . . *4. *O. satsuma* Al.
*5. *O. saitamensis* (Al.)
2 (4). Среднеспинка всего с одной парой шипиков 7. *O. candidipes* Al.

*1. *Oropeza barbiger*a Sav.

Савченко, 1980: 109.

Самец. Крупный, желтовато-коричневый. Голова, включая рыльце и щупики, коричневая в сером налете. Усики, загнутые назад, немного не достигают оснований крыльев; основные членики рыжевато-коричневые, жгутик темно-коричневый; жесткие щетинки в проксимальной части жгутика немного длиннее, в дистальной — короче соответствующих члеников.

Грудной отдел сверху коричневый, по бокам более рыжеватый, в редком сером налете; прескутум одноцветный, без более темных продольных полос. Тазики и вертлуги грязно-желтые, остальная часть ног, за исключением узко желтых оснований бедер, коричневая. Крылья широкие с коричневатым оттенком и большим темно-коричневым глазком. Брюшко рыжевато-коричневое с узкими коричневатыми боковыми полосами и более широкой, но не всегда явственной коричневой спинной полосой.

Гипопигий (рис. 169) в основном коричневый с желтыми придатками; IX тергит поперечный с 4-зубчатой вершиной; широко расставленные внутренние зубцы меньше боковых; боковые выступы тергита очень широкие и короткие, с гладкой вершиной; гоностили булабовидные; IX стернит с крупным, приближенно коническим выступом (см. сбоку); VIII стернит в средней части с очень длинными, торчащими вниз густыми щетинками.

Длина тела около 12 мм, крыльев — около 13 мм.

Самка сходна с самцом. Яйцеклад с прямыми тупоконическими церками.

Длина тела (с яйцекладом) и крыльев около 14 мм.

От всех региональных видов рода *O. barbiger*a наиболее наглядно отличается «бородачым» VIII стернитом, а также короткими и широкими боковыми выступами IX тергита самца.

Распространение. Островные территории советского Дальнего Востока.

Исследованный материал. 6♂, 4♀.

РСФСР: Сахалинская обл. — южн. Сахалин, окр. пос. Правда, 15 VII 1968 (1♂; Савченко); Южн. Курилы — Кунашир, 7 км дороги из пос. Менделеево в Южно-Курильск, 8 VII 1968 (1♂; Савченко); окр. пос. Серноводск, 8 VII 1968 (1♂; Савченко), 2 VIII 1971 (1♂; Ермоленко); окр. пос. Третьяково, 6 VII 1968 (2♂; Савченко); окр. пос. Алехин, 3 VII 1968 (2♂, 2♀; Савченко).

Биология. Биотопы — сырые смешанные и широколиственные леса около потоков, период лёта — вторая половина лета, в течение июля и начала августа.

*2. *Oropeza modesta* Sav.

Савченко, 1980: 110.

В целом похож на предыдущий, но с рядом особенностей в окраске и строении генитального аппарата.

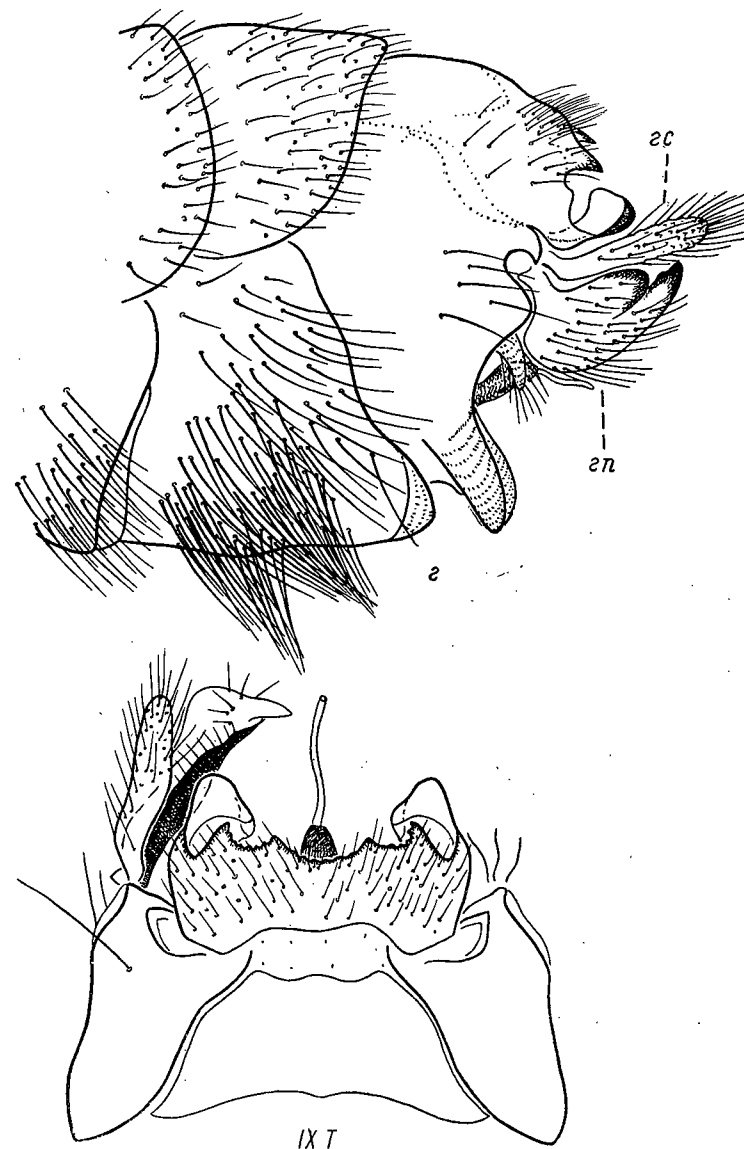


Рис. 169. Гипопигий самца долгоножки *Oropeza barbiger*a. По Савченко.

Самец. 1-й основной членик усиков желтый, 2-й — светло-коричневый, жгутик темно-коричневый.

Грудной отдел грязно-желтовато-коричневатый, мезэпистерны в нижней части более темно-коричневые; прескутум с 3 более или менее явственными широкими блестяще-темно-коричневыми продольными полосами, с такими же пятнами доли скутума. Крылья как у *O. barbiger*a, но с необычайно узкой дискoidalной ячейкой.

Гипопигий как на рис. 170; IX тергит на вершине чуть волнистый, с очень широкой, но мелкой выемкой, без зубцов; боковые выступы тергита длинные,

лишь умеренно расширенные на вершине; гоностили приближенно веретеновидные; IX стернит с узким медиальным килем, без выступов; VIII стернит с обычными полуприлегающими щетинками, без характерной для *O. barbiger* «бородатости».

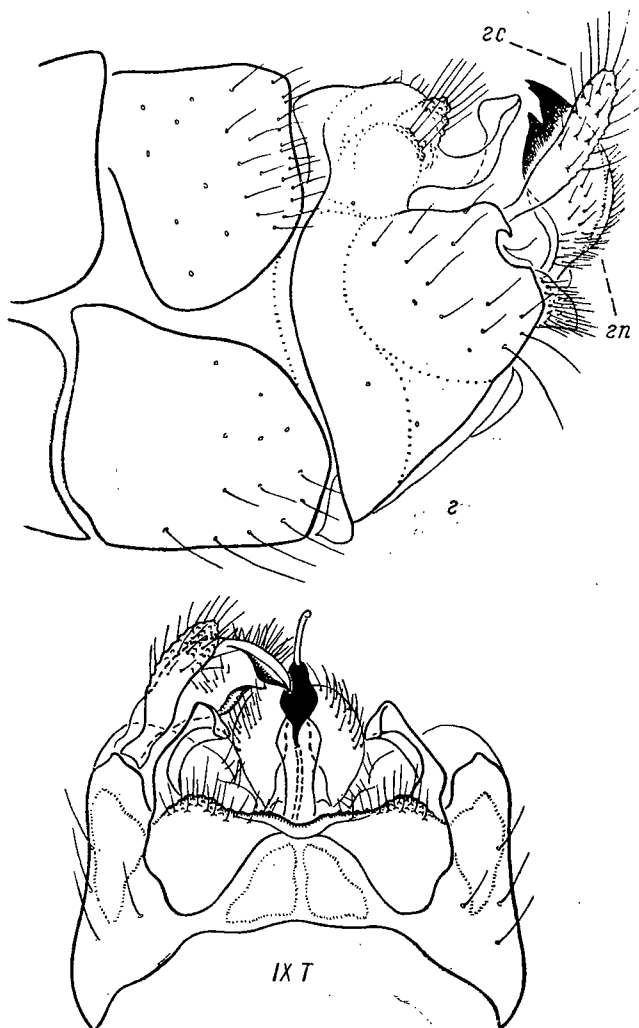


Рис. 170. Гипопигий самца долгоножки *Oropeza modesta*. По Савченко.

Длина тела около 13 мм, крыльев — около 14 мм.

Самка неизвестна.

Распространение. Южные континентальные районы советского Дальнего Востока.

Исследованный материал. 4♂.

РСФСР: Приморский край — Хасанский р-н, заповедник «Кедровая Падь», 13—23 VI 1976 (2♂; Савченко), 5 VII 1976 (1♂; Савченко); северное побережье п-ова Краббе, 10 VI 1976 (1♂; Клестов).

Биология. Биотопы как у *O. barbiger*, лёт в течение июня и в начале июля.

3. *Oropeza bispinula* Al.

Alexander, 1929b: 325; Ishida, 1954: 118.

Самец (по Александру). Темно-коричневый, голова светло-коричневая

с более темным рыльцем. Усики, загнутые назад, почти достигают оснований жужжалец; основные членики желтые, жгутик темно-коричневый.

Грудь темно-коричневая, несколько светлее лишь дорсоплевральная перепонка; прескутум слегка блестящий, с 3 бурьми продольными полосами. Тазики темно-печеночно-коричневые, вертлуги желтые, остальная часть ног коричневая, вершины бедер широко более желтоватые. Крылья со светло-коричневым овальным глазком. Проксимальные тергиты брюшка темно-коричнево-желтые, начиная с III — рыжевато-коричневые; вершина брюшка почти черная; стерниты, за исключением проксимальных, темно-желтые с узким темным пояском при основании и такой же боковой каймой; вершинные стерниты равномерно затемнены.

Гипопигий (рис. 171) в основном темный, желтоватые лишь гоноплевриты; IX тергит с почти прямо усеченной вершиной, которая в средней части склеротизована, зачернена и снабжена двумя игловидными остриями, по одному с каждой

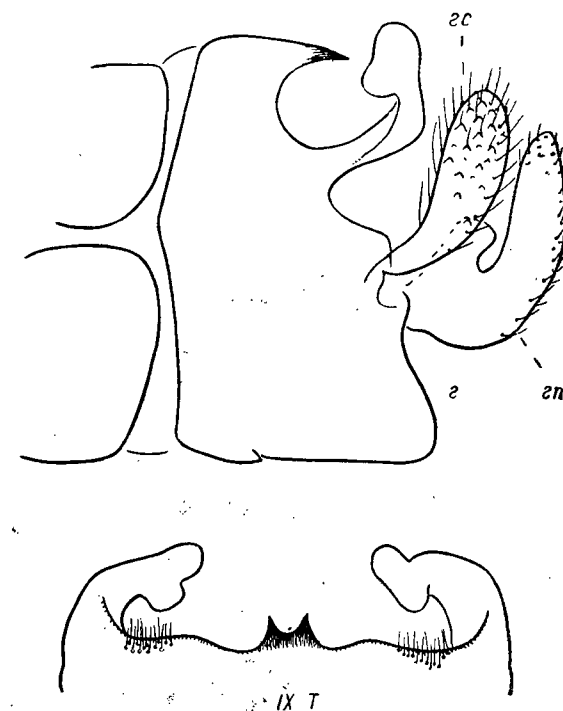


Рис. 171. Гипопигий самца долгоножки *Oropeza bispinula*. По Александру.

стороны от средней линии склерита; боковые выступы тергита умеренно длинные, как обычно в роде; с расширенными вершинами.

Длина тела около 10.5 мм, крыльев — около 10.5 мм.

Самка неизвестна.

Основным диагностическим признаком *O. bispinula*, наглядно отличающим его от всех остальных палеарктических видов рода, служат игловидные острия на вершине IX тергита самца.

Распространение. Центр. Япония (о-в Хонсю).

Биология. Лёт в июле. Голотип был описан с побережья горного озера в поясе около 1500—1550 м над ур. м.

*4. *Oropeza satsuma* Al.

Alexander, 1918b: 67; 1929b: 325; Esaki, 1932b: 173; Ishida, 1954: 119; Esaki, 1957: 1528.

Биология. Takahashi, 1958: 119.

Самец. Похож на самца предыдущего вида. Отличается от него более длинными усиками, почти достигающими основания брюшка, а также деталями окраски и строения генитального аппарата.

Прескутум обычно одноцветный, темно-коричневый, слегка блестящий; реже плечевые участки и едва намеченные просветы на прескутуме желтоватые. Бока груди желтовато-коричневые, иногда с коричневыми пятнами. Брюшко рыжевато-желтое, с коричневой спинной полосой, которая, расширяясь у переднего края отдельных сегментов, образует на них пятна в виде буквы Т.

Гипопигий (рис. 172) желтый; задний край IX тергита с 4 тупыми зубчиками, из которых сближенные средние немного меньше боковых; боковые выступы тергита резко загнуты вовнутрь и дистально почти не расширены; гоностили стержневидные; IX стернит сзади с небольшим, но явственно выраженным, почти прямоугольным выступом (см. сбоку).

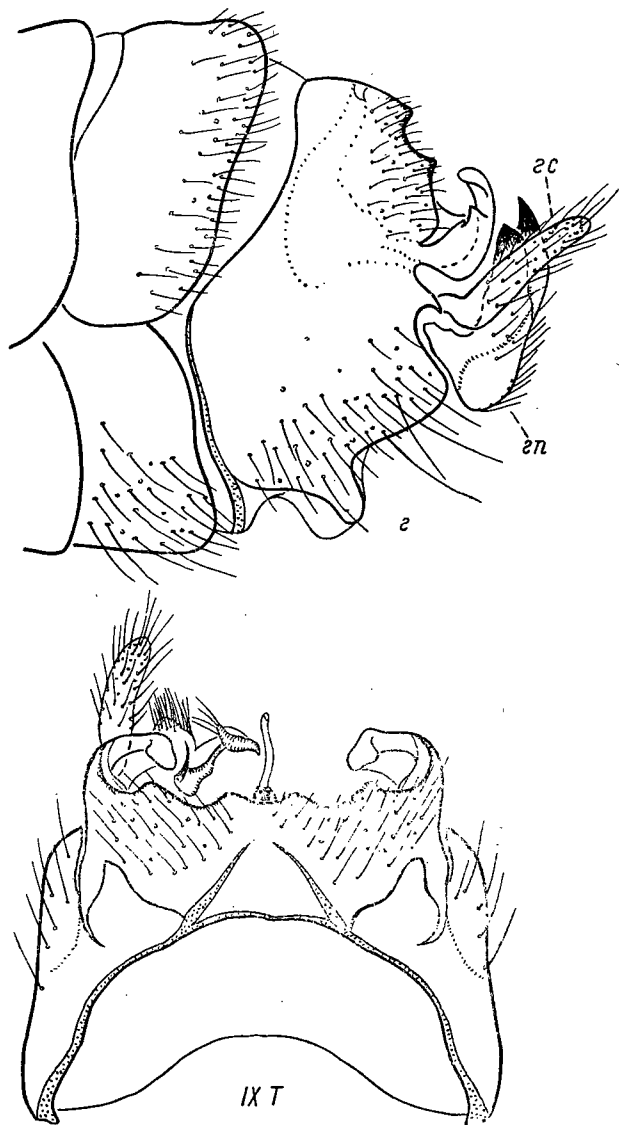


Рис. 172. Гипопигий самца долгоножки *Oropeza satsuma* Al. По Савченко.

Длина тела 9—11 мм, крыльев — 10—12.5 мм.

Самка похожа на самца. Церки соломенно-желтые, туповершинные; вальвы очень короткие.

Длина тела (с яйцекладом) 13—13.5 мм, крыльев — 10.5—13 мм.

Наиболее характерным диагностическим признаком *O. satsuma* служат резко загнутые вовнутрь боковые выступы IX тергита и почти прямоугольный выступ IX стернита самца.

Из преимагинальных фаз развития вида известна лишь куколка. Живая она желтовато-зеленая; среднеспинка с 5 парами шипов, в поперечных рядах

на V—VIII стернитах брюшка от 2—6 до 2—8 шипиков. Длина тела около 12 мм (Takahashi, 1958).

Распространение. В СССР — южные районы Дальнего Востока, за его пределами — большая часть Японии (о-ва Хонсю и Кюсю).

Исследованный материал. 10♂, 2♀.

РСФСР: Амурская обл. — Симоново в 75 км западнее Свободного, 22 VII 1959 (2♂, 1♀; Зиновьев), 26 VII 1959 (1♂; Кержнер). Приморский край — окр. Владивостока, 16 VIII 1957 (1♂; Мончадский); Хасанский р-н, окр. пос. Приморский, 7—24 VI 1976 (2♂; Клестов), 5 VII 1976 (1♀; Клестов); заповедник «Кедровая Падь», 17—22 VII 1976 (1♂; Захаров), 25 VIII 1965 (1♂; Ермоленко); северное побережье п-ова Краббе, 10 VI 1976 (2♂; Клестов).

Биология. Лёт с начала июня до конца августа. Биотопы те же, что и у других видов рода. Прилетает на свет. Не редок.

*5. *Oropeza saitamensis* (Al.).

Alexander, 1930: 510 (*Dolichopeza*); Ishida, 1954: 119 (*Dolichopeza*); Alexander, 1953b: 144 (*Dolichopeza*).

Биология. Takahashi, 1958: 120.

Самец. Основная окраска коричневая. Голова бурая, рыльце темно-коричневое, более светлое по бокам. Проксимальные членики усиков желтые, окраска жгутика постепенно переходит от основания к вершине из светло- в темно-коричневую.

Среднеспинка коричневая, прескутум с 3 несколько более темно-коричневыми, слегка блестящими продольными полосами; бока груди рыжевато-коричневые. Тазики и вертлуги рыжие, остальная часть ног коричневая, только лапки более желтые. Крылья коричневатые с темно-коричневым глазком.

Брюшко коричневое с неясными коричневато-желтыми участками. Гипопигий несколько светлее; IX тергит на вершине зазубрен и снабжен почти прямоугольным медиальным выступом, вершина которого тоже зазубрена, а боковые углы вытянуты в короткие острия; боковые выступы тергита очень широкие и массивные, дистально тон-

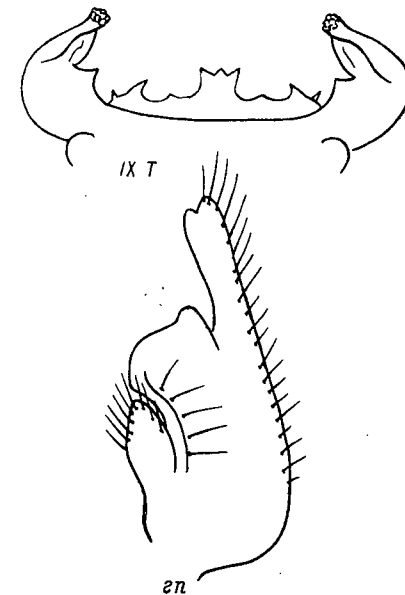


Рис. 173. Части гипопигия самца долгоножки *Oropeza saitamensis* (Al.). По Александру.

кошероховатые; гоностили короткие, веретеновидные, на вершине часто тоже шероховатые (рис. 173).

Длина тела около 12 мм, крыльев — около 13.5 мм.

Самка неизвестна.

Куколка неизвестна. Куколка сходна с таковой *O. satsuma*, но несколько крупнее (длина тела около 17 мм). Вершина брюшка куколки-самки как на рис. 174.

Не известный автору в природе, *O. saitamensis* ближе всего к *O. bispinula*. От последнего, как и от других региональных видов рода, он хорошо отличается зазубренным задним краем и прямоугольным медиальным выступом IX тергита самца.

Изменчивость. У отдельных особей вершины гоностилей могут быть гладкими, без явственной шероховатости.

Распространение. Южн. Сахалин, сев. и центр. Япония (о-ва Хоккайдо, Хонсю и Сикоку); возможно нахождение на Южн. Курилах.

Биология. Лёт в мае и августе. Не исключен бивольтиный цикл развития.

6. *Oropeza inomatai* (Al.).

Alexander, 1933a : 370 (*Dolichopeza*); 1953b : 144 (*Dolichopeza*); Ishida, 1954; 118 (*Dolichopeza*).

Близок к *O. bispinula*. Отличается от него в основном окраской брюшка, а от всех вообще палеарктических видов рода приведенными ниже особенностями скульптуры и хетотаксии репродуктивных органов.

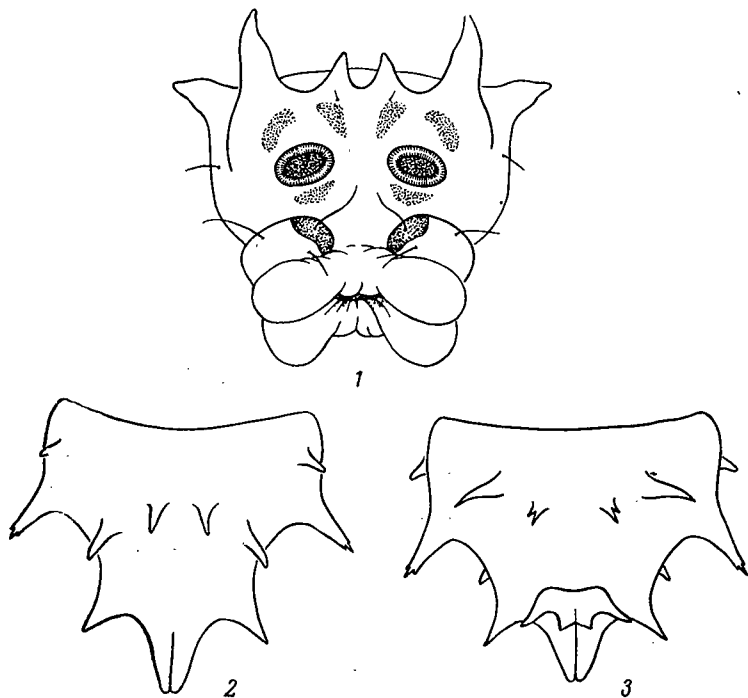


Рис. 174. Род *Oropeza*. По Байерсу (1), Такахаси (2, 3).

1 — стигмальное поле личинки *Oropeza* sp.; 2 — вершина брюшка куколки самки *O. saitamensis*, вид сверху, 3 — то же, вид снизу.

Самец. Брюшко двуцветное с темно-коричневыми основаниями и темно-желтыми вершинами отдельных сегментов. Гипопигий темно-желтый; боковые выступы IX тергита более узкие, чем у *O. bispinula*, стержневидные, с зубренными вершинами, которые спереди густо покрыты микроскопическими шипиками; боковой (задний) край гоноплевритов перед вершиной с необычайно длинными угловидно изогнутыми щетинками (рис. 175).

Длина тела 9—10 мм, крыльев — 9.5—11 мм.

Самка сходна с самцом, но, как обычно, несколько крупнее его.

Длина тела (с яйцекладом) около 11 мм, крыльев — около 10.5 мм.

Автору в природе не известен и описан тут по литературным данным.

Распространение. Центр. и южн. Япония (о-ва Хонсю, Сикоку и Кюсю). Может быть обнаружен на Южн. Курилах.

Биология. Лёт в течение мая и июня в поясе от 200 до 800 м над ур. м.

7. *Oropeza candidipes* Al.

Alexander, 1921b : 122; Esaki, 1932b : 173; 1957 : 1529; Ishida, 1954; 118 (*Dolichopeza*).

Биология. Takahashi, 1958 : 120.

Самец неизвестен. Возможно, что, подобно самке, имеет снежно-белые лапки.

Самка. Голова серая, рыльце с боков слегка затемнено. Усики очень светлые, почти белые, с более темной вершиной; средние членики двуцветные с затемненными основаниями.

Прескутум желтовато-серый с 3 широкими более темно-серыми продольными полосами, из которых внутренние разделены вдоль середины тонкой светлой линией; скутеллум ржаво-желтый с темно-коричневым основанием, постскутум желтоватый; бока груди ржаво-желтые, в сером налете, с более темно-серыми участками. Тазики ржаво-желтые, вертлуги белесоватые, бедра желтые, остальная часть ног снежно-белая. Крылья интенсивно желтоватые с темно-коричневым глазком.

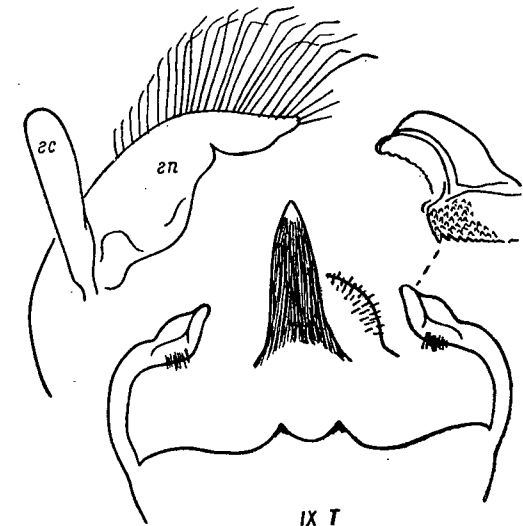


Рис. 175. Части гипопигия самца долгоножки *Oropeza inomatai*. По Александру.

Тергиты брюшка темно-коричневые с более светлыми основаниями. Яйцеклад со стройными темно-коричневыми церками; вальвы светлее.

Длина тела (с яйцекладом) 14—14.5 мм, крыльев — 12—14 мм.

Личинка не описана. Куколка отличается от таковых *O. satsuma* и *O. saitamensis* наличием на среднеспинке всего одной пары шипиков; в поперечных рядах на V—VII стернитах брюшка не более чем по 6 шипиков, которые могут быть и вовсе атрофированы. Длина куколки около 14.5 мм (Takahashi, 1958).

Светлой окраской усиков с двуцветными средними члениками и снежно-белыми голеньями и лапками ног *O. candidipes* резко отличается от других палеарктических видов рода.

Распространение. Центр. и южн. Япония (о-ва Хонсю, Сикоку и Кюсю).

Биология. Лёт весной в мае и во второй половине лета с июля по начало сентября включительно; в предгорьях и нижнем поясе гор на высотах от 150 до 800—850 м над ур. м. Цикл развития, возможно, бивольтиный.

3. Род MACGREGOROMYIA Al.

Alexander, 1929a : 251; 1931c : 272; Ishida, 1954 : 109, 119.

Типовой вид *M. benguetensis* Alexander, 1929 (Филиппины).

Тело маленькое. Рыльце массивное с явственным, иногда очень длинным носом; теменного бугорка нет. Усики в связи со слиянием двух верхних члеников кажутся 12-члениковыми; членики жгутика начинаются со 2-го едва или вовсе не утолщены при основании; жесткие щетинки в розетках на жгутике очень короткие, часто не длиннее поперечника соответствующих члеников.

Внутренние прескутальные полосы слиты, в связи с чем кажется, что прескутум всего с 3 продольными полосами.

Ноги короче и толще, чем у других палеарктических Dolichopezinae; коготки ($\delta\delta$) с зубчиком при основании.

Крылья практически одноцветные с темными каемками на отдельных жилках. Радиальный сектор (rs) почти вдвое длиннее $m-cu$, дуговидно изогнутый, явственно продольный; часто имеется sc_1 ; sc_2 заканчивается дистальнее развилка rs ; дискоидальная ячейка удлинённая, M_1 стебельчатая, $r-m$ ответвля-

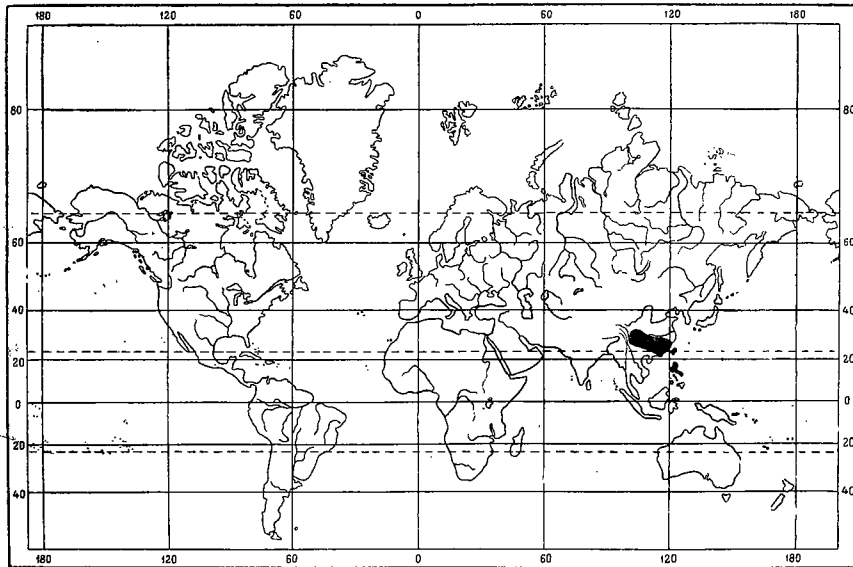


Рис. 176. Распространение видов рода *Macgregoromyia*.

ется от rs проксимальнее его развилка (исключение *M. brevicula* Al.), в связи с чем жилка r_{4+5} не имеет основного изгиба; $m-cu$ ответвляется при самом основании дискоидальной ячейки; r_3 очень длинная (рис. 141, 2). Ветви r и m , а иногда также верхинные радиальные ячейки с макротрихиями.

Гипопигий сравнительно простой (рис. 177—180). Между тергитом и стернитом IX сегмента явственный шов. IX тергит поперечный с умеренно склеротизованным диском, на вершине с U-образной срединной выемкой, ограниченной двумя короткими округлыми выступами. Гоностили стержневидные или узколистовидные. Гonoплевриты из одного отдела с более или менее крупным клювом на вершине; реже развит также передний отдел.

Яйцеклад самок со стройными, почти прямыми церками; очень короткие и толстые вальвы не длиннее или лишь немного длиннее своего поперечника при основании.

Преимагинальные фазы развития неизвестны.

Наиболее характерные особенности рода — наличие sc_1 и своеобразное положение $r-m$. Филогенетические отношения его к другим родам подсемейства Dolichopezinae не ясны; в трибу Dolichopezini он включен условно.

Известно 9 видов рода *Macgregoromyia*, из них 4 распространены в южной части Палеарктической подобласти Палеарктики (центр. Япония, центр. Китай), а 5 встречаются в Ориентальной области (юго-вост. Китай, южн. Япония, Филиппины).

Судя по географическому распространению (рис. 176) и по весьма изолированному положению в пределах трибы Dolichopezini, род *Macgregoromyia*, по-видимому, довольно древний третичный реликт, сложившийся, возможно, еще в конце мела или в начале третичного периода и проникший на Филиппины

не позже олигоцена до окончательного прекращения их сухопутной связи с континентальными районами Юго-Вост. Азии.

Из СССР виды *Macgregoromyia* неизвестны, хотя нахождение их на крайнем юге Дальнего Востока не кажется невозможным.

Ниже рассмотрены все палеарктические виды рода; их описания даются по Александру, так как автору род в натуре не известен.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ

С а м ц ы

- 1 (4). 1-й членик жгутика усиков целиком или по меньшей мере в проксимальной половине желтый.
- 2 (3). 1-й членик жгутика усиков желтый только в проксимальной половине. Прескутум светло-серый с 3 коричневыми продольными полосами. Ячейки R_3 и M_1 с несколькими макротрихиями 1. *M. szechwanensis* Al.
- 3 (2). 1-й членик жгутика усиков целиком желтый. Прескутум коричневый с 3 темно-коричневыми продольными полосами. Ячейки R_3 и M_1 голые 2. *M. celestia* Al.
- 4 (1). 1-й членик жгутика усиков целиком черный или темно-коричневый.
- 5 (6). Бедря темно-коричневые с широко желтоватыми основаниями. Гonoплевриты очень широкие, без тупого опушенного выступа сзади при основании 3. *M. shikokuana* Al.
- 6 (5). Бедря целиком черно-бурые. Гonoплевриты уже, с тупым опушенным выступом сзади при основании 4. *M. brevicula* Al.

С а м к и

Для палеарктических видов неизвестны.

1. *Macgregoromyia szechwanensis* Al.

Alexander, 1932d: 377.

С а м е ц. Тело маленькое. Голова темно-коричневая с коротким светло-коричневым рыльцем. Оба основных членика усиков и проксимальная половина 1-го членика жгутика светло-желтые, остальные членики черные, со слабо утолщенными основаниями. Прескутум светло-серый с 3 коричневыми полосами; задние склериты среднеспинки темно-коричневые, постскутум в редком сером налете. Бока груди светло-желтые с темно-коричневыми пятнами. Тазики светлые с чуть буроватыми основаниями, вертлуги желтые, бедра темно-коричневые с еще более темными вершинами, голени и лапки черные. Крылья коричневатые с более желтоватым костальным полем, глазок и кайма на верхинных поперечных жилках темно-коричневые; по обе стороны глазка по полупрозрачному мазку; sc_1 имеется; $r-m$ вливается в rs , r_2 атрофирована; дискоидальная ячейка в два с лишком раза длиннее M_1 . Брюшко светло-коричневое с узкими зачерненными поясами при основании отдельных сегментов; вершина брюшка буроватая.

Гипопигий буроватый, обычного для рода типа со следующими особенностями: гоностили над основанием слегка расширены; гonoплевриты с гребневидно выпяченным верхним краем и очень длинным тупым щупальцевидным верхинным клювом (рис. 177).

Длина тела около 8 мм, крыльев — около 8,5 мм.

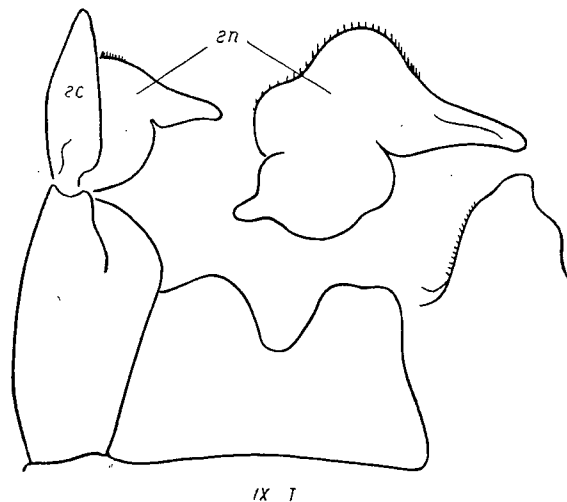
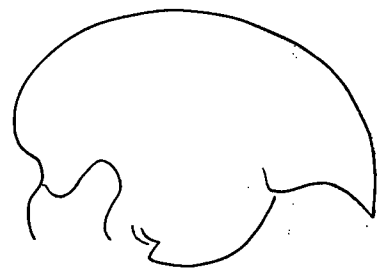
Р а с п р о с т р а н е н и е. Центр. Китай (Сычуань).

Б и о л о г и я. Горный вид, встречающийся с середины июля на высотах порядка 2200—2300 м над ур. м.

2. *Macgregoromyia celestia* Al.

Alexander, 1932d: 378.

С а м е ц. Близок к самцу предыдущего вида, отличается более крупными размерами, окраской, а также деталями строения гоноплевритов. Голова, включая рыльце, светло-коричневая, нос короткий, усики короче, 1-й членик жгутика целиком желтый, следующие — без всяких признаков утолщения при основании. Среднеспинка коричневая, плечи и бока прескутума сероватые, прескутальные полосы темно-коричневые. Бока груди коричневые с более темными участками. Ноги коричневые, основания бедер едва светлее. Крылья с темной каймой на *cu*, которая про-

Рис. 177. Части гипопигия самца *Macgregoromyia szechwanensis*. По Александру.Рис. 178. Гоноплеврит самца *Macgregoromyia celestia*. По Александру.

должна вдоль края крыльев вперед за их вершину; R_3 и M_1 без макротрихий, дискоидальная ячейка очень короткая, не длиннее четверти M_1 . Спинка брюшка темно-коричневая, стерниты желтые с узкими коричневыми поясками при основании; вершинные сегменты и гипопигий темно-коричневые.

Гоноплевриты с равномерно закругленным верхним краем, а на вершине с коротким и острым клювом (рис. 178).

Длина тела около 11 мм, крыльев — около 10 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центр. Китай (Сычуань).

Б и о л о г и я. Время лёта и станции обитания как у *M. szechwanensis*.

3. *Macgregoromyia shikokuana* Al.

Alexander, 1953c: 264.

С а м е ц. Близок к самцу *M. celestia*, отличается деталями окраски. Голова более темно-коричневая, лоб и темя спереди темно-желтые; рыльце с темно-желтой спинкой и длинным носом. Лишь основные членики усиков желтые, жгутик весь темно-коричневый. Внутренняя прескутальная полоса спереди с укороченной зачерненной срединной линией. Бока груди темно-желтые с буроватыми участками. Бедра темно-коричневые с широко более желтыми основаниями. Крылья в основном сероватые с маленькими и неясными белесоватыми пятнами близ вершины M и в проксимальных частях M_2 и M_3 . Гоноплевриты с более массивным передним отделом (рис. 179).

Длина тела около 10 мм, крыльев — около 11.5 мм.

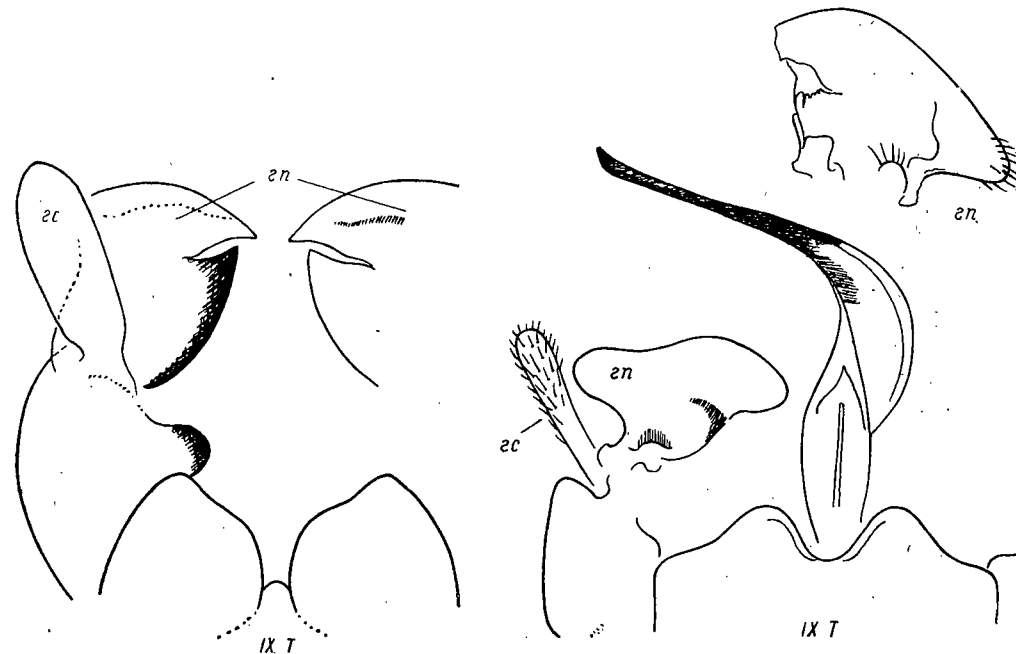
Р а с п р о с т р а н е н и е. Центр. Япония (Сикоку).

Б и о л о г и я. Лёт в июле.

4. *Macgregoromyia brevicula* Al.

Alexander, 1933a: 371.

С а м е ц. Голова коричневая, темя спереди более сероватое, рыльце черное. Усики довольно длинные с желтыми основными члениками и черным жгутиком; членики жгутика начиная со 2-го при основании немного утолщены. Среднегрудь темная, промежутки прескутума немного светлее. Ноги черные. Крылья сероватые с более желтым костальным полем и узкой, интенсивно коричневой каймой по заднему краю; глазок темно-коричневый; на вершинных поперечных

Рис. 179. Части гипопигия самца *Macgregoromyia shikokuana*. По Александру.Рис. 180. Части гипопигия самца *Macgregoromyia brevicula*. По Александру.

жилках, *cu* и a_2 узкая темная кайма; *r-m* вливается не в *rs*, как у других видов рода, а в r_{4+5} ; дискоидальная ячейка очень маленькая. Основной сегмент брюшка темно-коричневый, II тергит светло-желтый с коричневым поперечным пояском сразу же за серединой длины; следующие тергиты в проксимальной части коричневые, в дистальной — желтые; вершина брюшка (VIII—IX сегменты) одноцветно темно-коричневая.

Гоностили стержневидные, без расширения над основанием; гоноплевриты сзади при основании с характерным тупым выступом, поверхность которого в довольно густых щетинках; клюв очень широкий и тупой (рис. 180).

Длина тела около 10 мм, крыльев — около 11.5 мм.

Отличается от всех других видов рода положением *r-m* на r_{4+5} , а от палеарктических видов — целиком темным 1-м члеником жгутика усиков, черными ногами, сероватыми крыльями и строением придатков гипопигия.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центр. Китай (Сычуань).

Б и о л о г и я. Горный вид; летает в августе на высотах около 1100—1200 м над ур. м.

II. Подсем. TIPULINAE — ПИЛЬЧАТО-И МУТОВЧАТОУСЫЕ ДОЛГОНОЖКИ

Kertész, 1902: 275; Enderlein, 1936: 24; Hennig, 1950: 406; Manheims, 1951: 19; 1954a: 30; 1954b: 155; Савченко, 1966a: 153. — *Tipulini* Czižek, 1911: 225, 240 (как секция); Brunetti, 1912: 287, 297 (как секция); Alexander, 1919a: 890, 932 (как триба); Brunetti, 1920: 193 (как секция); Pierre, 1924: 18 (как триба); Handlirsch, 1925: 266 (как триба); Pierre, 1926: 3, 5, 14 (как триба *Tipulini* II). — *Tipulinina* Masaki, 1933a: 77, 78 (как подтриба, частично). — *Tipularia* Alexander, 1934: 37 (как триба); 1942b: 208 (как триба).

Для подсемейства наиболее характерно наличие нормально развитой жилки r_2 , которая вливается в C и лишь очень редко как исключение частично или целиком атрофирована впереди rq .

В рамках палеарктической фауны подсемейство характеризуется также следующими особенностями: усики преимущественно из 12—13 члеников, у обоих полов мутовчатые с розетками жестких щетинок при основании члеников жгутика (исключения *Ctenacroscelis*, *Angarotipula* Sav.) или пильчатые с голыми основаниями (*Prionocera*). Ноги умеренно длинные, не нитевидные, обычно с хорошо развитыми шпорами на вершинах всех голеней; редко передние и средние или только передние голени без шпор (*Indotipula*). Крылья всегда с дискоидальной ячейкой, жилка m_{1+2} нормально с развилком; ячейка M_1 обычно стебельчатая, реже сидячая (большинство *Nephrotoma* Mg., некоторые *Tipula*); a_2 , за редкими исключениями, длинная. Гипопигий самцов более или менее сложного строения.

В целом подсемейство отличается большой полиморфностью и в этом отношении лишь немного уступает подсемейству *Dolichopezinae*. Длина рыльца варьирует от равной его ширине при основании до превышающей ее в 2—3 раза; изредка оно на вершине раздвоено (*Icriomastix* Al.). Усики разной длины, но обычно явственно короче и лишь редко длиннее тела (*Habromastix* Skuse, некоторые *Macromastix* O.-S.). В отдельных родах число члеников усиков не превышает 10 (*Leptotarsus* Guér., *Pseudoleptotarsus* Al., *Semnotes* Westw.). В ряде родов и подродов членики жгутика усиков при основании без розетки жестких щетинок (*Longurio* Lw., *Xenotipula* Al., *Idiotipula* Al., *Ctenacroscelis*, *Prionocera*, некоторые *Tipula*).

Грудной отдел обычного для семейства строения, без резких отклонений от среднего типа, имеющих место в некоторых родах подсемейства *Dolichopezinae*. Ноги хорошо развиты; формула шпор 1—2—2 или 1—1—2, реже 0—1—2 или 0—0—2 (*Indotipula*); как исключение шпоры полностью редуцированы.

Крылья хорошо развиты и лишь в немногих специализированных группах сильно укорочены (*Longurio*, некоторые *Tipula*) или редуцированы до степени небольших чешуйковидных образований, которые не пригодны для полета (некоторые *Tipula* и *Nephrotoma*); основание крыльев иногда резко сужено в виде стебелька (*Goniotipula* Al.). В некоторых плезиоморфных группах, кроме sc_2 , имеется также sc_1 , вливающаяся в c (*Brithura*, *Aldrowandia* End.); чаще же sc_1 отсутствует или намечена самое большее в виде короткого пенька (некоторые *Nephrotoma*). Жилка m_{1+2} с развилком, которого нет только у *Xenotipula* и *Idiotipula*; m_{3+4} разветвляется обычно в пределах дискоидальной ячейки и лишь в немногих группах проксимальнее ее (*Nephrotoma*); cu в пределах M иногда с зачаточной ветвью поперечной жилки (*Zelandotipula* Al.); анальный угол нормально явственный, а ячейка A_2 соответственно широкая; редукция анального угла, сопровождающаяся сужением ячейки A_2 , характерна лишь для немногих плезиоморфных групп подсемейства (*Indotipula*, *Tipulodina*); сильно укороченная жилка a_2 свойственна, по-видимому, только *Goniotipula*. В плезиоморфных группах крыловая пластинка нередко с макротрихиями.

Нормально удлиненное брюшко иногда сильно укорочено (*Macromastix*, некоторые *Tipula*), в связи с чем тело приобретает своеобразный, чуждый семейству долгоножек облик, несколько напоминающий короткоусых двукрылых.

Гипопигий самцов различного, часто довольно сложного строения; гоностили обычно простые и только редко усложнены (многие *Bellardina* Edw.) или, наоборот, редуцированы (*Formotipula* Mats., некоторые *Lunatipula* Edw.). Админикulum никогда не выступает наружу в виде необычайно крупного, свисающего вниз или торчащего назад непарного придатка, свойственного некоторым *Stenophorinae*.

Яйцеклад самок довольно постоянного строения с удлиненными X тергитом, церками и вальвами; реже все основные элементы яйцевода настолько укорочены, что он внешне начинает напоминать гипопигий самцов (*Formotipula*, некоторые *Arctotipula* Al., *Lunatipula* и др.).

Яйца обычного для семейства типа, с более или менее развитым закрепительным жгутиком на одном из полюсов, а в более молодых мезофильных родах — без него.

Личинки изучены еще недостаточно и известны главным образом для видов палеарктической и неарктической фаун. Общий габитус личинок такой же, как и в других подсемействах долгоножек. Окраска белая, землисто- или коричневатая-серая, очень редко зеленоватая, как в подсемействе *Dolichopezinae* (многие *Savtshenkia* Mnnhs., *Mediotipula* Pierre). Усики длиннее нижнечелюстных щупиков и в 2—4 раза длиннее своего поперечника. Зубчатая подротовая пластинка хорошо развита, спереди, так же как и крупный подглоточник, вооружена несколькими зубцами. Стигмальное поле лишь редко с редуцированными (*Dendrotipula*), обычно же с хорошо развитыми циркумстигмальными выростами, достигающими иногда значительной длины (*Prionocera*). В более примитивных группах края циркумстигмальных выростов с бахромкой щетинок, в специализированных — без них, но обычно с более или менее сильно склеротизированной задней поверхностью; в случаях крайней специализации спинные и боковые выросты могут видоизменяться в массивные склеротизированные шипы с крючковидно загнутыми вершинами (*Odonatisca* Sav., некоторые *Lunatipula*). Анальная щель обычно поперечная и лишь очень редко продольная (*Dendrotipula*, *Nigrotipula* H. et V.-W.) или неявственно трехлучевая (некоторые *Pterelachisus* Rond.). Подталкиватель с жаберными мешками или без них; околоанальные выросты у примитивных форм хорошо развиты, у специализированных — в большей или меньшей мере редуцированы.

Куколки исследованы еще хуже личинок. Среднегрудные дыхательные трубочки обычно цилиндрические, длина их почти равна $1/2$ поперечника грудного отдела, реже меньше (некоторые *Tipula*) или, наоборот, значительно больше (*Prionocera*, *Dendrotipula*). Среднеспинка без шипов. Чехлики ног достигают вершин крыловых чехликов. Брюшко с 1 или 2 поперечными рядами шипиков у заднего края отдельных стернитов; в передних рядах, когда они имеются, шипики развиты слабее, чем в задних; тергиты брюшка обычно всего с одним поперечным рядом шипиков у заднего края.

В экологическом отношении подсемейство характеризуется резко выраженной гигрофилией, лишь наиболее специализированные группы его являются мезофилами или умеренными ксерофилами. Соответственно станциями обитания служат преимущественно сырые и влажные (чаще листовые и еловые) леса, берега различных, главным образом стоячих, водоемов, болота, реже влажные открытые луговые пространства.

Взрослые насекомые, за немногими исключениями (наиболее молодые группы рода *Tipula*), отличаются медленным тяжелым полетом. Питаются нектаром цветов или росой, но могут жить и нормально размножаться без дополнительного питания. Самки кладут яйца в почву или мох, в немногих специализированных группах — в мертвую разлагающуюся древесину (*Dendrotipula*, некоторые *Lunatipula*).

Личинки, живущие соответственно месту откладки яиц в почве, в подушках мхов или в гнилой древесине, питаются разлагающимися растительными веществами, но некоторые виды (облигатно или факультативно) — также и растительной пищей, в связи с чем вредят культурным растениям. Как вредители

наибольшее значение имеют виды рода *Tipula* и меньшее — виды родов *Stenacrosclis*, *Nephrotoma* и *Nigrotipula*. Окукливание в местах развития личинок.

У большинства видов в течение года развивается одно поколение и только у немногих *Tipula* — 2 или даже 3 поколения, из которых последнее может быть и факультативным (некоторые *Yamatotipula* Mats.). Два поколения имеются, возможно, также у видов рода *Brithura*.

До сих пор из подсемейства *Tipulinae* описано около 2750 видов, что составляет около 85% всего объема семейства долгоножек и примерно в 6 раз превышает объем подсемейств *Dolichopezinae* и *Stenophorinae*, взятых вместе. Таким образом, по своему удельному весу подсемейство *Tipulinae* безраздельно господствует в современной фауне *Tipulidae*.

Количество родов, входящих в состав подсемейства (35), также намного больше, чем в подсемействах *Dolichopezinae* (12) и *Stenophorinae* (7). Группировка их по трибам была уже рассмотрена выше.

В структуре подсемейства *Tipulinae* много общего с таковой подсемейства *Dolichopezinae*. Лишь меньшая часть принадлежащих к нему родов (11) объединяет большое количество морфологически часто очень разнородных видов, включая многочисленные специализованные формы, хорошо приспособленные к современным условиям существования.

Триба	Род	Количество видов
Macromastini	<i>Macromastix</i> O.-S.	127
	<i>Longurio</i> Lw.	41
	<i>Habromastix</i> Skuse	23
Plusiomyini	<i>Ozodicerca</i> Macq.	30
	<i>Prionocera</i> Lw.	33
Tipulini	<i>Tipula</i> L.	1716
	<i>Nephrotoma</i> Mg.	316
	<i>Stenacrosclis</i> End.	95
	<i>Tipulodina</i> End.	45
	<i>Holorusia</i> Lw.	40
	<i>Indotipula</i> Edw.	52

Все эти роды, по-видимому, еще переживают период своего расцвета и находятся в состоянии активного видообразования (*Tipula*, *Nephrotoma*, возможно также *Macromastix* и *Stenacrosclis*) или же лишь недавно пережили и то, и другое, не успев еще прийти в упадок.

Большинство родов *Tipulinae* включает, однако, лишь небольшое количество видов, например: *Plusiomyia* Skuse — 15, *Leptotarsus* Guer. — 10, *Dihezaclonus* End. — 9, *Phymatopsis* Skuse — 8, *Brithura* — 7, *Acracantha* Skuse и *Clytocosmus* Skuse — по 5, *Semnotes* Westw. и *Valdiviana* Al. — по 8, *Austrotipula* Al., *Nigrotipula*, *Platyphasia* Skuse, *Ptylogyna* Westw. и *Phacelodocera* End. — по 2—3. Монотипичными являются роды *Aldrowandia*, *Icriomastix*, *Goniotipula*, *Xenotipula*, *Idiotipula*, *Ctenopyga* Macq., *Pseudoleptotarsus*.

Олиго- и монотипичные роды подсемейства в своем большинстве очень четко морфологически обособлены друг от друга и, очевидно, представляют собою реликтовые группы, возможно, выпавшие из видообразовательного процесса, даже вымирающие.

Подсемейство *Tipulinae* представлено в фаунах всех зоогеографических областей суши, отсутствуя лишь в пустынях, на мелких океанических островах, в центр. Арктике и большей части Антарктики. При этом убиквистами являются только два наиболее крупных и процветающих рода (*Tipula*, *Nephrotoma*), тогда как большинство других родов имеет более ограниченное, иногда очень локальное распространение.

Из 35 родов подсемейства для умеренных широт северного полушария эндемичны лишь два: *Nigrotipula* (Евразия) и *Prionocera* (Евразия, Сев. Америка). Остальные (33) приурочены в основном к тропическим зонам. Ареал подсемейства в целом имеет, следовательно, явно тропический характер.

В основном тропическими являются, в частности, ареалы следующих родов: *Stenacrosclis* — Южн. и Юго-Вост. Азия (включая Индию, Индонезию, южн. и центр. Китай, Японию, Таиланд, Бирму и Шри-Ланка), Южн. Африка, Мадагаскар, Реюньон, Австралия, Новая Гвинея, Фиджи, Новая Зеландия.

Holorusia — Южн. Азия (Индия), Африка, Мадагаскар, Реюньон, Новая Зеландия, Новая Гвинея, Южн. Америка, крайний юг Сев. Америки.

Habromastix — Южн. Африка, Австралия, Новая Гвинея, Южн. Америка. *Macromastix* — Южн. Азия (Шри-Ланка), Гавайские о-ва, Австралия, Новая Зеландия, Южн. Америка.

Longurio — Южн. Азия (включая южн. Китай, центр. и южн. Японию, Ассам), Новая Зеландия, Южн. Африка, Южн. Америка, крайний юг Сев. Америки.

В рамках подсемейства для тропических ареалов отдельных триб характерны разрывы на широко разобщенные участки, приуроченные, с одной стороны, к Австралийской, а с другой — Неотропической зоогеографической области. Особенно наглядно видны эти разрывы на примере близких родов трибы *Plusiomyini*.

Австралийские роды	Неотропические роды
<i>Platyphasia</i> , <i>Plusiomyia</i> , <i>Ctenopyga</i> , <i>Clytocosmus</i> , <i>Ptylogyna</i>	<i>Ozodicerca</i> , <i>Dihezaclonus</i>

Сходной дизъюнкцией тропического типа характеризуется ареал рода *Phacelodocera*, из двух известных видов которого один обитает в Тасмании, а второй — в Бразилии.

Многие, преимущественно моно- и олиготипичные тропические роды подсемейства имеют в настоящее время ограниченные ареалы, приуроченные к какой-либо одной зоогеографической области. Так, для Ориентальной области эндемичны роды *Brithura* и *Indotipula*, заходящие лишь на крайний юго-восток Палеарктики; для Эфиопской области — *Idiotipula*, *Leptotipula* и *Goniotipula*; для Неотропической — *Aldrowandia* и *Ozodicerca*; для Австралийской — все роды трибы *Leptotarsini*, большинство родов трибы *Plusiomyini* и некоторые роды трибы *Tipulini*, например *Austrotipula*.

Очевидно, современные ареалы не только эндемичных для отдельных зоогеографических областей, но и многих тропических родов подсемейства являются реликтовыми и должны рассматриваться лишь как осколки когда-то более обширных ареалов их, существовавших в прежние геологические эпохи. Это подтверждается палеоэнтомологическими данными и, в частности, находением в балтийском янтаре, датированном нижним олигоценом и верхним эоценом, современного рода *Macromastix*, который в третичном периоде был, следовательно, широко распространен не только в южном полушарии, но и на территории нынешней Палеарктики, достигая тут широты южного побережья Балтийского моря (Alexander, 1931b). Коккерелл (Cockerell, 1921) указывает для олигоцена Сев. Америки также тропический род *Holorusia*, который в современной неарктической фауне сохранился лишь на крайнем юге.

Характер современного распространения подсемейства указывает на его большую древность. Вероятно, оно сформировалось еще в мезозое, когда сложились уже многие из ныне живущих родов его и наметились их ареалы, которые охватили, вероятно, значительную часть земной суши, а в дальнейшем, начиная с конца мезозоя или с начала третичного периода, подверглись разрывам, обусловленным обособлением материков и окончательным прекращением сухопутной связи между Юго-Вост. Азией, Австралией и Южн. Америкой. С этой точки зрения очень характерно наличие ряда явно реликтовых родов подсемейства в Австралии и на о-ве Тасмания, который является осколком древней суши, связывавшей в мезозое Австралийский континент с Антарктидой и через нее с Южн. Америкой.

В пользу древности подсемейства Tipulinae свидетельствует также одновременное присутствие некоторых родов его (например, *Longurio*, *Stenacroscelis*), с одной стороны, в континентальной Африке и Австралии, а с другой — на о-ве Мадагаскар, связь которого с Африкой прекратилась в палеогене, а с Австралией еще раньше, в мезозое.

Филогенетически подсемейство Tipulinae чрезвычайно близко к подсемейству Dolichorezinae. Родственные связи между ними довольно легко прослеживаются на примере таких архаических групп, как например роды *Prionocera*, *Tipulodina* и *Indotipula*, а также подроды *Trichotipula* Al., *Platytipula* Mats. и *Schummelia* Edw. из рода *Tipula*. У всех них имеются признаки, общие с Dolichorezinae, как например примитивное строение придатков гипопигия самца (*Prionocera*), светлые пояски на ногах (*Tipulodina*), необычайно узкая ячейка A_2 (*Tipulodina*, *Indotipula*), длинная косая жилка *m-cu* и очень глубокая ячейка M_4 (*Trichotipula*, *Platytipula*, *Schummelia*). Параллельное развитие этих признаков указывает на то, что архаические Tipulinae, с одной стороны, и Dolichorezinae — с другой, несмотря на высокий таксономический ранг обеих групп в целом, еще не успели морфологически слишком далеко дивергировать от общих анцестральных форм, а возможно, даже связаны прямым родством. В частности, как уже отмечалось раньше, Александер (Alexander, 1926), описывая архаического *Tipula querula* Al. из подрода *Platytipula*, высказывается в пользу непосредственной родственной связи последнего с Dolichorezinae, но рассматривает его как предка таких групп нитконогих долгоножек, как *Mitopeza* и *Nesopeza*, тогда как в историческом аспекте, очевидно, имеет место обратное соотношение этих групп, и предковыми формами архаических *Tipula* были именно Dolichorezinae, а не наоборот.

Подобно Dolichorezinae, некоторые архаические Tipulinae современной фауны имеют черты сходства с представителями семейств Limoniidae⁵ и Trichoceridae, выражающиеся в сильном укорочении жилки a_2 (*Goniotipula*) и свидетельствующие о единстве происхождения ныне существующих семейств Tipuloidea и параллельном развитии морфологических признаков в отдельных группах их.

Ниже рассматривается большинство родов и видов Tipulinae не только отечественной, но и вообще всей палеарктической фауны. Опушен лишь род *Longurio*, который хотя и проникает из Ориентальной области на крайний юг (центр. Китай) и юго-восток Палеарктики (Японские острова Хонсю и Сикоку), но, по-видимому, безусловно отсутствует в фауне СССР.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ТРИБ И РОДОВ

С а м ц ы , с а м к и

- 1 (16). Крылья у обоих полов развиты нормально, реже у самок немного укорочены, неявственно выступают за середину длины брюшка.
- 2 (5). Членики жгутика усиков без розетки жестких щетинок при основании (рис. 5, 1; 204). Формула шпор 1—2—2.
- 3 (4). Усики 13-члениковые, у самцов обычно более или менее явственно пильчатые (рис. 5, 1). Бедра на вершине без поперечного гребня ктенидий (рис. 181, 2) (II. Триба Prionocerini) 4. *Prionocera* Lw.
- 4 (3). Усики 12-члениковые, у самцов иногда пильчатые. Бедра на вершине с поперечным гребнем ктенидий (рис. 181, 1) (III. Триба Tipulini, частично) 5. *Stenacroscelis* End.

⁵ Насколько некоторые роды Tipulini близки к лимонидам, видно из того, что первоначально они были описаны как представители последних. Таковы род *Aldrovandia*, описанный Эндерлейном (Enderlein, 1912) к трибе Eriopterini, и *Tipulodina*, отнесенный тем же автором к трибе Pedicini семейства Limoniidae. Только Александер (Alexander, 1926) на основании детального исследования жилкования крыльев в обоих родах установил их бесспорную принадлежность к семейству долгоножек.

- 5 (2). Членики жгутика усиков с розеткой жестких щетинок при основании (рис. 5, 2, 3), если же без нее, то формула шпор 1—1—2 (III. Триба Tipulini, частично).
- 6 (9). Крылья без явственного анального угла; жилка a_2 расположена очень близко к заднему краю крыльев, почти параллельно ему; ячейка A_2 соответственно очень узкая (рис. 216, 221).

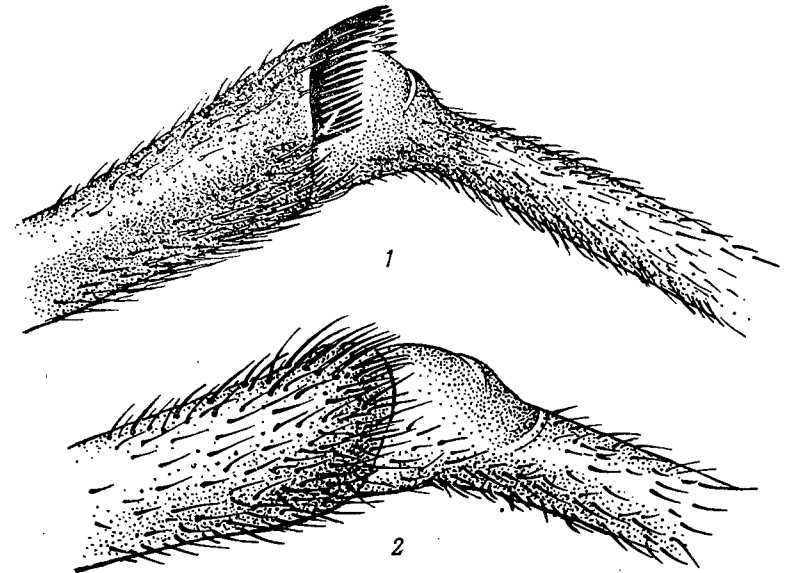


Рис. 181. Сочленение бедра с голенью.

1 — *Stenacroscelis* sp., 2 — *Prionocera* sp.

- 7 (8). Формула шпор 1—2—2 (передние голени всегда с шпорой). Бедра, голени и лапки обычно с белыми поясками 7. *Tipulodina* End.
- 8 (7). Формула шпор 0—0—2 или 0—1—2 (передние голени всегда без шпор). Бедра и лапки без белых поясков 8. *Indotipula* Edw.
- 9 (6). Крылья с явственным анальным углом; жилка a_2 расположена далеко от заднего края крыла, под более или менее явственным углом к нему; ячейка A_2 довольно широкая (рис. 190, 212).
- 10 (11). Темя над основаниями усиков с коническим выступом. У самцов передний край крыльев на уровне глазка обычно с угловидным изломом, sc_1 хорошо развита и вливается в *c*; *r-m* у обоих полов редуцирована, в связи с чем r_{4+5} непосредственно контактирует с дискоидальной ячейкой (рис. 212) 6. *Brithura* Edw.
- 11 (10). Темя над основаниями усиков с обычным теменным бугорком, очень редко с коническим выступом (некоторые *Niprotipula*). Передний край крыльев на уровне глазка у обоих полов простой, без угловидного излома; sc_1 самое большое в виде пенька, который не достигает *c*, или совсем редуцирована; *r-m* обычно явственная, в связи с чем r_{4+5} и дискоидальная ячейка обособлены.
- 12 (13). Жилка *sc* вливается в *r* при основании *rs* или чуть дистальнее его; m_{3+4} разветвляется проксимальнее основания дискоидальной ячейки (рис. 18, 2, 3). Тело обычно лаково-блестящее, прескутум с 3 лаково-черными продольными полосами 11. *Nephrotoma* Mg.
- 13 (12). Жилка *sc* вливается в *C* намного дистальнее основания *rs*; m_{3+4} разветвляется в пределах дискоидальной ячейки (рис. 18, 1). Тело обычно матовое или слабо блестящее; прескутум с 4 (редко 5) матовыми или слабо

- блестящими продольными полосами, если же с 3, то они матовые и внутренняя с темной срединной линией.
- 14 (15). Гоностили в середине заднего края с массивным черным шипом; IX стернит самцов при основании с торчащим назад длинным языковидным выступом. Ячейка M_1 сидячая или очень коротко стебельчатая 10. *Nigrotipula* Huts. et V.-W.
- 15 (14). Гоностили в середине заднего края без массивного черного шипа; IX стернит самцов без торчащего назад длинного языковидного выступа. Ячейка M_1 обычно явственно стебельчатая, очень редко сидячая 9. *Tipula* L. (частично)
- 16 (1). Крылья у обоих полов или только у самок очень сильно укорочены, едва достигают середины длины брюшка или редуцированы до степени небольших чешуйковидных образований 9. *Tipula* L. (частично)

Л и ч и н к и

- 1 (2). Циркумстигмальные выросты необычайно длинные и тонкие, в 3—4 раза длиннее своего поперечника при основании, по краям всегда с бахромкой длинных щетинок (рис. 192) (II. Триба Prionocerini) 4. *Prionocera* Lw.
- 2 (1). Циркумстигмальные выросты короче и массивнее, максимум вдвое длиннее своего поперечника при основании, если же больше, то без бахромки ресничек по краям (рис. 63, 64) (III. Триба Tipulini).
- 3 (4). I сегмент туловища сверху у переднего края со склеротизованным и затемненным поперечным валиком, который в средней части широко прерван (рис. 57, 1). Подталкиватель без жаберных мешков 11. *Nephrotoma* Mg.
- 4 (3). I сегмент туловища сверху гладкий, без склеротизованного поперечного валика (рис. 57, 3), если же с ним (подрод *Schummelia* Edw.), то подталкиватель с жаберными мешками.
- 5 (6). Анальная щель поперечная (рис. 63; 64, 6—9), если продольная (подрод *Dendrotipula* Sav.), то циркумстигмальные выросты рудиментарные 9. *Tipula* L.
- 6 (5). Анальная щель продольная (рис. 64, 10), циркумстигмальные выросты хорошо развиты 10. *Nigrotipula* Huts. et V.-W.

К у к о л к и (по Теовальду)

- 1 (2). Длина среднегрудных дыхательных трубочек значительно превосходит поперечник грудного отдела (рис. 72, 1) (II. Триба Prionocerini) 4. *Prionocera* Lw.
- 2 (1). Длина среднегрудных дыхательных трубочек не превосходит поперечника грудного отдела (III. Триба Tipulini).
- 3 (4). Среднегрудные дыхательные трубочки необычайно короткие, лишь в 2—4 раза длиннее своей ширины (рис. 72, 7—9) 9. *Tipula* L. (частично)
- 4 (3). Среднегрудные дыхательные трубочки обычной длины, равной примерно половине поперечника грудного отдела (рис. 72, 5).
- 5 (6). Тергит последнего сегмента брюшка с хорошо развитыми боковыми шипами; его стернит лишь с 2 шипами, а между ними у самца еще с непарным выступом (рис. 74, 1, 2) 11. *Nephrotoma* Mg.

Теовальд (Theowald, 1957a) предполагает, что сюда должны подходить также куколки подрода *Schummelia* из рода *Tipula*, которые еще недостаточно изучены.

- 6 (5). Тергит последнего сегмента брюшка обычно с менее развитыми боковыми шипами; его стернит с 4 шипами (рис. 74, 3).

- 7 (8). Стерниты брюшка с крупными явственными шипами; формула стернальных шипов 5—5—5—4 10. *Nigrotipula* Huts. et V.-W.
- 8 (7). Стерниты брюшка с маленькими шипиками, если с крупными, то формула стернальных шипов другая 9. *Tipula* L.

II. Триба PRIONOCERINI—П И Л ь Ч А Т О У С Ы Е Д О Л Г О Н О Ж К И

Для трибы особенно характерно строение и кетотаксия усиков; у самцов они всегда, а у самок часто с более или менее явственно пильчатым жгутиком, членики которого зубцевидно вытянуты вниз у вершины; основания их, как правило, без розетки жестких щетинок (рис. 5, 1).

Основная окраска серая. Голова и грудь часто косматые. Формула шпор 1—2—2; вершины бедер без поперечного гребня ктенидий. Крылья практически одноцветные. IX тергит самца довольно сложного строения, с тремя парами выступов в дистальной части. Придатки гипопигия и VIII стернит простые.

Личинки гелобионтные или условно гидробионтные. Циркумстигмальные выросты необычайно длинные и тонкие, в 3—4 раза длиннее своего поперечника при основании, всегда с бахромкой очень длинных щетинок по краям (рис. 182, 192); анальное отверстие поперечное, подталкиватель с 3 парами умеренно длинных жаберных мешков (рис. 192, 2).

Куколки с очень длинными среднегрудными дыхательными трубочками, которые явственно длиннее поперечника грудного отдела (рис. 72, 1); у некоторых неарктических видов одна дыхательная трубочка длиннее другой (Alexander, 1920a).

К трибе принадлежит единственный род *Prionocera* Lw.

4. Род PRIONOCERA Lw.

Loew, 1844: 170; Bergroth, 1889: 120; Nielsen, 1925: 113; Lackschewitz, 1933: 129; Alexander, 1942b: 209, 219; Tjeder, 1948: 75; Coe et al., 1950: 6, 7; Mannheims, 1951: 59; 1954a: 30; 1954b: 162; Theowald, 1957b: 8; Mannheims, Theowald, 1959: 24; Mannheims, Pechlaner, 1963: 6; Савченко, 1966a: 144, 154. — *Stygeropsis* Loew, 1863: 298; Pierre, 1924: 23; 1926: 6, 20; Bertrand, 1954: 258.

Биология. Alexander, 1919b: 19c (*Stygeropsis*); 1920a: 995; Johansen, 1934: 23; Hennig, 1950: 402, 404; Hemmingsen, 1952: 367, 415; Bertrand, 1954: 372; Chiswell, 1956: 425; Theowald, 1957a: 211, 212, 230; Höchstetter, 1963: 68, 81; Кривошеина, 1964: 667; Савченко, 1966a: 145, 146; Theowald, 1967: 13, 56.

Типовой вид *Prionocera pubescens* Loew, 1844.

Тело коренастое со сравнительно толстыми и короткими ногами (рис. 190, 196); голова и грудь часто косматые, с длинными торчащими щетинками. Основная окраска матовая — серых, коричневатых или синевато-серых тонов. Прескутум с 4 темными продольными полосами, из которых внутренние спереди иногда сливаются или разделены темной срединной линией. Брюшко с более или менее явственной темной спинной полосой.

Голова массивная, поперечная, без явственной шеевидной перетяжки (рис. 184). Глаза сравнительно небольшие, лоб очень широкий, горло более или менее параллельностороннее, широкое. Рыльце массивное, явственно длиннее своей ширины при основании; нос (если есть) туповершинный, короткий, в длинных волосках; часто редуцирован до степени небольшого бугорка или отсутствует. У самцов усики всегда более или менее явственно (иногда грубо) пильчатые, у самок — только у некоторых видов (рис. 5, 1).

Мероны крупные, выпуклые; брюшные отделы мезэпистернов с щетинками. Бедра, голени и лапки задних ног более или менее одинаковой длины. Формула шпор 1—2—2, коготки крупные. Крылья сероватые или буроватые, редко почти

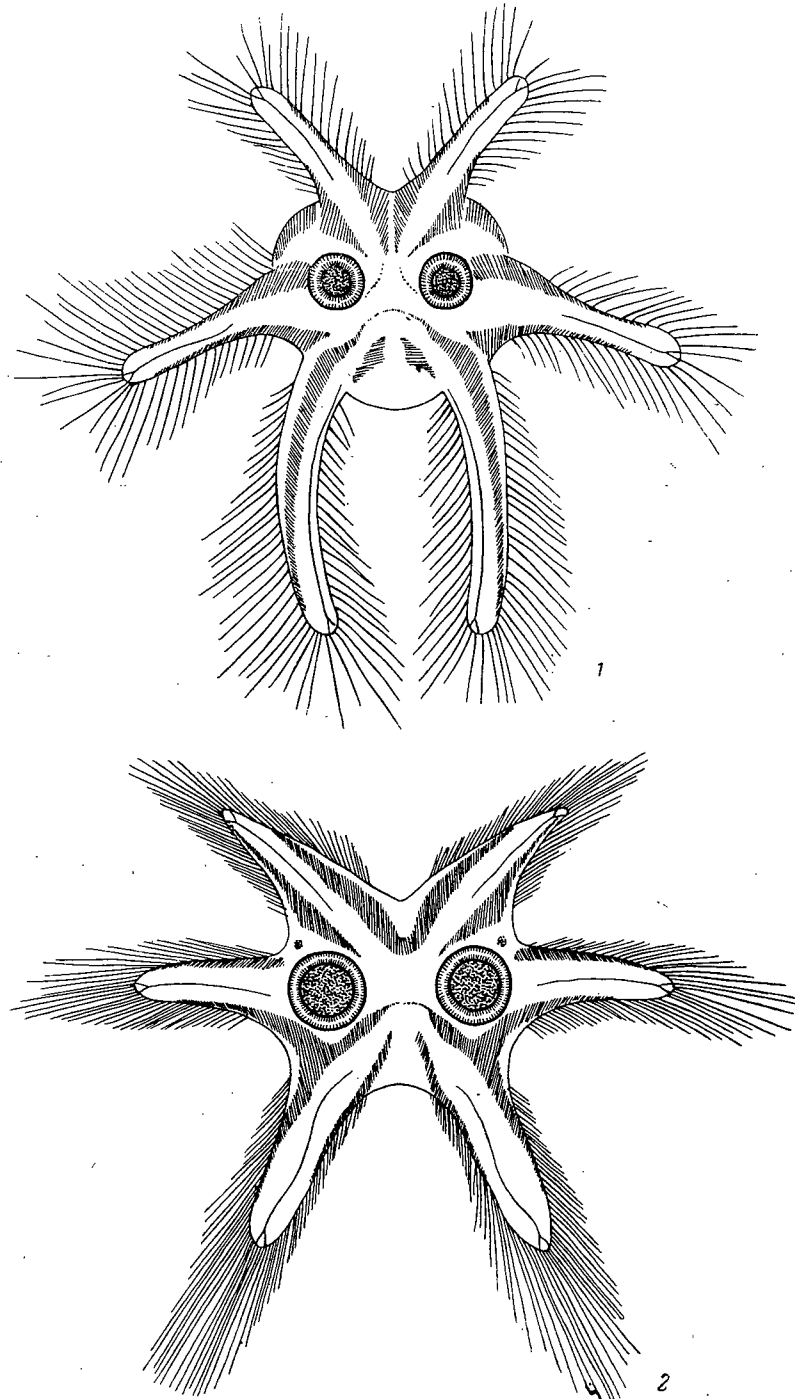


Рис. 182. Стигмальные поля личинок из рода *Prionocera*. По Александру.

1 — *Prionocera* sp., 2 — *P. parvii*.

стекловидные, прозрачные; костальное поле иногда слегка затемнено; глазок явственный; лунка узкая, часто неявственная. Жилка *sc* без *sc*₁; *sc*₂ вливается в *r* далеко впереди основания *rs* (как в роде *Tipula*); *rs* примерно в 1.5 раза длиннее *m-cu*, явственно продольный; *r*₂ всегда нормальная; дискоидальная ячейка пятиугольная, *M*₁ явственно стебельчатая; *m*₃₊₄ разветвляется обычно немного дистальнее основания дискоидальной ячейки, на границе первой и второй пятой ее длины, проксимальнее уровня *r-m*; реже развилка *m*₃₊₄ расположен более дистально (рис. 190). Ветви *r* и *m* без макротрихий, крыловая чешуйка голая.

Гипопигий самца небольшой, с хорошо выраженным продольным швом между тергитом и стернитом IX сегмента (рис. 185, 186). Гोनোকситы отделены от стернита обычно лишь брюшным швом. IX тергит чаще поперечный, с тремя парами выступов на вершине, форма и размеры которых очень характерны для отдельных видов; срединные и расположенные над ними спинные выступы хорошо развиты, боковые иногда редуцированы или отсутствуют. Гоностили широколанцетовидные или полуовальные с широко закругленными тупыми вершинами. Гोनоплевриты простые, в виде удлиненной пластинки с пальце- или клювовидным выступом на вершине; их передний край под вершинным клювом с небольшим зубчиком или стерженьком (возможно, гомологичным переднему отделу гоноплевритов более сложного строения, свойственных, например, большинству видов рода *Tipula*).

Яйцеклад обычного для долгоножек строения, сравнительно короткий, с тупыми вальвами.

Яйца с закрепительным жгутиком (Hemmingsen, 1952).

Личинки цилиндрические, с серой или коричневатой спинкой и часто с рыжеватой-коричневой спинной полосой. Циркумстигмальные выросты, включая брюшные, необычайно длинные и тонкие, пальцевидные, в 3—4 раза длиннее своего поперечника при основании; края выростов с бахромкой очень длинных щетинок, задняя поверхность с интенсивно зачерненными склеротизованными каемками, которые далеко заходят на стигмальное поле и нередко попарно сливаются около дыхалец (рис. 182); подталкиватель с 3 парами умеренно длинных щупальцевидных жаберных мешков (рис. 192, 2).

Куколки с необыкновенно длинными среднегрудными дыхательными трубочками (рис. 72, 1); вершины трубочек утолщены в виде лопаточки и иногда расщеплены (у некоторых неарктических видов).

Все представители рода *Prionocera* — резко выраженные гигрофилы с весьма умеренными требованиями к тепловому режиму. Стации их обитания характерны главным образом для более северных бореальных, субарктических и арктических ландшафтов; в основном это поздно замерзающие и плохо прогреваемые в летнее время болота и заболоченные берега стоячих водоемов, поросшие осокой, хвощом и другими болотными растениями. На юге ареала имаго появляются весной и летают до июня, на севере время их появления сдвигается на середину лета (июнь—июль). Самцы летают невысоко над поверхностью почвы, среди болотных растений, разыскивая менее подвижных самок. По Геммингсену (Hemmingsen, 1952), самки кладут яйца в мокрую заболоченную почву, в которой развиваются их личинки, питающиеся, по-видимому, растительным детритом, микроскопическими водорослями и частицами ила. Зимовка в личиночной фазе, окукливание весной или в начале лета. В течение года развивается одно поколение. Не исключено и многолетнее развитие.

Описано около 40 видов рода *Prionocera*. Достоверно к нему принадлежит, однако, всего 33 вида, остальные же либо в связи с недостаточной изученностью занимают пока в подсемействе *Tipulinae* таксономически весьма неопределенное положение (например, «*P. clavicornis* Edw.» из Эквадора и «*P. flaviceps* Eud. с Суматры), либо принадлежат к aberrantному подроду *Angarotipula* из рода *Tipula*, для которого, как и для *Prionocera*, характерно отсутствие розетки жестких щетинок на члениках жгутика усиков. Такими видами, в частности, являются неарктический «*Prionocera parvioides* Al. (Alexander,

1965с) и ориентальный «*Prionocera*» *indica* Edw. (Alexander, 1965a), а также палеарктические «*Prionocera*» *laetipennis* Al. и «*P.*» *altivolans* Al. (Савченко, 1961а).

В географическом отношении род *Prionocera* Lw. характерен для фауны умеренных и высоких широт Голарктики (рис. 183); между ее палеарктической и неарктической частями виды рода распределены поровну (по 16 видов). В пределах Палеарктики 8 видов (50%) распространены в Бореальной под-области, 6 (38%), по-видимому, эндемичны или субэндемичны для Арктиче-

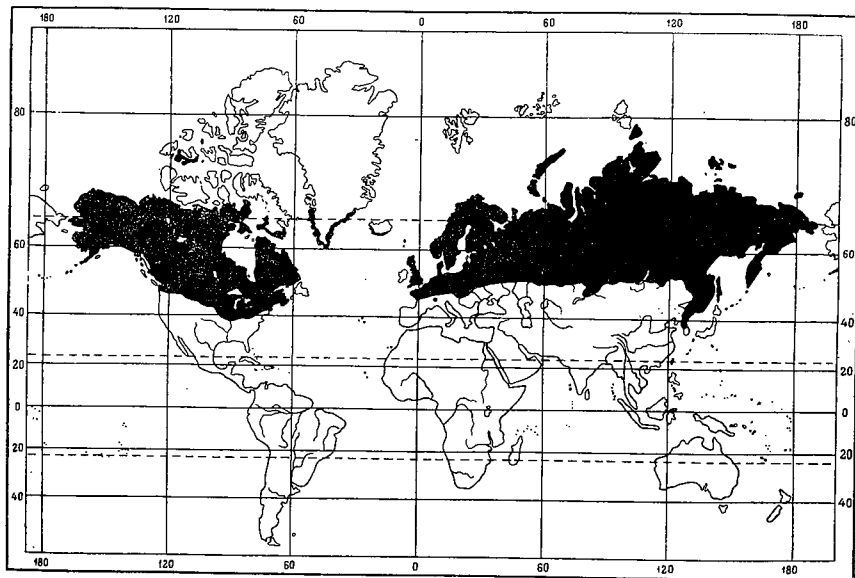


Рис. 183. Распространение видов рода *Prionocera*.

ской подобласти (включая, кроме континентальной части ее, также острова Гренландию, Новую Землю, Вайгач, Врангеля и др.) и 2 (12%) — для горных районов Палеарктической подобласти; южная граница ареала рода проходит в Палеарктике через южные острова Курильской гряды, южн. Сахалин, таежные районы Приморского края и Амурской области, северную часть Корейского полуострова и южн. Сибирь, пересекая далее на запад юг лесостепной полосы европейской территории СССР, а за пределами Советского Союза — страны Центр. и Зап. Европы (Австрию, Францию). Для распространения рода в Палеарктике характерно его отсутствие в фаунах Центральноазиатской и Средиземноморской подобластей.

В Неарктике род размещен территориально так же, как и в Палеарктике: 10 видов его имеют ареалы бореального типа, а 6 встречаются на севере материка (Аляска, Лабрадор, Северо-Западная территория) и на островах Баффина моря.

Как по имагинальным, так и особенно по личиночным и кукольным признакам род *Prionocera* занимает в подсемействе Tipulinae настолько изолированное положение, что может быть квалифицирован как самостоятельная таксономическая единица надродового ранга.

Внешне виды *Prionocera* несколько напоминают представителей подрода *Arctotipula* из рода *Tipula*. Общими для них являются: в имагинальной фазе — тип окраски, тенденция к редукции носа, гипертрофия волосяного покрова тела, проксимальное положение развилка m_{3+4} в дискоидальной ячейке и редукция микротрихий на крыловых жилках; в личиночной фазе — наличие темных продольных полос на спинке туловища и 3 пар жаберных мешков на подталкивателе анального сегмента. Обусловленное общностью условий обитания, это сходство имеет, однако, конвергентный характер и едва ли может

быть истолковано как свидетельство непосредственного родства рода *Prionocera* с подродом *Arctotipula*, поскольку эти две группы резко отличаются друг от друга по такому важному признаку, как строение гениталий самцов.

Как и некоторые другие примитивные группы подсемейства Tipulinae, род *Prionocera* обнаруживает реальные родственные связи с подсемейством нитконогих долгоножек. Например, очень простое строение придатков гипопигия самцов *Prionocera*, по Тъедеру (Tjeder, 1948), весьма напоминает таковое не только у Dolichopezinae, но даже у еще более низко организованных лимонид. Еще нагляднее сходство личинок *Prionocera* с личинками Dolichopezinae из гидробионтного тропического рода *Megistocera*, характеризующихся (Rogers, 1949) такими же необычайно длинными, обрамленными ресничками и склеротизованными по краям циркумстигмальными выростами, как и личинки *Prionocera*.

Все это дает основания предполагать, что *Prionocera* сформировался в самостоятельный таксон как специализованная ветвь каких-то примитивных Tipulinae, находившихся в самом близком родстве с подсемейством Dolichopezinae и, в частности, с группами его, родственными роду *Megistocera*.

Отсутствие рода *Prionocera* в древних третичных фаунах Ориентальной зоогеографической области и в большей части Палеарктической подобласти, где он достоверно обнаружен лишь на крайнем северо-востоке, говорит о его относительной молодости, а экологический облик рода и наличие у видов его таких адаптаций, как серая, иногда даже сине-серая окраска тела и гипертрофия волосяного покрова (в частности, наличие щетинок на мезэпистернах) — о том, что род сформировался в условиях сравнительно сурового климата. На это указывает также расцвет рода на севере Голарктики в настоящее время.

С другой стороны, будучи представлен почти одинаковым количеством видов как в Палеарктике, так и в Неарктике, род *Prionocera* должен был сложиться, очевидно, еще до того, как была нарушена континентальная связь Евразии с Америкой, т. е. не позже начала четвертичного периода или даже раньше, скорее всего во второй половине плиоцена.

Центром развития рода *Prionocera* была, по-видимому, Берингийская суша и примыкавшие к ней с востока и запада горные территории, на севере которых в связи с охлаждающим влиянием Ледовитого океана уже в плиоцене должны были иметь достаточно широкое распространение бореальные и субарктические ландшафты с характерными для них болотными биоценозами. Позже, с опусканием Берингии, когда в период плейстоценового похолодания зона субарктического и бореального климата сместилась с севера Евразии далеко к югу, произошло соответственное расширение ареала рода в западном, восточном и южном направлениях. При этом он успел проникнуть на острова Курильской гряды и Сахалин раньше их отделения от континента и друг от друга, а также колонизировал умеренные широты запада Евразии, включая Альпы, где сохранился до сих пор экстраординально в болотных биоценозах в качестве раннечетвертичного бореального реликта.

Несмотря на наличие в горных районах южной части Центральноазиатской подобласти Палеарктики температурного режима, отвечающего требованиям рода *Prionocera*, сюда он не проник, что, по-видимому, объясняется его поздним формированием и расселением. Свой ареал он не мог уже расширить на юг Вост. Азии в связи с существованием тут непроходимого для него экологического барьера в виде сухих пустынь и полупустынь Монголии, а восточнее — субтропического климата.

Интересно, что на севере ареала, где локализованы наиболее молодые и специализованные виды рода *Prionocera*, иногда встречаются особи, у которых сочетаются признаки двух или даже нескольких родственных форм. Не исключено, что они представляют собой или результат гибридизации близких видов, дифференциация которых еще не зашла так далеко, чтобы гарантировать их полную репродуктивную изоляцию, или же атавистические особи, в облике которых воспроизводятся признаки анцестральных форм, из которых вычле-

нились живущие ныне близкие виды рода. Наличие таких форм, особенно характерных для сравнительно молодой группы «*serricornis*», очень затрудняет диагностику отдельных видов и разработку систематики рода в целом, которая, несмотря на наличие нескольких ценных монографических работ (Lackschewitz, 1933; Tjeder, 1948; Mannheims, 1951), все еще остается довольно запутанной.

Ниже рассматриваются все палеарктические виды рода *Prionocera*, в том числе 12 видов, найденных в СССР, а также один североамериканский вид, нахождение которого возможно в восточном секторе советской Арктики.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ

Самцы

- 1 (22). Нос хорошо развит (рис. 184, 1—3, 7—9).
 2 (3). Прескутум ржаво-бурый (см. также пункт 27-й таблицы) *12. *P. mannheimsi* Sav., sp. n.
 3 (2). Прескутум окрашен иначе.
 4 (9). Жгутик усиков резко пильчатый (рис. 184, 3, 7). Голова, 1-й членик жгутика усиков и среднеспинка обычно с длинными косматыми щетинками (группа «*pubescens*»).
- Примечание. Кроме включенных в таблицу видов сюда же, возможно, относятся и *P. serrenicola* Al.
- 5 (8). Внутренние прескутальные полосы разделены спереди светлым промежутком основного фона.
 6 (7). Мелкий вид (длина крыльев 12—13 мм). Части гипопигия как на рис. 194 *8. *P. pubescens* Lw.
 7 (6). Более крупный вид (длина крыльев 15—17 мм). Части гипопигия как на рис. 195 *9. *P. tjederi* Mnnhs.
 8 (5). Внутренние прескутальные полосы разделены спереди черной срединной линией 17. *P. chosenicola* Al.
 9 (4). Жгутик усиков нерезко пильчатый (рис. 184, 1).⁶ Голова, 1-й членик жгутика усиков и среднеспинка с обычными полуприлегающими щетинками.
 10 (13). Боковые выступы IX тергита необычайно длинные, когтевидные, направленные назад (рис. 191, 193) (группа «*turcica*»).
- 11 (12). Гonoплевриты к вершине явственно сужены; вершинный клюв их длинный и тупой (рис. 191) *6. *P. turcica* (F.)
 12 (11). Гonoплевриты к вершине явственно расширены; вершинный клюв их короткий и острый (рис. 193) *7. *P. subturcica* Sav., sp. n.
 13 (10). Боковые выступы IX тергита лишь умеренно длинные или короткие, зубцевидные (рис. 185—189) (группа «*subsericornis*»).
- 14 (19). Просвет между внутренними прескутальными полосами без темной срединной линии. Спинные выступы IX тергита зубцевидные с более или менее заостренными вершинами (рис. 185—187).
 15 (18). Боковые выступы IX тергита явственные, срединные — когтевидные (рис. 185, 186).
 16 (17). Задний край гоностилей почти прямоугольный, вершинный клюв гonoплевритов почти прямой; боковые выступы IX тергита обычно не короче срединных (рис. 185) *1. *P. subsericornis* (Ztt.).
 17 (16). Задний край гоностилей округлый; вершинный клюв гonoплевритов явственно изогнут; боковые выступы IX тергита явственно короче срединных (рис. 186) *2. *P. proxima* Lack.

⁶ См. также пункт 27 этой таблицы.

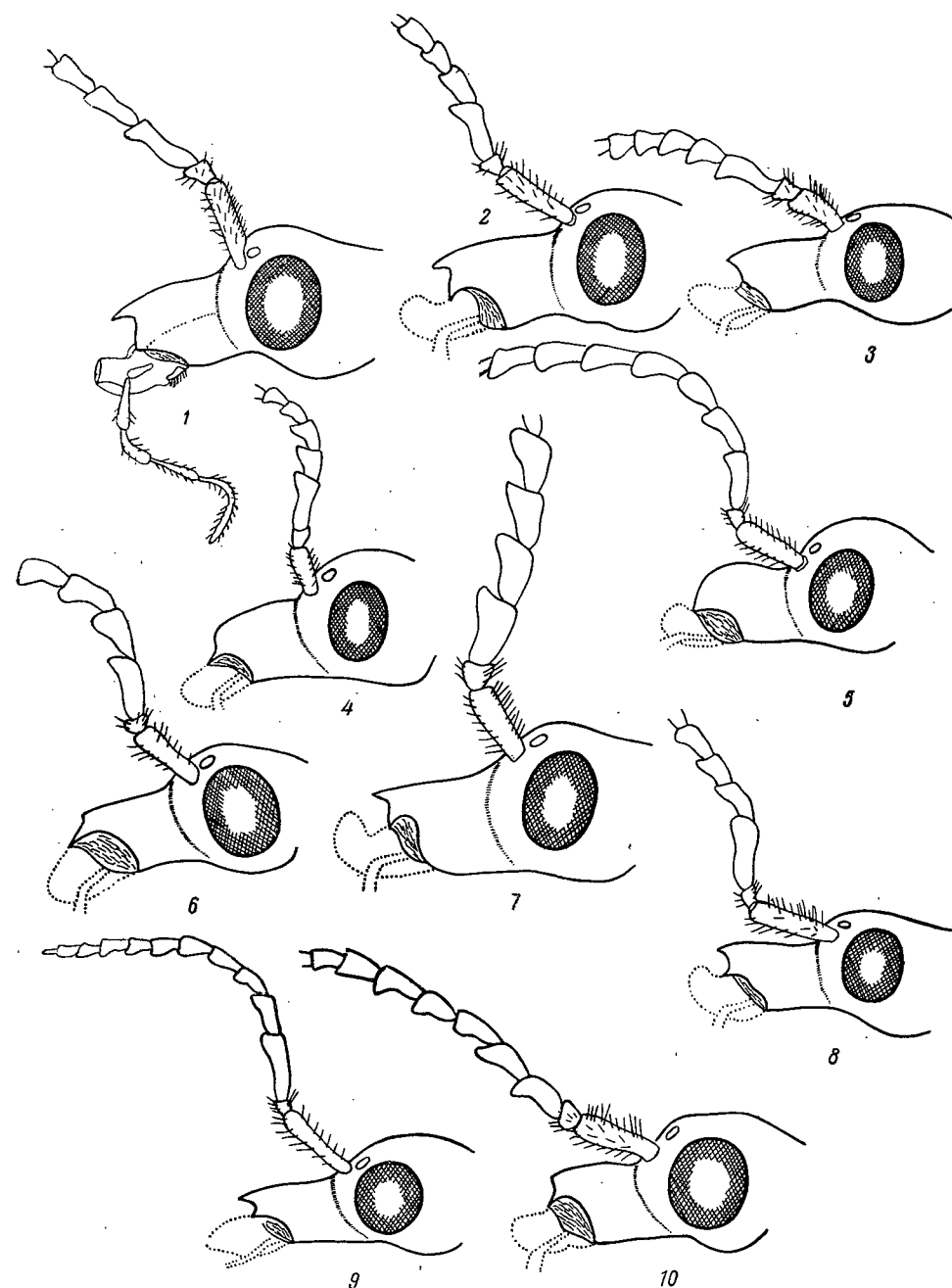


Рис. 184. Голова и проксимальная часть усиков самцов видов рода *Prionocera*. По Тъедеру.
 1 — *P. turcica*, 2 — *P. subsericornis*, 3 — *P. pubescens*, 4 — *P. serricornis*, 5 — *ringdahli*, 6 — *P. lapponica*,
 7 — *P. tjederi*, 8 — *P. proxima*, 9 — *P. setosa*, 10 — *P. recta*.

- 18 (15). Боковые выступы IX тергита неясственные, в виде маленьких зубчиков; срединные выступы перед вершиной крестовидно расширены (рис. 187) 3. *P. setosa* Tjed.
- 19 (14). Просвет между внутренними прескутальными полосами разделен черной срединной линией. Спинные выступы IX тергита поперечные с прямо срезанными вершинами (рис. 188, 189).
- 20 (21). Основная окраска мышино-серая. Части гипопигия как на рис. 188 *4. *P. abscondita* Lack.
- 21 (20). Основная окраска сине-серая. Части гипопигия как на рис. 189 5. *P. absentiva* Mnnhs.
- 22 (1). Нос редуцирован до степени небольшого бугорка или вовсе отсутствует (рис. 184, 4—6) (группа «*serricornis*»).
- Примечание. Кроме включенных в таблицу видов сюда же, возможно, относятся *P. gracilistyla* Al. и *P. parrii* (Kirby).
- 23 (24). IX тергит с глубокой и широкой выемкой на вершине; спинные выступы тергита очень короткие и широкие, значительно короче своей ширины при основании (рис. 200) *14. *P. serricornis* (Ztt.)
- 24 (23). IX тергит без выемки на вершине; спинные выступы тергита не короче или даже значительно длиннее своей ширины при основании (рис. 198, 199).
- 25 (26). Гоноплевриты со сравнительно коротким, массивным вершинным клювом и крупным тупозубцевидным нижним выступом; боковые выступы IX тергита обычно короткие (рис. 199) . . . *13. *P. ringdahli* Tjed.
- 26 (25). Гоноплевриты с необычайно длинным и стройным вершинным клювом и маленьким, прямо срезанным нижним выступом; боковые выступы IX тергита обычно длинные (рис. 197, 198).
- 27 (28). Нос в виде бугорка. Жгутик усиков нерезко пильчатый. Прескутум ржаво-бурый, внутренние прескутальные полосы разделены очень широким светло-серым промежутком *12. *P. mannheimsi* Sav., sp. n.
- 28 (27). Нос бугорковидный или вовсе отсутствует. Жгутик усиков резко пильчатый. Прескутум серый, внутренние прескутальные полосы разделены лишь очень узким просветом основного фона или черной срединной линией.
- 29 (30). Спинные выступы IX тергита (см. сверху) направлены косо назад и наружу; вершинный клюв гоноплевритов на конце немного расширен и косо срезан (рис. 197) *10. *P. lapponica* Tjed.
- 30 (29). Спинные выступы IX тергита (см. сверху) направлены прямо назад; вершинный клюв гоноплевритов на конце широко закруглен (рис. 198) *11. *P. recta* Tjed.

С а м к и

- 1 (8). Нос хорошо развит.
- 2 (5). Жгутик усиков явственно пильчатый. Голова с очень длинными косматыми щетинками.
- 3 (4). Крылья дымчатые, длиной 12—13 мм *8. *P. pubescens* Lw.
- 4 (3). Крылья стекловидно-прозрачные, длиной 16—17 мм *9. *P. tjederi* Mnnhs.
- 5 (2). Жгутик усиков очень неясственно пильчатый. Голова с обычными полуприлегающими щетинками.
- Примечание. Кроме включенных в таблицу видов сюда же, по-видимому, относятся и *P. serrenicola* Al.
- 6 (7). Боковые края постскутума обычно широко желтые . . *6. *P. turcica* (F.)
- 7 (6). Боковые края постскутума обычно серые *1. *P. subserricornis* (Ztt.).
 *2. *P. proxima* Lack.

- 8 (1). Нос редуцирован до степени небольшого бугорка, или его вовсе нет *10. *P. lapponica* Tjed.

Примечание. Сюда же, очевидно, относятся самки **P. serricornis* (Ztt.), *P. gracilistyla* Al., **P. recta* Tjed. и **P. ringdahli* Tjed.

Группа «SUBSERRICORNIS»

Характеризуется совокупностью следующих основных признаков: рыльце с хорошо развитым носом; жгутик усиков нерезко ($\delta\delta$) или едва заметно (♀♀) пильчатый (рис. 184, 2, 8); голова, 1-й членик жгутика усиков и среднеспинка с обычными полуприлегающими щетинками. Крыловая лунка явственная. Боковые выступы IX тергита самцов умеренно длинные или короткие, зубцевидные, спинные тупоконические, срединные когтевидно изогнуты внутрь; между их основаниями узкая поперечно-прямоугольная или трапецевидная пластинка; гоноплевриты в виде широкой неправильно овальной пластинки с очень длинным и тонким, слегка изогнутым пальцевидным вершинным клювом, а при его основании с маленьким зубчиком или стерженьком.

Преимущественно широко распространенные виды.

*1. *Prionocera subserricornis* (Ztt.).

Zetterstedt, 1851: 3970 (*Tipula*) (nec Lackschewitz, 1933); Wallengren, 1882: 18 (*Tipula*); Tjeder, 1948: 83; Mannheims, 1951: 61; 1954a: 31; Theowald, 1957b: 11; Mannheims, Theowald, 1959: 24; Mannheims, Pechlaner, 1963: 6; Савченко, 1966a: 160.

Биология. Kleiber, 1941: 53 (как *Phalacrocer replicata*); Höchstetter, 1963: 68, 82.

С а м е ц. Серый или синева-серый, среднего размера. Голова с очень широкой коричнева-бурой срединной полоской и сравнительно короткими полуприлегающими щетинками. 2-й основной членик и основание 1-го членика жгутика усиков рыжеватые. Переднеспинка с бурой срединной полосой. Прескутальные полосы явственные, коричнева-бурые, между внутренними — довольно широкий просвет основного фона. Плевротергиты серова-желтоватые. Мезэпистерны с длинными светлыми щетинками. Тазики серые, вертлуги желтые, бедра желтовато-коричневые с более светлыми основаниями и черно-бурыми вершинами, голени коричневые с затемненными вершинами, лапки черно-бурые. Крылья сероватые, неясственный крыловой глазок и основание вершинного радиального поля более буроватые; костальное поле темнее остальной поверхности крыльев; явственная лунка заполняет сзади основание дискоидальной ячейки. Брюшко с широкой и почти непрерывной бурой спинной полосой; боковые края тергитов широко, задние — узко белесоватые.

Гипопигий (рис. 185) шиферно-серый, с ржавыми гоностилиями и гоноплевритами. Боковые выступы IX тергита крупные, не короче тонких срединных выступов. IX тернит сзади с довольно широким белесоватым килем. Задний край гоностилей изогнут под почти прямым углом. Вершинный пальцевидный клюв гоноплевритов сравнительно короткий и почти прямой, при основании его тонкий стерженек.

Длина тела 12—12.5 мм, крыльев — 15—16 мм.

С а м к а окрашена как самец. X тергит серый, матовый, перки яйцеклада желтые. Длина тела (с яйцекладом) 15—16 мм, крыльев — 15.5—17 мм.

Л и ч и н к а темно-коричневая, анальный сегмент такого же строения, как и у личинки *P. turcica* (F.).

Для *P. subserricornis* кроме признаков, общих для группы, особенно характерны прямоугольные гоностилии самцов.

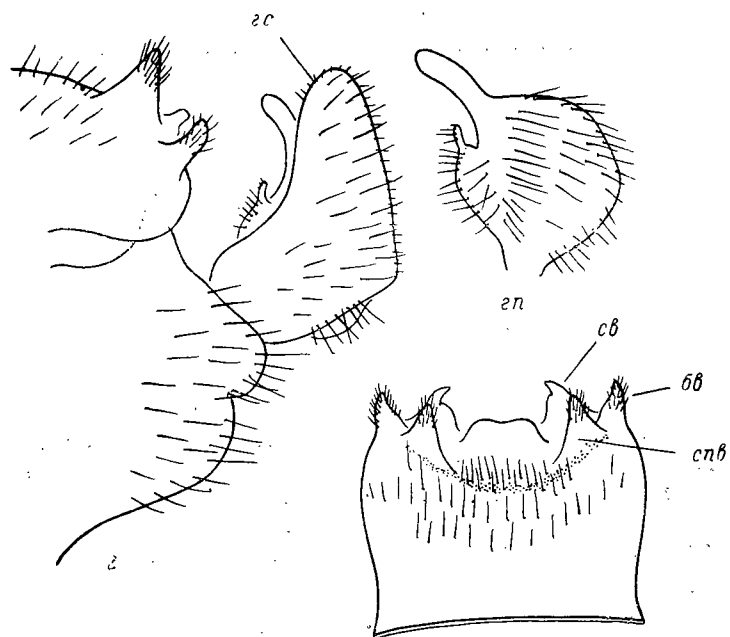


Рис. 185. Гипопигий самца *Prionocera subserricornis*. По Тьедеру.
бв, св, спв — соответственно боковой, средней и спинной выступы IX тергита.

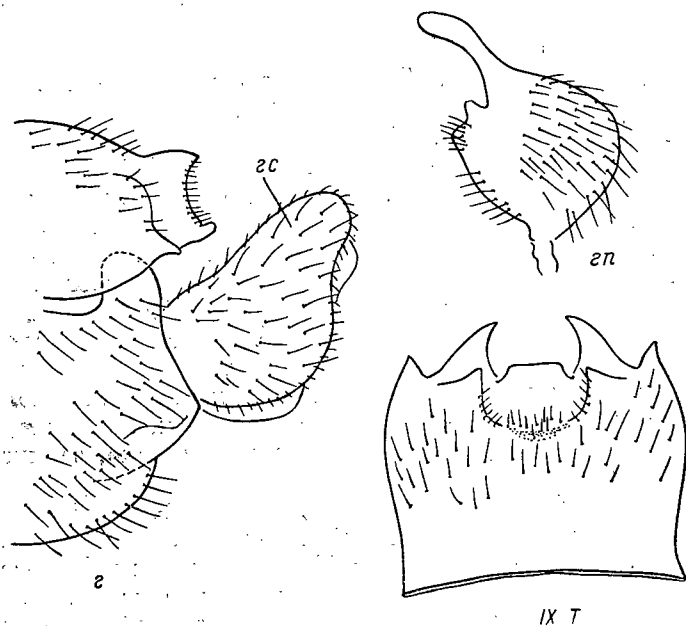


Рис. 186. Гипопигий самца *Prionocera proxima*. По Тьедеру.

Изменчивость. Рыльце снизу иногда желтоватое или коричневатое; 1-й членик жгутика усиков нередко целиком затемнен; у отдельных особей крылья бывают значительно темнее, чем обычно. В бассейне Амура встречаются особи, у которых щеки, плевротергиты и боковые края среднеспинки лимонно-желтые, а брюшко — рыжевато-коричневатое с широкой и почти непрерывной коричневой спинной полосой; строением гипопигия они не отличаются от типичных и встречаются вместе с ними, ввиду чего должны рассматриваться лишь как цветовая aberrация, не заслуживающая выделения в самостоятельный таксон.

Распространение, по-видимому, трансбореальное. В СССР: большая часть европейской территории от Поноя Мурманской обл. на севере (Mannheims, 1954a) до границ лесной и лесостепной зон в УССР на юге (Савченко, 1966a); южн. Сибирь на восток до Курильских островов. За пределами Советского Союза достоверно известен из Сев. и Центр. Европы, включая Нидерланды, северные районы ФРГ и ГДР, Польшу, центральные и северные районы Швеции, Норвегию, почти всю Финляндию (на север примерно до 70° с. ш.).

Исследованный материал. 45 ♂, 24 ♀.

РСФСР. Ленинградская обл. — Удельная 8 VI 1926 (3 ♂; Штакельберг); Комарово 25—29 VIII 1949 (2 ♂; Штакельберг). Алтайский край — в 25—30 км северо-западнее Абая 21 VI (1 ♂), верх. течение р. Коксы в 30 км северо-западнее Абая 27 VI (2 ♂); Симинский пер. 4 VIII 1964 (2 ♂; Виолович). Туvinская АССР — Туvinская котловина, оз. Чатыгай 17 VI (1 ♂); Убсунурская котловина, долина р. Орохингол 9 VII (1 ♂); Танну-Ола, пер. Хундургун, 6 VII 1963 (1 ♂; Виолович). Амурская обл. — окр. Ньенга в междуречьи рек Пера и Эргель 4—5 VI 1957 (3 ♂; Зиновьев). Сахалин — окр. Южно-Сахалинска 15 VI 1952 (1 ♂; Виолович), 21—26 VI 1953 (2 ♂, 4 ♀; Виолович); 1—5 VII 1956 (1 ♂, 1 ♀; Виолович); окр. Поронайска 18 VII 1957 (15 ♂, 14 ♀; Виолович). Курильские о-ва — Кунашир 27 VII 1955 (1 ♂; Виолович); Парамушир, окр. Сев.-Курильска 19 VII 1964 (2 ♂; Криволицкая).

Украинская ССР: Киевская обл. — окр. Киева 29 IV 1951 (1 ♂), 2 V 1958 (1 ♂), 2—3 V 1950 (3 ♂, 1 ♀), 30 V 1950 (3 ♂, 3 ♀; Савченко).

Биология. На юге ареала лёт в конце апреля—начале мая, на севере и востоке — с начала июня по конец августа. Биотопы — небольшие болотца на опушках древесных насаждений, чаще всего ольшаников. Личинки в заболоченной почве под подушками мхов и между корнями растений.

*2. *Prionocera proxima* Lask.

Lackschewitz, 1933: 135; Tjeder, 1948: 85; Coe et al., 1950: 7; Mannheims, 1951: 62; 1954a: 31; Савченко, 1966a: 161.

Самец. Очень близок к самцу предыдущего вида, от которого отличается главным образом строением частей гипопигия (рис. 186); боковые выступы IX тергита маленькие, значительно короче массивных срединных выступов; гоностили с широко закругленным задним краем (не прямоугольные, как у *P. subserricornis*); вершинный пальцевидный выступ гоноплевритов очень длинный, явственно изогнутый, при основании его небольшой тупой зубец. Усики обычно целиком черные, иногда 2-й основной членик ржавый, изредка такое же основание 1-го членика жгутика. Крылья с неясно затемненным костальным полем.

Длина тела 10.5—11.5 мм, крыльев — 11.5—13 мм.

Самка окрашена как самец и практически не отличима от самки *P. subserricornis*.

Распространение. Широко распространен в Центр. и Сев. Европе и в Сибири. В европейской части СССР достигает на севере Мурманска, Поноя и Архангельска, а на юге, по-видимому, не выходит за пределы лесной зоны; в Сибири достигает Амурской обл., Камчатки и Курильских о-вов. За пределами

Советского Союза найден в Англии (Coe et al., 1950), центр. и сев. Швеции (Tjeder, 1955), Финляндии, где почти достигает 70° с. ш., и в Австрии, в частности в Альпах (Mannheims, 1951).

Исследованный материал. 14 ♂, 8 ♀.

РСФСР: Мурманская обл. — Мурманск 3 VII 1924 (4 ♀; Капустин); Хибин, бас. оз. Вудъявр 28 VI 1934 (1 ♂), 14 VII 1935 (1 ♂, 1 ♀; Фридолин). Коми АССР — Усть-Цыльма на Печоре 3 VI 1908 (1 ♀), 11 VI 1907 (1 ♀; Журавский). Ленинградская обл. — Толмачево Лужского р-на 4 VIII 1936 (1 ♂; Штакельберг). Алтайский край — Чуйская степь 26 VI 1964 (1 ♂; Кержнер); Кош-Агач 18—22 VI 1964 (2 ♂; Нарчук). Красноярский край — Бунбуй близ Канска 26 VI 1915 (2 ♂, 1 ♀; Варакина). Якутская АССР — Якутск, устье р. Виллой 8—16 VI 1875 (2 ♂; Чекановский); Верхоянск, VI 1903 (1 ♂; Рожновский); р. Тоболах системы р. Адычи 20 VI 1927 (1 ♂; Ткаченко). Коряцкий нац. окр. — Алука 2 VII 1959 (1 ♂; Городков). Курильские о-ва — Парамушир, окр. Сев.-Курильска 16 VII 1964 (1 ♂; Криволицкая).

Биология. Лёт с мая по август включительно, главным образом в заболоченных биотопах с зарослями осоки; на Алтае обнаружен около 1750 м над ур. м.

3. *Prionocera setosa* Tjed.

Tjeder, 1948: 86; Mannheims, 1951: 63.

Самец. Близок к самцам обоих предыдущих видов, от которых отличается строением срединных выступов IX tergита, расширенных перед вершинной в виде креста (рис. 187); боковые выступы очень маленькие, зубцевидные, спинные массивнее, чем у родственных видов. Гоностили и гоноплевриты как у *P. proxima*. Усики целиком темные. Мезэпистерны опушены гуще, чем у родственных видов. Крылья с буроватым оттенком и светло-коричневым глазом; костальное поле не затемнено.

Длина крыльев около 12 мм.

Самка неизвестна.

Распространение. Сев. Швеция (Абиско).

Биология. Лёт в июле.

*4. *Prionocera abscondita* Lack.

Lackschewitz, 1933: 136; Mannheims, 1951: 63; 1954a: 31.

Самец. Маленький, мышино-серый, с такими же усиками и опушением головы, как и у самцов других видов группы. Отличается деталями окраски и строения гипопигия (рис. 188). Усики обычно целиком черные. Внутренняя пара прескутальных полос разделена спереди черной срединной линией; бока груди целиком белесовато-серые. Темная полоса на спинке брюшка неясственная, боковые края тергитов широко желтые. Ноги бурые с коричневатыми основаниями бедер. Крылья коричневатые с коричневатым глазом и очень неясственной лункой, достигающей основания дискоидальной ячейки.

Спинные выступы IX tergита не зубцевидные, как у большинства видов группы, а в виде широких тупых чешуек, как в группе «*serricornis*». Гоноплевриты удлинненные (у других видов группы более или менее дисковидные) с очень маленьким вершинным клювом в виде тонкого острия.

Длина тела около 12 мм.

Самка неизвестна.

У *P. abscondita* своеобразно сочетаются признаки ряда основных групп рода *Prionocera*. Наличием носа и общим строением IX tergита самцов он ближе всего к группе «*subsericornis*», в которую и включен, строением спинных выступов IX tergита и наличием черной срединной линии на прескутуме — к группе «*serricornis*», а строением гоноплевритов — к группе «*turcica*».

Распространение. Крайний север Европы (Финляндия, Карская тундра, Полярный Урал) и Сибири (Дудинка).

Исследованный материал. 1 ♂ неизвестного происхождения с определительной этикеткой Лакшевица.

Биология. Лёт в июле.

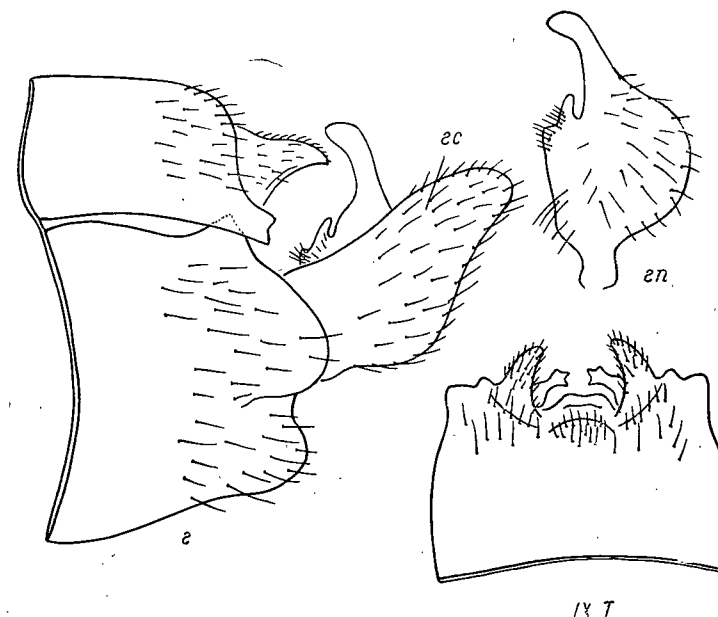


Рис. 187. Гипопигий самца *Prionocera setosa*. По Тъедеру.

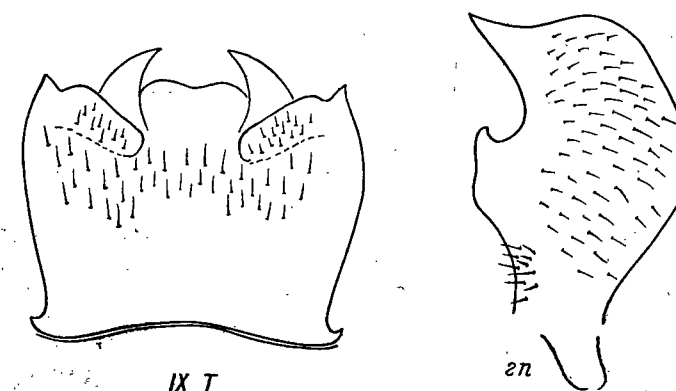


Рис. 188. Части гипопигия самца *Prionocera abscondita*. По Маннгеймсу.

5. *Prionocera absentiva* Mnnhs.

Mannheims, 1951: 64.

Самец. По Маннгеймсу, очень близок к самцу *P. abscondita*, отличается от него следующими особенностями. Крупнее; основная окраска синевато-серая, бока тергитов брюшка без светлой каемки; прескутальные полосы, из которых внутренние спереди тоже разделены черной линией, синеватые. IX tergит с более массивными и длинными боковыми выступами; вершинный клюв гоноплевритов толстый и длинный, с притупленным концом (рис. 189).

Длина тела 10—12 мм, крыльев — 12—14 мм.

Самка неизвестна.

При определении *P. absentiva* необходимо в первую очередь использовать строение гипопигия, так как в характеристике окраски этого вида в первоописании имеются противоречия. В определительной таблице видов рода *Prionocera* Lw. Маннгеймс (Mannheims, 1951) относит *P. absentiva* к числу видов с черной срединной линией на прескутуме, а в диагнозе этого вида пишет,

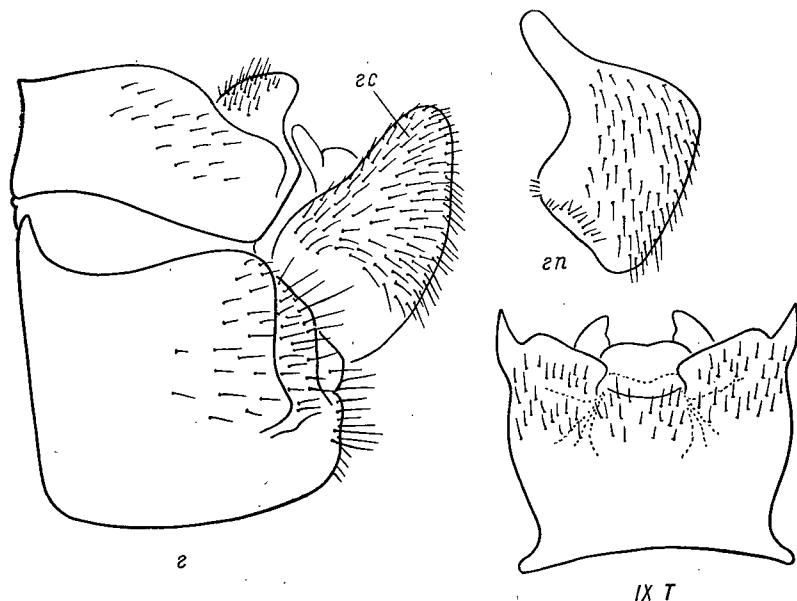


Рис. 189. Гипопигий самца *Prionocera absentiva*. По Маннгеймсу.

что внутренняя пара прескутальных полос разделена у него более светлым промежутком.

Распространение нуждается в изучении. Тип был описан из Берлина.

Группа «TURCICA»

Для группы характерны следующие основные признаки: нос явственный, жгутик усиков нерезко (♂♂) или едва заметно (♀♀) пильчатый (рис. 184, 1). Голова с обычным опушением из умеренно длинных полуприлегающих щетинок. Крыловая лунка явственная. Боковые выступы IX тергита самцов необычайно длинные, когтевидные; спинные выступы массивные, с сильно сближенными основаниями, срединные — маленькие, зубцевидные, сросшиеся основаниями; гоноплевриты удлиненные, с очень массивным зубцевидным выступом в средней части переднего края; вершина выступа слегка загнута вверх.

*6. *Prionocera turcica* (F.) (рис. 190).

Fabricius, 1781: 237 (*Tipula*); 1787: 322 (*Tipula*); Gmelin, 1792: 2814 (*Tipula*); Meigen, 1804: 74 (*Tipula*); Fabricius, 1804: 27 (*Tipula*); Mik, 1890: 153; Lundström, 1907: 7; Pierre, 1924: 24 (*Stygeropsis*); Nielsen, 1925: 113; Audcent, 1942: 5; Lackschewitz, 1933: 133; Tjeder, 1948: 81; Сое, 1950: 7; Mannheims, 1951: 60; 1954a: 31; Theowald, 1957b: 11; Савченко, 1966a: 157. — *diana* Meigen, 1818: 189 (*Tipula*); Schummel, 1833: 85 (*Tipula*); Macquart, 1834: 86 (*Tipula*); Zetterstedt, 1851: 3966 (*Tipula*); Schiner, 1864: 52 (*Tipula*); v. d. Wulp, 1877: 371 (*Tipula*); Mik, 1889: 101 (*Stygeropsis*).

Биология. Cuthbertson, 1926c: 86; Alexander, 1931a: 142; Сое, 1950: Hemmingsen, 1952: 401, 415; Nielsen et al., 1954: 36; Chiswell, 1956: 425, 433; Theowald, 1957a: 231; Brindle, 1958a: 37; 1960: 95, 99; Höchstetter, 1953: 83; Савченко, 1966a: 158; Theowald, 1967: 23, 64.

Самец. Основная окраска серая или коричневато-серая. Голова с темной срединной линией. Усики бурые, 1-й членик жгута при основании ржавый; иногда ржавый также 2-й основной членик. Среднеспинка серая, прескутальные полосы коричневато- или серовато-бурые, внутренние спереди слиты, а на большей части своего протяжения разделены довольно широким промежутком основного фона; боковые края прескутума широко желтые. Бока груди серые с желтыми плевротергитами; мезэпистерны с длинными

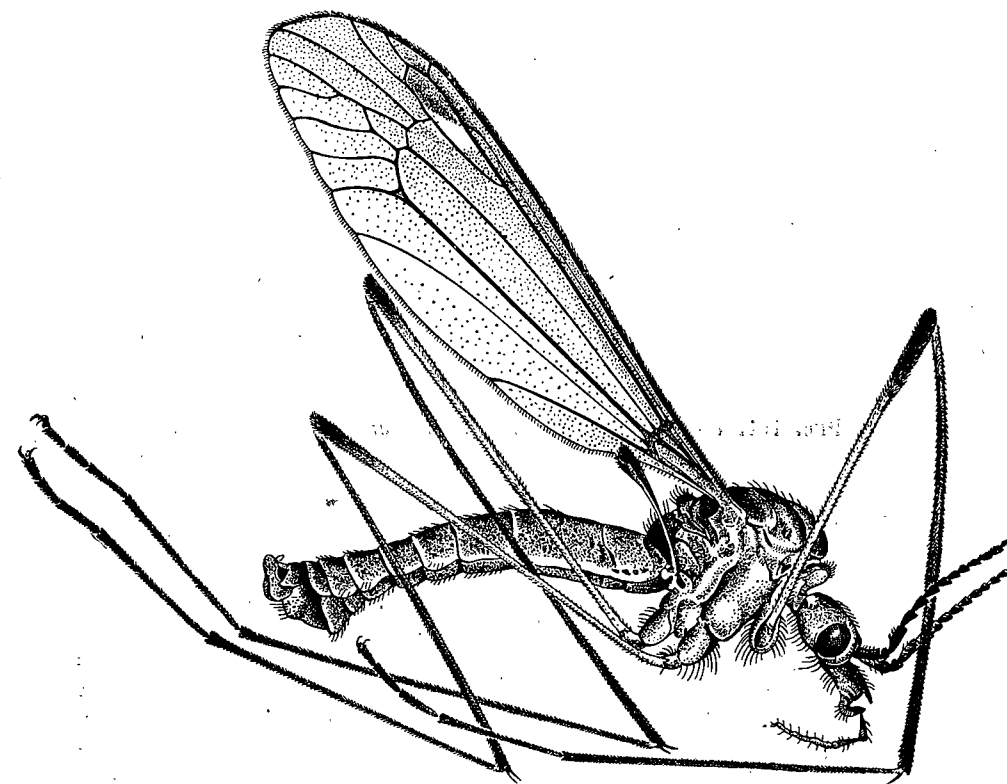


Рис. 190. Самец *Prionocera turcica*. По Маннгеймсу.

светлыми щетинками. Тазики серые, вертлуги ржавые, бедра ржавые или коричневато-желтые с контрастно коричневыми вершинами; голени в проксимальной части коричневато-желтые, в дистальной — коричневые; лапки коричневато-бурые. Крылья коричневато-серые с чуть затемненным радиальным полем и явственным коричневым глазком; хорошо выраженная лунка заполняет сзади проксимальную половину дискоидальной ячейки. Брюшко серое или коричневато-серое с широкой коричневой спинной полосой; боковые края тергитов широко, задние — узко белесовато-желтые.

Гипопигий коричневато-бурый с ржавой вершиной (рис. 191). IX тергит удлиненный с очень крупными когтевидными боковыми выступами, вершины которых загнуты внутрь; массивные спинные выступы тупо заострены на вершине. IX стернит сзади с килем. Гоностили широкие, с тупой вершиной, задний край их выше середины длины с широкой, но плоской выемкой; гоноплевриты в виде удлиненной пластинки с загнутым вперед тупым вершинным клювом; передний край их в средней части с массивным опушенным зубцом.

Длина тела 13—15 мм, крыльев — 14—15.5 мм.

Самка сходна с самцом, но крупнее его.

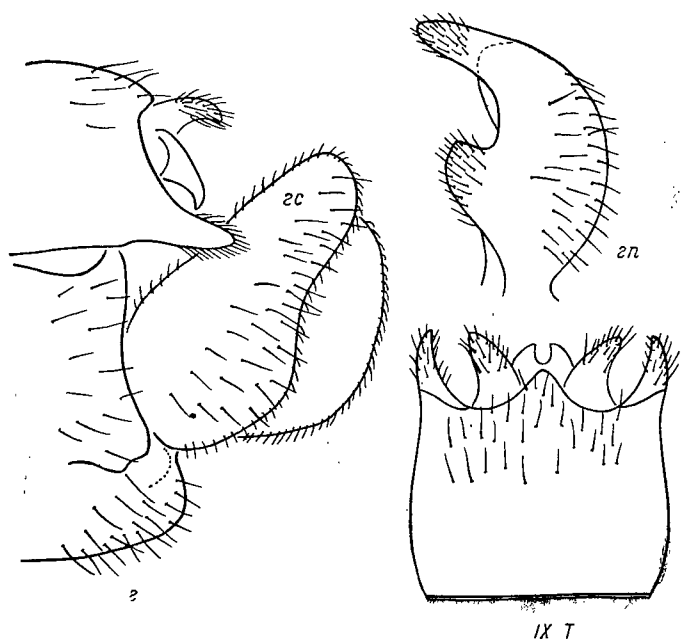


Рис. 191. Гипопигий самца *Prionocera turcica*. По Тьедеру.

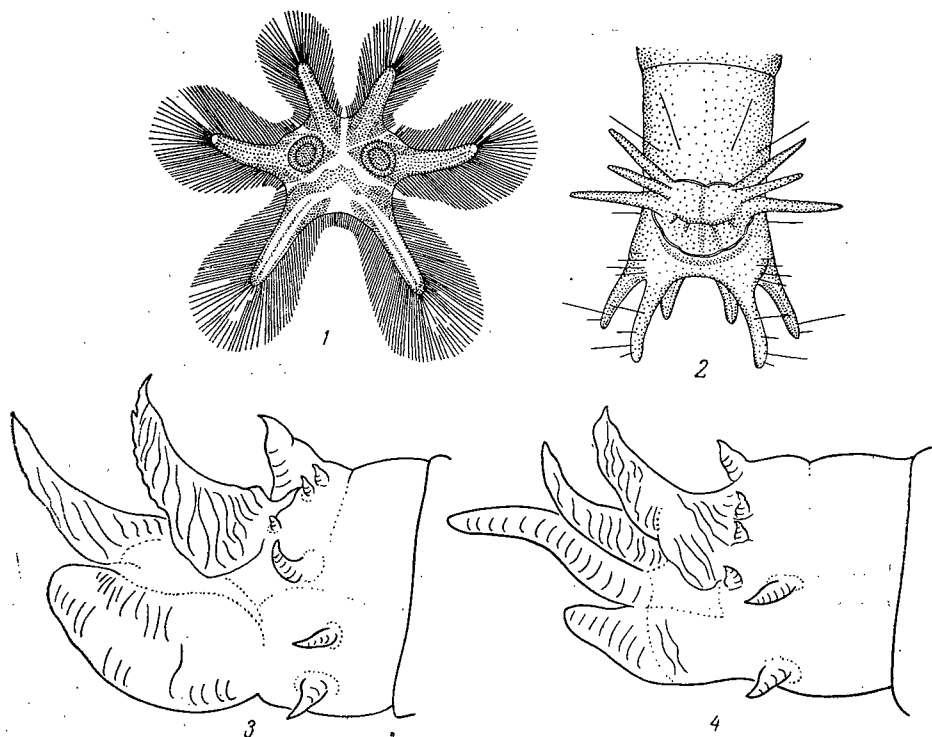


Рис. 192. *Prionocera turcica* (F.). По Чизуэллу (1, 2) и Теовальду (3, 4).

1 — стигмальное поле личинки, 2 — анальный сегмент личинки снизу, 3 — вершина брюшка куколки самца сбоку, 4 — то же самки.

Личинка обычного для рода типа, взрослая длиной около 35 мм. Спинка серая с неяркими узкими более светлыми штрихами и мазками, у отдельных особей с чуть более темной прерывистой срединной полосой. Брюшные выросты стигмального поля самые длинные, спинные — самые короткие (рис. 192, 1, 2), окраска выростов коричневая, задняя поверхность с темно-коричневыми, почти черными краевыми каемками и срединной линией; вершины спинных выростов с одной, боковых — с двумя очень короткими сенсорными щетинками, брюшных — с одной длинной щетинкой; края выростов с очень длинными ресничками. Дыхальца пестроо овалы. Подталкиватель с поперечной анальной щелью и 3 парами тонких щупальцевидных жаберных мешков; их передняя пара короче остальных.

Куколка как у *P. pubescens* (рис. 192, 3, 4).

Распространение трансбореальное. В СССР — европейская территория на север до Соловецких о-вов, Кандалакши и Белой Губы, на юг — до центральных районов лесостепи; Закавказье (?); большая часть Сибири на юг до сев. Казахстана и Тувы, на восток — до Магаданской обл. и Забайкалья. Почти вся Центр. и Сев. Европа, в том числе Франция, Бельгия, Нидерланды, Дания, ФРГ, ГДР, Австрия и Чехословакия. По Маннгеймсу (Mannheims, 1951), также Исландия и Фарерские о-ва.

Исследованный материал. 56 ♂, 73 ♀.

РСФСР: Мурманская обл. — Хибины, бас. оз. Вудъявр 28 V 1934 (1 ♀), 10 VI 1936 (1 ♀), 12 VII 1932 (2 ♂), 14 VII 1935 (1 ♂, 2 ♀), 18 VII 1934 (1 ♀), 20 VII 1934 (1 ♀; Фридолин). Карельская АССР — Сегозеро, окр. Падан 13 VI 1921 (1 ♀; Олонецк. эксп.). Архангельская обл. — Холмогорский р-н 11—16 VIII 1938 (3 ♂; Шаблювский); Соловецкие острова 28 VI 1932 (1 ♀; Кашкин). Коми АССР — Усть-Цыльма на Печоре 1 VII 1955 (1 ♂; Семенов). Ленинградская обл. — Сторожно на Ладожском оз. 13 VI 1922 (2 ♀; Соколов); Серезино 18 V 1895 (1 ♀; Бианки); Островки на Неве 18 VII 1906 (1 ♀; Якобсон); Юкки 2 VII 1928 (1 ♀), 30 VII 1933 (1 ♀), 8—13 VIII 1928 (2 ♀; Штакельберг); Толмачево 26 V 1938 (1 ♂, 1 ♀), 28 V 1934 (1 ♂), 17 VI 1935 (2 ♀), 4 VIII 1936 (1 ♂, 1 ♀; Штакельберг); Гобжипа 4 V 1934 (1 ♀; Штакельберг). Новгородская обл. — район Валдая 16 V 1908 (1 ♀; Зайцев); Торбино 25 V 1915 (2 ♀; Филиппев). Воронежская обл. — Рамонь 17 V 1951 (1 ♀; Палий). Тюменская обл. — Полярный Урал 5 VII 1909 (1 ♀; Зайцев), бас. р. Щучьей 22 VI 1913 (1 ♀; Шухов). Свердловская обл. — Уктус близ Свердловска 16 VI 1910 (1 ♀; Якобсон). Новосибирская обл. — с. Николаевка, Михайловского р-на 2 VIII 1960 (4 ♂, 2 ♀; Белая); Куйбышевка 4 V 1912 (2 ♂; Сушкин и Редикорцев). Алтайский край — Кош-Агач 24 VI 1964 (1 ♂; Нарчук). Красноярский край — оз. Шинда в верх. р. Тубы 30 VI 1955 (1 ♂; Дулькейт); окр. Красноярска 7 VI 1953 (1 ♂; Дулькейт); Бунбуй близ Канска 5 VI 1915 (1 ♀; Валдаев), 25—28 V 1915 (3 ♂; Вараксина). Тувинская АССР — Тувинская котловина 6 VI—4 VIII 1963 (15 ♂, 10 ♀; Виолович); Убсунурская котловина 5 VI—11 VIII 1963 (9 ♂, 7 ♀; Виолович). Якутская АССР — район устьев рек Вилюй и Бахалай—Як VI 1875 (1 ♂; Чебановский); Якутск 22 VI 1925 (1 ♂, 2 ♀; Бианки); Ой-Бесь у с. Павловское 30 VI 1925 (1 ♀; Бианки); среднее течение р. Лены — правый берег, Оймуракс 12 VI 1926 (1 ♀; Бианки); Хумурган-Арбын близ устья р. Алдан 29 VI 1926 (1 ♀; Бианки); Нюрба на р. Вилюй 8 VII 1927 (1 ♀; кол. Якутск. музея); 2-й Нерюктейский наслег 3 VII 1925 (1 ♀; Бианки); р. Чона в 46—48 км ниже р. Ванулапки 23—24 VI 1926 (1 ♀; Ткаченко); Верхоянск 12 VI 1913 (1 ♀; Михайлов); р. Таболах системы р. Адычи 20 VI 1927 (1 ♀; Ткаченко); Хайсардах-Адыч на р. Яне 18 V—2 VI 1885 (1 ♀; Бунге и Толь). Иркутская обл. — Абуксиха на Байкале 24 VI 1941 (1 ♀; Черновский); с. Пашки близ Иркутска 24 VI 1953 (1 ♀; Рубцов); Ярмарочное в дельте Колымы 1 VII 1905 (1 ♀; Бутурлин). Бурятская АССР — дельта р. Селенги в районе Провала 12 VII 1925 (1 ♀; Верещагин и Тихомиров). Магаданская обл. — Сеймчан 30 VI—5 VII 1966 (4 ♂, 1 ♀; Полякова). Амурская обл. — Боль-

шой Невер 22 V 1927 (1 ♀; Захаршевский); Пикан 10—16 VI 1912 (1 ♀; Архангельская).

Украинская ССР: Киевская обл. — окр. Киева 2 V 1950 (1 ♂; Савченко).

Армянская ССР: долина р. Мактали на Алагезе 16 VI 1934 (1 ♀; Тер-Минасян (определение требует проверки)).

Казахская ССР: Кокчетавская обл. — р-н Кокчетав 7 VI 1928 (1 ♀; Филиппов). Целиноградская обл. — южн. склоны Кокшетау 2 VIII 1957 (5 ♀;

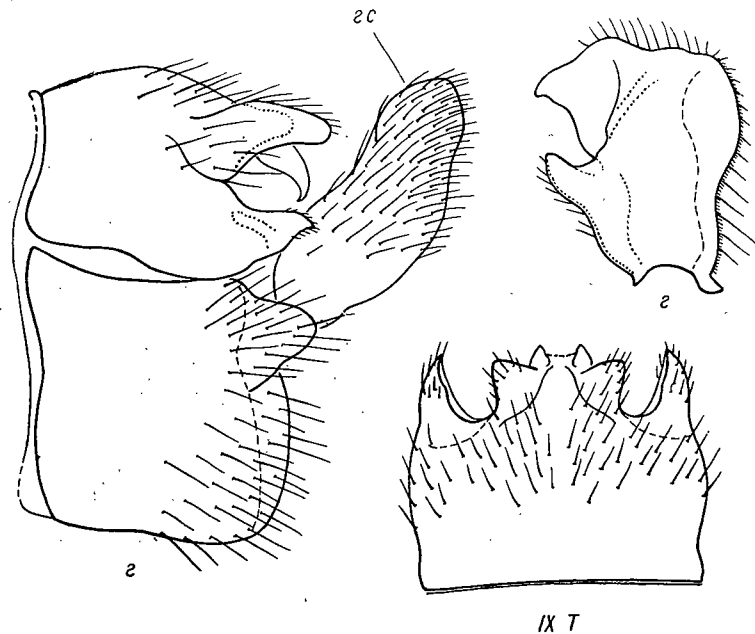


Рис. 193. Гипопигий самца *Prionocera subturcica* Sav., sp. n.

Нарчук). Карагандинская обл. — горы Кент 26 VII 1957 (1 ♂; Нарчук). Семипалатинская обл. — Малокрасноярск на р. Иртыш 27 VII 1920 (1 ♂; Верещагин).

Чехословакия: Франтишкови Лазне 9 VIII (1 ♂; кол. Ковача).

Биология. Один из наиболее обычных видов рода. Летает с мая по сентябрь, в сырых местах, главным образом на болотах и по заболоченным берегам ручьев и небольших озер, в зарослях *Carex*, *Equisetum* и других болотных растений (Tjeder, 1948). В горных районах сев. Казахстана найден на высотах порядка 1000 м, а на Алтае даже на высоте 1750 м над ур. м. Самки откладывают яйца в мокрую землю, в которой живут и развиваются личинки, питающиеся разлагающимися органическими веществами. Чизуэлл (Chiswell, 1956) находил личинок в заболоченной местности среди корней *Juncus* у берега пруда. Теовальд (Theowald, 1957) — непосредственно в воде между водяными растениями и сфагновым мхом. Ссылаясь на наблюдения Нильсена в Исландии, Теовальд указывает, что личинки *P. turcica* могут жить не только в холодной, но и в теплой воде горячих источников, температура которой достигает 32°.

*7. *Prionocera subturcica* Savtshenko, sp. n.

Самец. Отличается от самца *P. turcica* только строением гипопигия (рис. 193): IX тергит более поперечный, спинные выступы его короче, с широко закругленными вершинами, срединные далеко выступают за вершины спинных (у *turcica* — не достигают их); гоноплевриты небольшие, но очень массивные, с явственно расширенной (у *turcica* — суженной) вершиной; вершинный клюв гоноплевритов в виде небольшого острия, которое явственно

обособлено от самого склерита (у *turcica* гоноплевриты постепенно суживаются в длинный и тупой вершинный клюв); очень массивный срединный выступ круто загнут вверх.

Длина тела около 12 мм, крыльев — около 13,5 мм.

Распространение. Кольский п-ов.

Исследованный материал. 1 ♂ — голотип — из Мурманской обл. РСФСР: Хибины, бас. оз. Вудъявр 13 VI 1936 (Фридолин). Тип в кол. Зоологического института АН СССР.

Группа «PUBESCENS»

Рыльце с хорошо развитым носом; жгутик усиков резко (♂♂) или по меньшей мере явственно (♀♀) пильчатый (рис. 184, 3, 7); голова обычно с очень длинными косматыми щетинками; крыловая лунка редуцирована; IX тергит самца поперечный с редуцированными боковыми и очень крупными уплощенными спинными выступами; срединные выступы широко расставлены, вершины их загнуты внутрь; гоностили широколанцетовидные с тупыми вершинами; гоноплевриты сравнительно узкие с длинным пальцевидным вершинным клювом; их передний край над основанием с крупным опушенным бугорком.

*8. *Prionocera pubescens* Lw.

Loew, 1844: 170; ? Osten-Sacken, 1886: 182 (*Stygeropsis*); Coe et al., 1950: 7; Mannheims, 1952: 66; 1954a: 31; 1954b: 162; Theowald, 1957b: 11; Mannheims, Theowald, 1959: 24; Mannheims, Pechlaner, 1963: 6; Савченко, 1966a: 156.

Биология. ? Bertrand, 1950: 119; Theowald, 1957a: 231; 1967: 64.

Самец. Тело маленькое. Голова серая с темной срединной линией; нос маленький, но явственный. Усики целиком черные. Грудной отдел серый, прескутум иногда коричневатый-серый, плевротергиты желтоватые; прескутальные полосы коричневатые или серовато-бурые, внутренние на вершине сливаются, а на всем остальном протяжении разделены промежутком основного фона; мезэпистерны со светлыми щетинками. Тазики серые, вертлуги ржавые, бедра желтовато-коричневые с черными вершинами, голени коричневатые с затемненными вершинами, лапки бурые. Крылья дымчато-сероватые со светло-коричневым глазком и слегка затемненным костальным полем; лунка в виде двух неявных полупрозрачных участков — перед глазком и при основании дискоидальной ячейки. Брюшко темно-серое с неявной коричневой спинной полосой.

IX тергит поперечный с выпуклыми боковыми краями и едва намеченными боковыми выступами (рис. 194), срединные выступы сравнительно тонкие, когтевидные, с загнутыми внутрь вершинами; спинные выступы, рассматриваемые сбоку, тупо конические с широко закругленными вершинами, примерно одинаковой длины и ширины при основании; гоностили с очень широко закругленной вершиной; гоноплевриты с необычайно длинным вершинным клювом и очень массивным бугорком спереди над основанием; их задний край равномерно закруглен, без горбовидного выпячивания в средней части.

Длина тела 10,5—14 мм, крыльев — 12—13 мм.

Самка похожа на самца.

Личинка неизвестна. Куколка обычного для рода типа. Среднегрудные дыхательные трубочки примерно в 1,5 раза длиннее поперечника грудного отдела. Среднеспинка с сетчатой скульптурой, но без шипов по бокам. Чехлики ног достигают III сегмента брюшка. Задние края тергитов и стернитов брюшка с поперечным рядом из 9—14 маленьких шипиков, а перед ними еще с двумя группами из 2 дополнительных шипов каждая; плевры отдельных сегментов спереди с одним, а сзади с группой из трех шипиков. На вершинном

тергите брюшка позади боковых шипов еще по 3 маленьких шипика; боковые и нижние шипы массивные.

Изменчивость. У особей из Амурской обл. голова и прескутум с более редкими щетинками, чем обычно, а нос нередко сильно редуцирован. В Норвегии, по Маннгеймсу, иногда встречаются особи с более темными, чем обычно, крыльями.

Распространение. Ареал *P. pubescens* в целом сходен с таковым *P. turcica*, но простирается, по-видимому, дальше на север, достигая в Финлян-

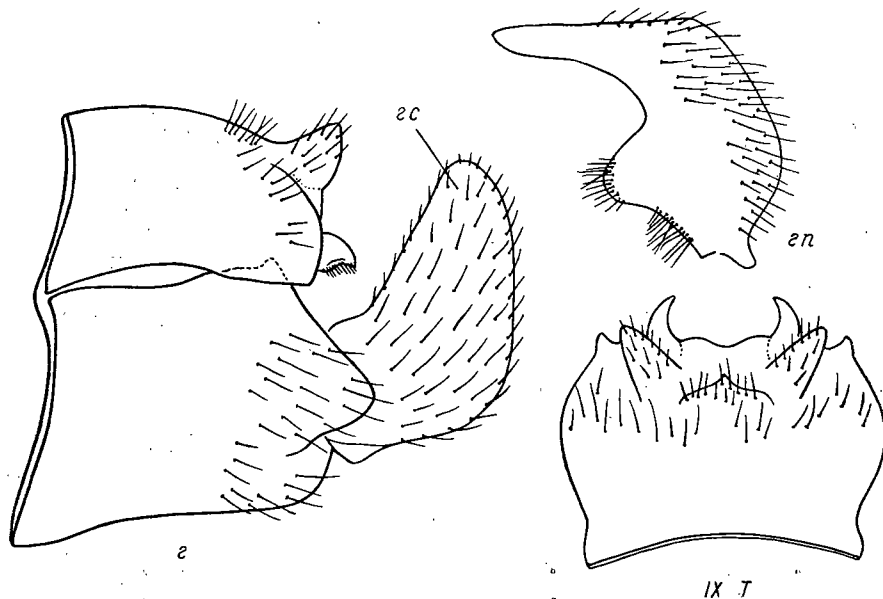


Рис. 194. Гипопигий самца *Prionocera pubescens*. По Тведеру.

дии 70° с. ш., а в Сибири — низовьев р. Индигирки. Маннгеймсом (Mannheims, 1952) указан для Альп, где этот вид достигает высот порядка 1600—1800 м над ур. м.

Исследованный материал. 15 ♂, 30 ♀.

РСФСР: Мурманская обл. — Хибинь, бас. оз. Вудъявр 7—10 VI 1936 (12 ♀), 3 VII 1932 (1 ♀), 9—12 VII 1932 (1♂, 2 ♀), 13 VII 1936 (1♀), 14 VII 1935 (1♀; Фридолин). Ленинградская обл. — Лобаново на Неве 6 V 1905 (1 ♀; Якобсон), Сестрорецк 14 V 1915 (1 ♂; Ион); Лужский р-н 2 V 1934 (1 ♂; Гильденбрандт). Новгородская обл. — район Валдая 16 V 1908 (1♀; Зайцев). Волгоградская обл. — Камышин VII 1967 (2 ♂; Беккер). Тюменская обл. — Тобольск 24 V 1925 (1♀; Самко), 23 V 1925 (1 ♀; Фридолин); Полярный Урал, Сабля 15—17 VI 1908 (7 ♀; Журавский). Якутская АССР — р. Видлой близ устья р. Чоны 2—3 VIII 1926 (1 ♂; Ткаченко); Ватаверск в долине р. Индигирки (1 ♂; Индигирск. эксп.). Иркутская обл. — Тальцы в долине р. Ангары 21 VI 1941 (1 ♂; Черновский). Бурятская АССР — Нилан-Сарам на р. Китайкин в системе р. Белой 19 V 1873 (2 ♂; Гартунг). Амурская обл. — Климовуцы в 45 км западнее Свободного 27 V 1959 (1 ♂; Борисова), 2 VI 1959 (1 ♂; Зиновьев), 17 VI 1959 (1 ♂; Кержнер); Симоново в 75 км западнее Свободного 8 VII 1959 (1 ♂; Зиновьев); междуречье М. Перы и Б. Эрделя 19 VI 1958 (1 ♂; Борисова).

Белорусская ССР: Витебская обл. — Королево 23 IV 1910 (1 ♀; Бируля). **Украинская ССР:** Черкасская обл. — Бузуков Черкасского р-на 11 V 1949 (1 ♀; Савченко).

Биология. Обычный вид, летающий с мая по август включительно в заболоченных местностях с растительностью из *Sphagnum*, *Eriophorum*, *Carex*, *Murica* и т. п.

*9. *Prionocera tjederi* Mnnhs.

Mannheims, 1952: 70; 1954a: 31. — *pubescens* Tjeder, 1948: 95 (nec Loew, 1844). — *subsericornis* Lackschewitz, 1933: 139 (nec Zetterstedt, 1851).

Самец. Очень близок к самцу *P. pubescens* и похож на него, но крупнее. Отличается более светлыми, часто почти стекловидно-прозрачными крыльями, более явственной лункой, главным же образом строением гипопигия (рис. 195): IX тергит почти параллельносторонний с едва намеченными боковыми выступами; спинные выступы, рассматриваемые сбоку, сравнительно узкие, явст-

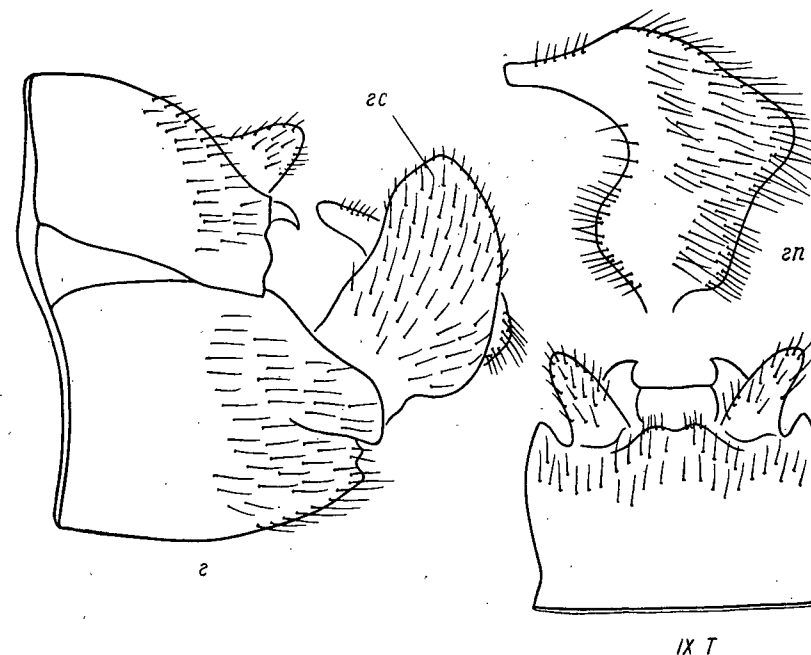


Рис. 195. Гипопигий самца *Prionocera tjederi*. По Тведеру.

венно длиннее своей ширины при основании, с чуть расширенными и скошенными внутрь вершинами; сверху они тупоконические; срединные выступы в виде коротких широких зубцов. Гоностили с тупо заостренными вершинами. Задний край гоноплевритов в средней части с характерным горбовидным выступом; бугорок над их основанием меньше, чем у *P. pubescens*.

Длина тела около 14 мм, крыльев — около 16—17 мм.

Самка сходна с самцом.

Изменчивость. У одного самца из окр. Салехарда голова со сравнительно короткими полуприлегающими щетинками, как у видов группы «*subsericornis*».

Распространение. Крайний север европейской части СССР (Хибинь) и Сибири (от Салехарда на западе до побережья Восточно-Сибирского моря на востоке); на арктических островах, по-видимому, отсутствует. Сев. Финляндия между 68 и 70° с. ш. (Mannheims, 1954a); центр. и сев. Швеция (Tjeder, 1955).

Исследованный материал. 6 ♂, 7 ♀.

РСФСР: Мурманская обл. — Хибинь, бас. оз. Вудъявр 28 VI 1934 (2 ♂), 12 VII 1932 (1 ♀), 8 VIII 1933 (1 ♂, 1 ♀; Фридолин). Тюменская обл. — Салехард 18—22 VI 1957 (1 ♂, 1 ♀; Кривошеина), 22 VI 1957 (1 ♂, Седых), 19 VII 1925 (1 ♂, 1 ♀; Фридолин). Красноярский край — сев.-вост. Таймыр, долина р.

Аму-Тариды 2—3 VII 1928 (2 ♀). Якутская АССР — нижнее течение р. Медвежьей, побережье Восточно-Сибирского моря 16 VIII 1950 (1 ♀; Непли).]

Биология. Редкий вид, летающий с конца июня до середины августа на сфагновых болотах с *Sagex* и *Eriophorum*.

Группа «SERRICORNIS»

Основные признаки группы: нос полностью редуцирован или едва намечен (исключение *P. mannheimsi* Sav., sp. n.); жгутик усиков у самцов резко, у самок явственно пильчатый (рис. 184, 4), голова обычно косматая с длинными торча-

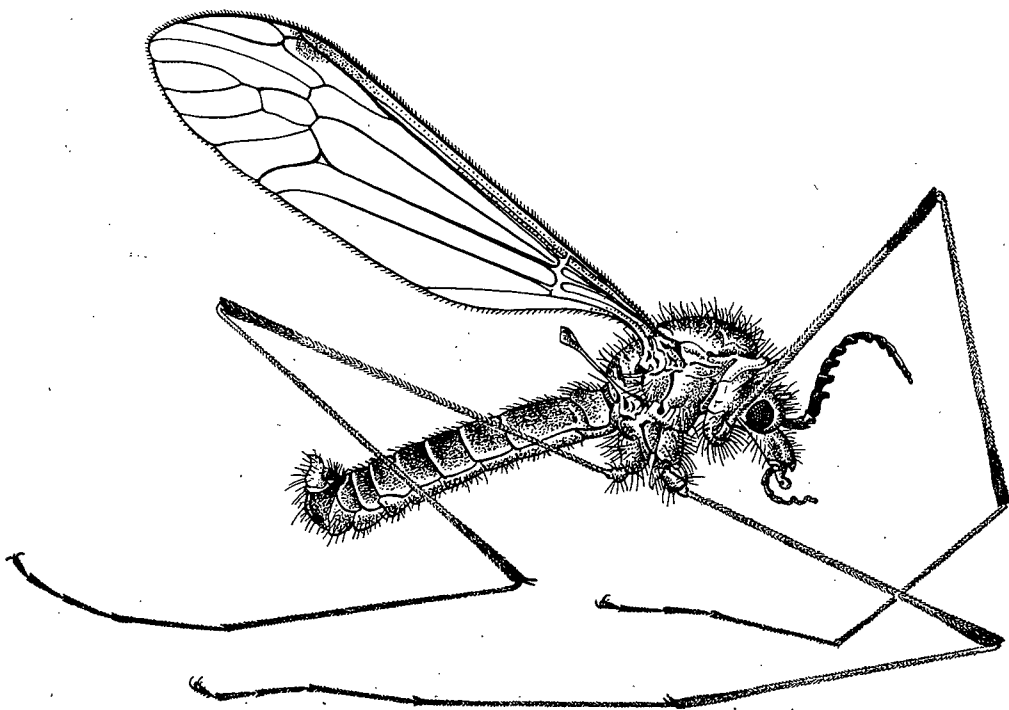


Рис. 196. Самец *Prionocera lapponica*. По Тъедеру.

щими щетинками; внутренние прескутальные полосы разделены промежутком основного фона, реже — темной срединной линией. IX тергит самцов поперечный с крупными спинными и срединными выступами, вершины последних клювовидно загнуты внутрь; гоностили широколанцетовидные с тупыми или широко закругленными вершинами; гоноплевриты сравнительно узкие с крупными часто очень длинными пальцевидными выступами на вершине; передний край гоноплевритов в средней части с крупным тупым или тупо заостренным опушенным бугорком.

Исключительно высокоширотные виды.

*10. *Prionocera lapponica* Tjed. (рис. 196).

Tjed. 1948: 93; Mannheims, 1952: 66. — *serricornis* Lackschewitz, 1933: 138 (nec Zetterstedt, 1838) (частично). — *lackschewitzi* Mannheims, 1952: 71; 1954b: 162.

Самец. Основная окраска серая. Голова с темной срединной линией. Усики черные, 1-й членик жгутика при основании коричневатый. Грудной отдел серый, прескутальные полосы серовато-коричневые, явственные, внутренние

сильно сближены и разделены лишь очень узким промежутком основного фона. Плевротергиты (в отличие от *P. serricornis*) обычно серые, очень редко желтоватые. Тазики серые, вертлуги ржавые, бедра желтовато-коричневые с узко затемненными вершинами, голени коричневые с черными вершинами, лапки бурые. Крылья чуть коричневатые со светло-коричневым глазком и узкой неясственной лункой, которая сзади заходит в основание дискоидальной ячейки; костальное поле не затемнено. Брюшко серое с неясственной коричневой спинной полосой; боковые края тергитов широко, задние — узко белесовато-желтые.

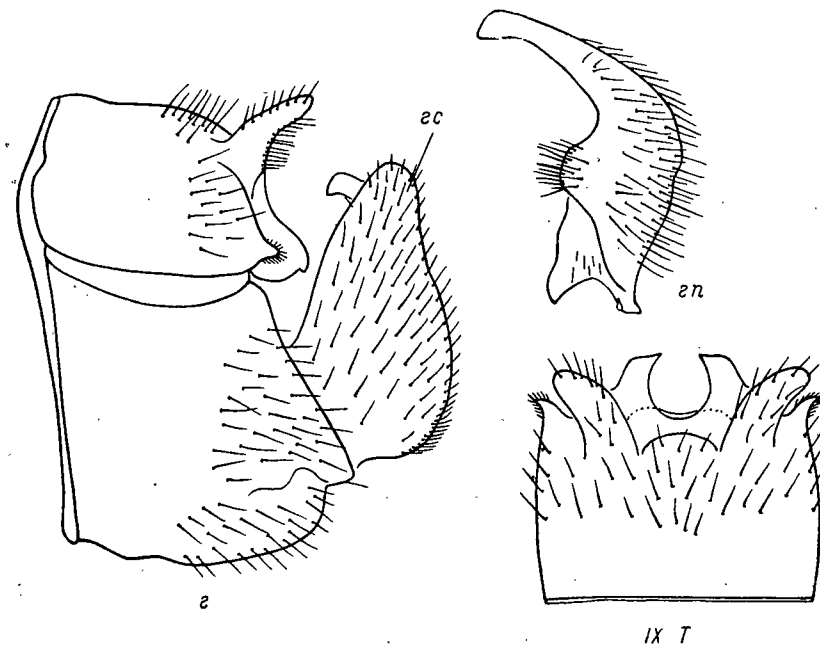


Рис. 197. Гипопигий самца *Prionocera lapponica*. По Тъедеру.

IX тергит поперечный с маленькими заостренными боковыми выступами, которые направлены вершинами наружу (рис. 197); срединные выступы широкие, выемка между ними почти округлая; спинные выступы, рассматриваемые сверху, тупоконические, рассматриваемые сбоку — имеют вид удлиненных пластинок, расширенные вершины которых вытянуты наружу; длина спинных выростов явственно больше их ширины при основании. IX стернит сзади без киля; гоностили очень широкие, резко суженные к тупой вершине; гоноплевриты сравнительно узкие с очень длинным вершинным выступом, последний на конце слегка расширен и косо срезан; выступ в средней части переднего края гоноплевритов прямо усечен.

Длина тела 12—14.5 мм, крыльев — 12—17 мм.

Самка похожа на самца, отличается от самок родственных видов серыми плевротергитами.

Длина тела (с яйцекладом) около 14.5 мм, крыльев — около 16 мм.

Изменчивость. Наряду с типичными в популяциях *P. lapponica* нередко встречаются особи, у которых просвет между внутренними прескутальными полосами настолько затемнен, что приобретает вид темной срединной линии. В коллекции ЗИН АН СССР такие особи несут определительные этикетки П. Лакшевица «*Prionocera serricornis* Ztt.», на которого внешне они очень похожи. Кроме окраски прескутума, у самцов *P. lapponica* сильно варьирует также строение IX тергита, спинные выступы которого нередко имеют более прямоугольную форму, чем обычно, и направлены вершиной не наружу, а скорее назад, как у *P. recta* Tjed. Не исключено, что особи с таким IX тергитом

представляют собою гибридные формы между *P. lapponica* и *P. recta* или же являются лишь крайними членами вариационного ряда одного полиморфного вида, в качестве различных форм которого, возможно, следует рассматривать *P. lapponica* и *P. recta*.

Как показало исследование определенных Лакшевицем материалов, хранящихся в коллекции ЗИН АН СССР в Ленинграде, этот автор принимал *P. lapponica* за *P. serricornis*. За исключением двух самцов других видов (*P. ringdahli* Tjed., *P. mannhemsi* Sav., sr. n.), все имеющиеся там экземпляры с этикеткой Лакшевица «*Prionocera serricornis* Ztt.» являются типичными *P. lapponica*. Рисунок IX тергита и особенно гоноплеврита самца, которым Лакшевиц снабдил опубликованное им переописание «*P. serricornis* Ztt.» (Lackschewitz, 1933), также подтверждает, что он имел дело фактически с *P. lapponica* Tjed. Небольшие отклонения в строении IX тергита, имеющиеся на рисунке Лакшевица, вполне укладываются в рамки индивидуальной изменчивости *P. lapponica*, а кроме того, могли быть обусловлены и деформацией склерита при изготовлении из него постоянного микроскопического препарата. Поэтому имеются все основания считать, что *P. serricornis* Lack. (nec Zetterstedt, 1838) является синонимом *P. lapponica*.

В синонимы к *P. lapponica* должно быть отнесено и название *P. lackschewitzi* Mnshs., которое Маннгеймс (Mannheims, 1952) предложил заочно для *P. serricornis* Lack., предполагая, на основании рисунка Лакшевица, что это какой-то новый, еще неописанный вид рода *Prionocera*, отличающийся от *P. lapponica* незначительными особенностями в строении IX тергита (не имеющими, как было отмечено выше, сколько-нибудь существенного таксономического значения).

Распространение. Типично арктический вид, распространенный на крайнем севере Евразии от сев. Швеции (Tjeder, 1955) и сев. Финляндии (Mannheims, 1952) до сев.-вост. Якутии и Камчатки (Lackschewitz, 1933); кроме материка встречается также на ряде арктических островов, включая Новую Землю, Диксон, Новосибирские и Врангеля. По-видимому, не идет на юг дальше 68—69° с. ш., но обнаружен в последнее время также на высокогорьях южн. Сибири.

Исследованный материал. 23 ♂, 45 ♀.

РСФСР. Мурманская обл. — Дальние Зеленцы Териберского р-на 26 VI 1952 (1 ♀; Рогочая); Мурманск 1—20 VI 1904 (1 ♀; Бируля); Александровск 14 VI 1914 (1 ♂; Филиппов). Архангельская обл. — Карская тундра 19 VII 1909 (1 ♂; Зайцев). Новая Земля — Белужья Губа 5 VII 1904 (1 ♀; Соколовский); Новоземельская тундра 3—4 VI 1933 (1 ♀; Аренс); Маточкин Шар 10 VII 1925 (3 ♂, 1 ♀; Вакуленко); Вайгач, Болванский нос 25 VII 1957 (2 ♀; Чернов). Тюменская обл. — Полярный Урал 5 VI 1909 (2 ♀), 27 VI 1909 (1 ♂), 5 VII 1909 (1 ♂; Зайцев); Салехард 15 VII 1925 (1 ♀; Городков). Гыданский п-ов, сев.-зап. берег оз. Хассейнто 23 VI 1927 (1 ♀; Наумов); слияние р. Ямбу-се и Гыды 27 VI 1927 (1 ♀), 6 VII 1927 (1 ♀; Наумов). Алтайский край — перевал Чихачева 27 VII 1965 (1 ♂; Нарчук). Красноярский край — о-в Диксон 29—31 VII 1948 (1 ♂, 3 ♀; Короткевич); о-в Котельный 10—25 VI 1901 (1 ♀), 30 VI 1901 (1 ♀; Волосевич), 11 VII 1904 (1 ♂, 2 ♀; Волосевич), 21 VII 1948 (1 ♂; Сдобников); зап. Таймыр, р. Лидия 10 VII 1901 (2 ♀; Бируля), 4—20 VII 1901 (1 ♀), 28 VII 1901 (1 ♀; Бируля); зап. Таймыр, мыс Вильда 20, 23, 30 VI 1915 (1 ♂, 5 ♀; Мизин, Тржелецкий); юго-зап. Таймыр, залив Дика 20 VI 1915 (1 ♀; Старокадомский), 21 VI—4 VII 1915 (1 ♂; Старокадомский); Таймыр 20 VI—12 VII 1901 (1 ♂; Бируля); Дудинка в низовьях Енисея конец V—начало VI 1907 (1 ♀; Толстова), 25 VII 1907 (1 ♀; Толстова); нижнее течение рек Котуй и Хатанги 17 VIII 1933 (1 ♀; Яковлев); оз. Ессей в верховьях р. Хатанги 17 V 1905 (1 ♀; Толмачев); Хатангский залив близ устья р. Большая Балашня 13 VII 1933 (1 ♂; Яковлев); о-в Коренной в Хатангском заливе 15—16 VII 1933 (1 ♂; Яковлев); Новосибирские о-ва — Ляхов 19—27 VI 1886 (1 ♂; Бунге), 1—22 VII 1886 (1 ♂, 1 ♀; Бунге), 5 VIII 1929 (1 ♀; Смехов). Якутская АССР — Верхоянск 15 VI 1913 (1 ♀; Михайлов); Ченики в 50 км ниже Верхоянска по р. Яне 1—2 VI 1927 (2 ♀); Кен-Юрах

в верховьях р. Яны 3—8 VI 1927 (2 ♀; Ткаченко); верховья р. Нельгахе 15 VIII 1927 (2 ♀; Ткаченко); низовья р. Индигирки 27 VI 1930 (1 ♂; Индигирск. эксп.); Верхнеколымск — Нижнеколымск 30 VI 1891 (1 ♀; Черский). О-в Врангеля — бухта Роджерса 27 VI 1939 (1 ♂; Портенко), 1 VII 1939 (1 ♂, 1 ♀; Портенко).

Биология. Лёт с мая по середину августа, биотопы — заболоченные участки моховой тундры. Местами встречается в массе.

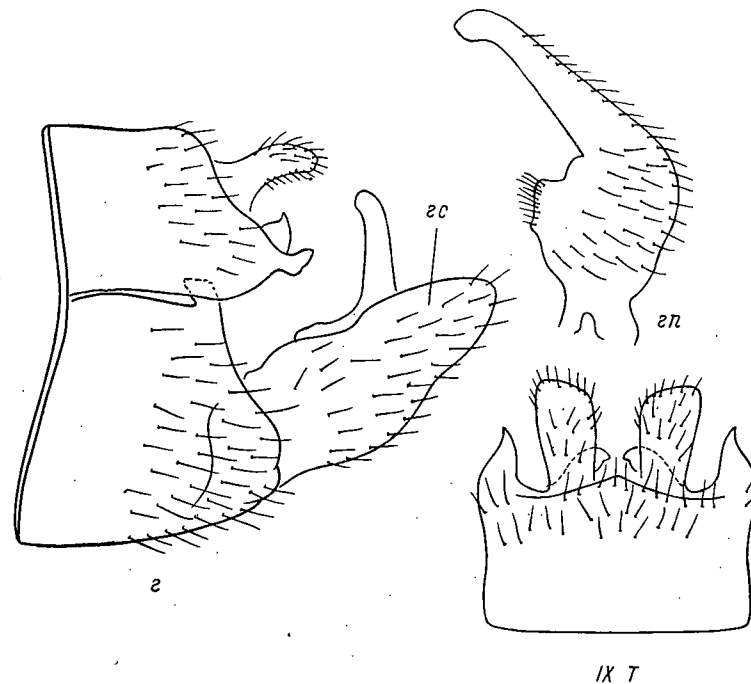


Рис. 198. Гипопигий самца *Prionocera recta*. По Тъедеру.

*11. *Prionocera recta* Tjed.

Tjeder, 1948: 92; Mannheims, 1952: 65.

Самец. Очень близок к самцу предыдущего вида. Отличается от него главным образом строением спинных выступов IX тергита (рис. 198), которые имеют вид удлинено-прямоугольных, сравнительно узких, слегка загнутых вниз пластинок с чуть скошенными внутрь тупыми вершинами; срединные выступы, рассматриваемые сверху, клювовидные, более стройные, чем у *P. lapponica*, в профиль — широкие; боковые выступы довольно длинные, вершины их при рассматривании сверху слегка вывернуты наружу, а при рассматривании сбоку — слегка загнуты вверх; нижняя поверхность боковых выступов перед вершиной с тупым бугорком; гоноплевриты с широко закругленным верхним клювом; гоностили уже, чем у *P. lapponica*. Внутренние прескутальные полосы явно разделены просветом основного фона.

Длина тела и крыльев около 14 мм.

Самка неизвестна.

Различия между *P. recta* и *P. lapponica* настолько незначительные, что после более детального изучения этих двух видов в географическом разрезе, возможно, окажется целесообразным объединить их.

Распространение. Север Европы, включая в СССР Мурманскую обл. (Поной) и Югорский п-ов, а за пределами Советского Союза — север Финляндии (Устьюкки (Mannheims, 1952)), Швецию и Норвегию (Tjeder, 1955).

Исследованный материал. 2 ♂.

РСФСР. Архангельская обл. — Югорский п-ов в 50 км к югу от пролива 26 VI 1957 (1 ♂; Чернов); побережье пролива 15 VII 1957 (1 ♂; Чернов).

Б и о л о г и я. Лёт с конца июня до второй половины июля в моховой тундре.

*12. *Prionocera mannheimsi* Savtshenko, sp. n.

— *serricornis* Lackschewitz, 1933:138 (nec Zetterstedt, 1838) (частично).

С а м е ц. Голова серая с черной срединной линией, темя и виски ржаво-бурые, орбиты узко серые; рыльце коричневое с серой спинкой и едва намеченным бугорковидным носом. Жгутик усиков явственно, но не резко пильчатый; 1-й основной членик усиков серый, 2-й и 1-й членики жгутика, кроме бурой вершины, рыжеватые, остальные членики бурые. Опушение головы неясственное. Переднегрудь бурая, бока ее и нижняя часть проплевров более серые. Прескутум ржаво-бурый с бурыми продольными полосами, из которых внутренние разделены очень широкой светло- или синевато-серой полосой, пересекающей сзади скутум и распространяющейся на большую часть поверхности скутеллума и постскутума; при рассматривании среднеспинки сверху видна нерезко выраженная черная линия, которая тянется вдоль середины светлой медиальной полосы от переднего края до вершины прескутума. Бока груди, включая мeroны и тазики, светло- или синевато-серые, только плевротергиты коричневатые. Вертлуги, бедра и голени рыжегато-коричневатые, вершины бедер более коричневые, лашки коричневые. Крылья сравнительно узкие, с резким рыжегато-буроватым оттенком, глазок неясственный; достаточно хорошо выраженная лунка едва заходит сзади в основание дискоидальной ячейки. Жужжальца рыжегато-буроватые с бурыми основаниями стебелька и булавой. Брюшко серое с рыжегато-бурой спинной полосой и более светлыми желтоватыми боковыми краями тергитов.

Придатки гипопигия рыжегато-коричневые. Гоностили и гоноплевриты как у *P. lapponica*, вершинный клюв последних слегка изогнут. Боковые выступы IX тергита маленькие, зубцевидные, срединные — когтевидные (как у *lapponica*), спинные — удлинённые (примерно как у *recta*, но короче), со слегка расширенными и закругленными вершинами, направленными вверх.

Длина тела около 14 мм, крыльев — около 13 мм.

С а м к а неизвестна.

И з м е н ч и в о с т ь. Наряду с особями, у которых нос редуцирован до степени небольшого бугорка, в тех же популяциях (мыс Хорго) встречаются и особи с хорошо развитым носом.

Характерной ржаво-бурой окраской прескутума и широкой светло-серой медиальной полосой на среднеспинке *P. mannheimsi* наглядно отличается от всех других известных палеарктических видов рода. Тенденция к редукции носа и строение гоноплевритов самцов сближает его с *P. lapponica* и *P. recta*, в связи с чем он и включен в группу «*serricornis*», а нерезко пильчатый жгутик усиков и сравнительно слабое опушение головы и грудного отдела — с видами группы «*subserricornis*».

Если бы в коллекции ЗИН АН СССР не было нескольких экземпляров *P. mannheimsi* из двух географически разобщенных пунктов, его можно было бы считать гибридной формой одного из видов группы «*subserricornis*» с *P. lapponica*.

Хранящийся в ЗИН АН СССР экземпляр *P. mannheimsi* с Полярного Урала несет определительную этикетку Лакшевица «*Prionocera serricornis*».

Р а с п р о с т р а н е н и е. Западный сектор Арктики.

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. 4 ♂.

РСФСР: Полярный Урал 5 VII 1909 (1 ♂, голотип; Зайцев); мыс Хорго, побережье Анабарского залива у выхода дельты р. Анабара в море Лаптевых 27 VI 1959 (3 ♂; Чернов).

Б и о л о г и я. Лёт в конце июня — начале июля, обитает в моховой тундре.

*13. *Prionocera ringdahli* Tjed.

Tjeder, 1948:90; Mannheims, 1952:65; Theowald, 1956:223. — *serricornis* Lackschewitz, 1933:138 (nec Zetterstedt, 1838) (частично).

С а м е ц. Внешне похож на самцов *P. lapponica* и *P. recta*, отличается от них деталями строения гипопигия (рис. 199). Боковые выступы IX тергита в виде небольших тупых зубцов, спинные выступы удлиненно-прямоугольные (как у *P. recta*), но сравнительно небольшие с почти прямо срезанными и скошенными внутрь вершинами; при рассматривании сбоку видно, что спинные выступы

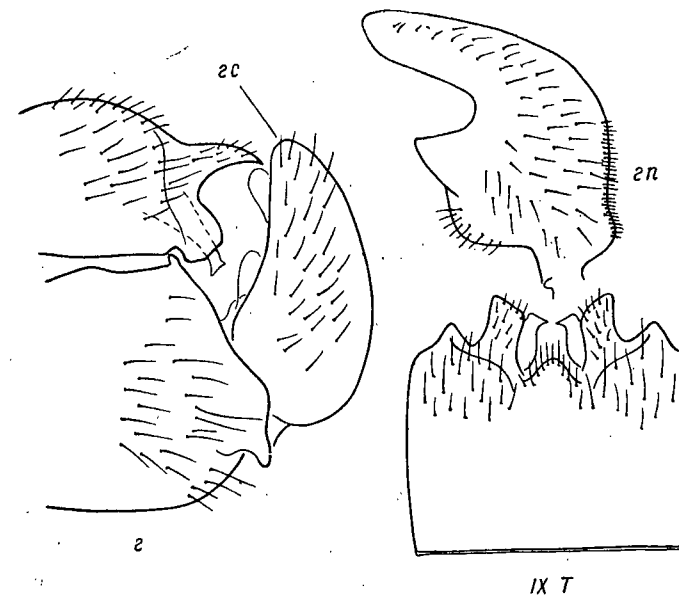


Рис. 199. Гипопигий самца *Prionocera ringdahli*. По Тъедеру.

к вершине расширены, но слабее, чем у *P. lapponica*; срединные выступы клювовидные, просвет между ними удлиненный (а не округлый как у *P. lapponica*). Гоноплевриты с более коротким и массивным вершинным клювом, чем у близких видов; их передний край над основанием с двумя массивными выступами, из которых нижний округлый, опушенный, а верхний — зубцевидный. Внутренние прескутальные полосы явственно разделены просветом основного фона.

Длина тела 12—14,5 мм, крыльев — 14,5—15 мм.

С а м к а неизвестна.

И з м е н ч и в о с т ь. Более или менее стабильный признак *P. ringdahli*, по которому его можно безошибочно отличить от большинства близких видов, — сравнительно короткий и широкий вершинный клюв гоноплевритов самцов. Остальные признаки сильно варьируют, часто даже в пределах одной популяции. Судя по материалам ЗИН АН СССР, у отдельных особей *P. ringdahli* жгутик усиков иногда очень неясственно пильчатый (Салехард, Тарбагатай), 1-й членик жгутика усиков не черный, а чуть рыжеватый (Верхоянск), внутренние прескутальные полосы разделены не серым просветом, а черной медиальной линией (Апука), спинные выросты IX тергита более короткие и широкие, чем обычно, примерно как у *P. serricornis* (Апука), а гоноплевриты без характерного для этой группы опушенного бугорка над основанием переднего края (Апука). Теовальдом (Theowald, 1956) описан самец *P. ringdahli* из Шведской Лапландии, у которого внутренний край вершинного выступа гоноплевритов вооружен при основании маленьким зубчиком.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Высокоширотный вид, распространенный от северной Фенноскандии на западе (Mannheims, 1952) до Верхоянска и северных

островов Курильской гряды на востоке; обнаружен также на высокогорьях (около 2000 м над ур. м.) сев. Казахстана.

Исследованный материал. 16 ♂.

РСФСР: Тюменская обл. — Полярный Урал, ст. Сайда 22 VI 1964 (1 ♂; Седых), 5 VII 1965 (1 ♂; Седых); окр. Салехарда 20 XI 1967 (1 ♂; Кривошеина). Якутская АССР — Томтор, наслег Дунгалах 2 VI 1928 (1 ♂; Никифоров); Прианская тундра между реками Яной и Леной 12 VI 1902 (1 ♂; Бруснев); Верхоянск 15 VI 1913 (1 ♂; Михайлов); верховья р. Нельгехе 15 VIII 1927 (1 ♂; Ткаченко). Коряцкий нац. окр. — окр. Апуки 2 VII 1959 (6 ♂; Городков). Курильские о-ва — Парамушир, сев.-западнее Северо-Курильска 19 VII 1964 (1 ♂; Купянская), 27 VII 1964 (1 ♂; Криволуцкая).

Казахская ССР: Семипалатинская обл. — хр. Тарбагатай 29 V 1957 (1 ♂; Грунин).

Биология. Лёт с начала июля по середину августа. Стации обитания: на севере ареала — моховая тундра, на юге — заболоченные ольшаники (Парамушир). Везде, по-видимому, редок.

*14. *Prionocera serricornis* (Ztt.).

Zetterstedt, 1838: 844 (*Tipula*); 1851: 3969 (*Tipula*); ? Wallengren, 1882: 18 (*Tipula*); Holmgren, 1883: 187 (*Tipula*); ? Mik, 1889: 102 (*Stygeropsis*); Tjeder, 1948: 88; Mannheims, 1951: 64; 1954a: 31; 1954b: 162. — *anceps* Lackschewitz, 1933: 141.

Самец. Голова коричневато-серая, затемненная медиально; рыльце коричневато-серое. Усики целиком бурые, реже основание 1-го членика жгутика рыжеватое. Среднегрудь коричневато-серая с желтыми плевротергитами; прескутум с 4 темными продольными полосами, из которых внутренние слиты и разделены лишь черной срединной линией, тянущейся назад до вершины прескутума. Тазики серые, бедра коричневато-желтые с затемненными вершинами; голени желтовато-коричневые с темными вершинами, лапки бурые. Крылья коричневато-серые со светло-коричневым глазком и очень неясственной узкой лункой, заходящей сзади в основание дискоидальной ячейки. Брюшко коричневато- или темно-серое, обычно с явственной темной спинной полосой; боковые края тергитов широко белесовато-желтые.

IX тергит поперечный с выпуклыми боковыми краями (рис. 200); задний край его в середине с очень крупной, характерной для этого вида выемкой; боковые выступы тергита в виде маленьких зубчиков, или вовсе редуцированы, срединные — широкие с прямо срезанными вершинами, слегка вытянутыми внутрь; косо поставленные спинные выступы широкотреугольные, с тупыми вершинами (при рассматривании сбоку — узкопрямоугольные, значительно короче своей ширины при основании). Гоностили очень крупные, с широкими тупыми вершинами. Гonoплевриты похожи на таковые *P. ringdahli*, но задний край их более прямой, вершинный клюв сильнее сужен на конце, а передний край над основанием лишь с одним тупым опушенным бугорком.

Длина тела 11—14,5 мм, крыльев — 12—13,5 мм.

Самка похожа на самца.

Длина тела (с яйцекладом) около 13,5 мм, крыльев — 12—13,5 мм.

Распространение. Арктический вид; ареал ограничен с запада северными районами Фенноскандии, а с востока — северо-восточными районами Якутской АССР; найден также на Новой Земле. Южная граница ареала нуждается в уточнении; в европейской части СССР она, возможно, доходит до Ленинградской обл., откуда имеется одна ♀, принадлежащая, по-видимому, к этому виду (Удельная 2 V 1930; Штакельберг, 1951), а в Сибири — до Новосибирской обл.

Исследованный материал. 9 ♂, 6 ♀.

РСФСР: Мурманская обл. — Хибины, бас. оз. Вудъявр 22 VI 1935 (1 ♀; Фридолин). Архангельская обл. — Югорский п-ов, Белый Нос 6 VII 1957

(1 ♂); в 50 км к югу от пролива, 26 VI 1957 (1 ♂, 1 ♀); Хабарово 10 VII 1967 (1 ♂, 1 ♀; Чернов). Новая Земля — Новоземельская тундра 3—4 VI 1933 (1 ♂; Аренс). Тюменская обл. — окр. Тобольска 22 V 1922 (1 ♂; Фридолин). Новосибирская обл. — Куйбышевка 4 V 1912 (1 ♂; Сушкин и Редикорцев). Якутская АССР — Алазая на северо-востоке республики 2 14 VI 1905 (1 ♂, 2 ♀; Рожновский); Сергилей близ Якутска 3 VI 1928 (2 ♂, 1 ♀; кол. Якутск. музея).

Биология. В мае и июне в моховой тундре, обычно единично.

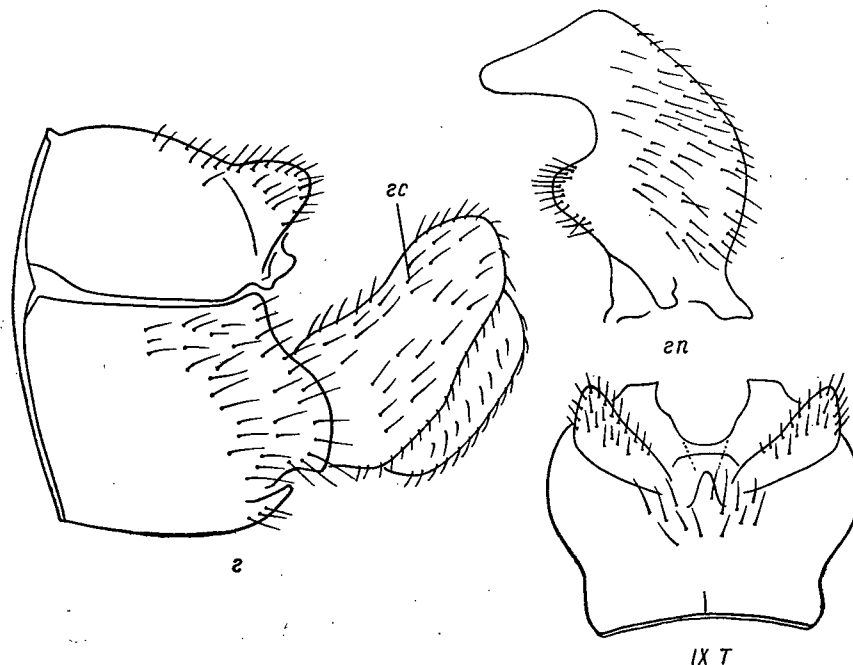


Рис. 200. Гипопигий самца *Prionocera serricornis*. По Тъедеру.

15. *Prionocera gracilistyla* Al.

Alexander, 1956a: 123.

Самец. Голова сверху темно-серая с явственной темной срединной линией и длинным светлым опушением. Шупики и усики черные, последние явственно пильчатые. Грудь, кроме желтовато-коричневой дорсоплевральной перепонки, темно-серая; прескутальные полосы более темные, свинцово-серые, слитые внутренние разделены спереди темной срединной линией. Тазики и вертлуги темно-серые, бедра и голени коричневато-желтые, первые с узко, вторые — с широко затемненными вершинами; лапки черные. Крылья одноцветные, полупрозрачные, с желтовато-коричневыми Sc и глазком; при основании вершинного радиального поля более или менее явственный затемненный мазок. Брюшко сверху темно-серое с широкой непрерывной коричневой спинной полосой, заканчивающейся на VII тергите; боковые края тергитов широко, задние — очень узко желтоватые.

Гипопигий с ржавыми придатками. Спинные выступы IX тергита сравнительно маленькие, чуть расширенные наружу и вытянутые внутрь; боковые выступы стройные. Гоностили с очень широким основанием и тупой вершиной. Гonoплевриты необычайно стройные с тонким вершинным клювом.

Длина тела 11—13 мм, крыльев — 13—15 мм.

Самка сходна с самцом. Усики пильчатые, 2-й основной членик и большая часть 1-го членика жгутика явственно желтоватые.

Длина тела (? с яйцекладом) 15—21 мм, крыльев — 15—19 мм.

Описание *P. gracilistyla* дано по Александеру; автору этот вид в природе не известен. От других видов группы (*P. lapponica*, *P. serricornis*) он отличается главным образом строением придатков гипопигия, которое в первоописании охарактеризовано, однако, недостаточно полно, что затрудняет идентификацию этого вида.

Распространение. Аляска (мыс Барроу).

Биология. Лёт в июле—августе.

СМЕШАННАЯ ГРУППА

Включает три вида, систематическое положение которых из-за их недостаточной изученности не может быть точно определено.

16. *Prionocera serrenicola* Al.

Alexander, 1945: 230.

Самец. Голова темно-серая, темя сзади более коричневое; рыльце с явственным носом. Усики черные, 2-й основной членик и проксимальная половина 1-го членика жгутика рыжеватые; жгутик довольно явственно пильчатый. Грудной отдел серый, прескутальные полосы темно-коричневые, внутренние явственно разделены светлым промежутком; задние склериты среднеспинки с темной срединной линией. Плевротергиты желтые. Тазики серые, вертлуги желтые; бедра и голени с узко, но явственно зачерненными вершинами; лапки черные. Крылья светлые, полупрозрачные, глазок и каемки на вершинных поперечных жилках темно-коричневые; лунка явственная. Брюшко темно-серое с более темно-коричневой спинной полосой; боковые края тергитов, как обычно, широко желтые.

IX тергит узкий, с редуцированными боковыми выступами; спинные выступы на конце тупо заострены, срединные — стройные, крючковидные. Гоностили сравнительно узкие с тупой вершиной. Гonoплевриты с почти прямым задним краем и массивным вершинным выступом, который отделен от нижнего выступа необычайно узкой выемкой.

Длина тела около 12 мм, крыльев — около 16.5 мм.

Самка похожа на самца. Усики обычно целиком черные, жгутик едва заметен пильчатый, почти простой. Основной фон крыльев буроватый.

Длина тела (? с яйцекладом) 15—16 мм, крыльев — 14.5—16 мм.

Отсутствие в первоначальном описании *P. serrenicola* рисунков частей гипопигия, а также указаний на степень развития волосяного покрова головы затрудняет определение его систематического положения. Судя по наличию носа и довольно явственно пильчатому жгутику усиков самцов, он принадлежит к группе «*pubescens*» и, по-видимому, родственен ему. Отличим *P. serrenicola* от *P. pubescens*, по Александеру, служит менее резкая пильчатость жгутика усиков и строение гипопигия самцов. Сравнительно крупными размерами и светлыми крыльями *P. serrenicola* очень напоминает *P. tjederi*, но хорошо отличается от него своеобразным строением гonoплевритов.

Распространение. Север Корейского п-ова.

Биология. Летаёт в июне в горах на высотах порядка 900—1000 м над ур. м.

17. *Prionocera chosenicola* Al.

Alexander, 1945a: 229.

Самец. Голова серая с затемненным теменем; рыльце с явственным носом. Усики черные, только основание 1-го членика жгутика рыжеватое; жгутик очень резко пильчатый. Грудной отдел серый, прескутальные полосы темно-коричневые, внутренние на всем протяжении слиты и разделены лишь неявственной черной срединной линией; плечевые участки прескутума, боковые края

постскутума и плевротергиты желтые. Тазики серые, вертлуги желтые, бедра темно-коричнево-желтые с узко, но явственно зачерненными вершинами; лапки черные. Крылья коричнево-серые с коричневыми глазком и каемкой на вершинных поперечных жилках, включая *m-cu*, и с неявственной узкой лункой; вершинное радиальное поле слегка затемнено. Брюшко темно-серое с широкой темной спинной полосой; боковые края тергитов широко желтые.

IX тергит без боковых выступов, спинные выступы широко расставлены, вершины их закруглены; срединные выступы шиловидные. Гonoплевриты со стройным вершинным клювом, сзади с горбовидным полукруглым выпячиванием.

Длина тела около 15 мм, крыльев — около 17.5 мм (Alexander, 1945).

Самка неизвестна.

P. chosenicola принадлежит, по-видимому, к группе «*pubescens*» и строением гonoплевритов самца очень напоминает *P. tjederi*; от всех видов группы «*pubescens*» отличается темной срединной линией прескутума.

Распространение. Север Корейского п-ова.

Биология. Лёт в июле на высотах порядка 1650 м над ур. м.

18. *Prionocera parrii* (Kirby).

Kirby, 1824: 218 (*Ctenophora*); Osten-Sacken, 1878: 40 (*Stygeropsis*); 1886: 183 (*Stygeropsis*); Lundbeck, 1898: 265 (*Tipula*); ? de Meijere, 1910: 46; Alexander, 1919b: 8c (*Stygeropsis*); Mannheims; 1952: 71; Alexander, 1956a: 123.

Биология. Alexander, 1919b: 19c (*Stygeropsis*).

Самец. Недостаточно описанный, трудно опознаваемый вид. Голова желтовато-серая с длинными щетинками. Усики черные с грубо пильчатым жгутиком. Грудной отдел серый, прескутум светло-серый с более темными продольными полосами, из которых внутренние на всем протяжении слиты. Вертлуги и тазики темные в сером налете, бедра рыжевато-коричневые с широко зачерненными вершинами; голени и лапки бурые. Крылья чуть коричневатые с более темным костальным полем, темно-коричневым глазком и неявственной лункой. Брюшко темно-сине-серое, обычно с узкими светлыми каемками у заднего края отдельных тергитов и более широкими по бокам.

IX тергит с выпуклыми боковыми краями, крупной вершинной выемкой и широкими, косо поставленными спинными выступами; боковые выступы не выражены. Гоностили с очень широко закругленной вершиной. Гonoплевриты в виде неправильно овальной пластинки с зачерненным вершинным клювом, который на конце косо срезан и немного расширен.

Длина тела 11—13 мм, крыльев — 14—15 мм.

Самка похожа на самца.

Длина тела (? с яйцекладом) около 17.5 мм, крыльев — около 15.8 мм (Alexander, 1919b).

Строением IX тергита и гоностилей самцов *P. parrii* очень напоминает *P. serricornis*, а строением гonoплевритов — *P. lapponica*, к одной группе с которыми он, вероятно, принадлежит. Александер (Alexander, 1919b) сравнивает *P. parrii* с *P. parrioides*. По последним данным Александера (см. с. 475), *P. parrioides* принадлежит, однако, не к роду *Prionocera*, а к подроду *Angarotipula* рода *Tipula*.

Распространение. Арктический вид, известный с Аляски, островов западной части Берингова пролива и из Гренландии; возможно, будет найден на крайнем северо-востоке Сибири.

Биология. Лёт в июне—июле; личинки в заболоченной почве.

III. ТРИБА TIPULINI — МУТОВЧАТОУСЫЕ ДОЛГОНОЖКИ

Усики различного строения, с цилиндрическими или утолщенными при основании, а иногда также у вершины и вырезанными снизу члениками жгутика; если последние пильчатые (некоторые *Ctenacrosclis*), то вытянуты снизу в зубец

не у вершины, а в средней части; ⁷ основания члеников жгутика обычно с розеткой жестких щетинок, редко без нее (*Ctenacroscelis*, *Angarotipula* Sav.). Формула шпор 1—2—2 или 1—1—2, редко 0—1—2 или 0—0—2. Остальные признаки очень широко варьируют.

Личинки различных типов; циркумстигмальные выросты не больше чем вдвое длиннее своего поперечника при основании, если же больше, то края их голые, без бахромки ресничек, или же они видоизменены в длинные, крючковидно загнутые на вершине склеротизованные шипы (некоторые *Lunatipula*, *Odonatisca*). Анальная щель поперечная, очень редко продольная (*Dendrotipula*, *Nigrotipula*) или трехлучевая (*Tipula irrorata* Mcq.).

У куколок длина среднегрудных дыхательных трубочек обычно не превосходит наибольшей ширины грудного отдела.

В палеарктической фауне триба представлена 7 родами, из которых 5 известны и в СССР.

5. Род CTENACROSCELIS End.⁸

Enderlein, 1912: 4; Brunetti, 1912: 562; 1918: 261; Enderlein, 1918: 60; Edwards, 1924: 111; Alexander, 1926a: 388; Pierre, 1926: 39, 45; Edwards, 1931b: 145; Masaki, 1933a: 78, 92; Wu, 1940: 2; Alexander, 1956b: 131; Ishida, 1955: 109. — *Tipula* Bigot, 1891: 258 (частично); Kertész, 1902: 281 (частично).

Биология. Clausen, 1931: 43, 53; Alexander, 1931a: 155.

Типовой вид *Ctenacroscelis dohrnianus* Enderlein, 1912 (Суматра).

Самые крупные долгоножки мировой фауны, длина крыльев которых достигает 48—50 мм (рис. 201). Голова с очень длинным рыльцем и массивным носом, реже без него (группа «*monochrous*»), горло клиновидное. Усики 12-члениковые, очень короткие; загнутые назад, самое большее слегка выступают за основание переднегруды, членики жгутика более или менее цилиндрические, часто слегка выпяченные снизу, иногда пильчатые (группа «*serratus*»), без розетки жестких щетинок при основании, но с разбросанными короткими щетинками на всей поверхности; вершинный членик длинный и тонкий.

Прескутум обычно с 5 темными продольными полосами или одноцветный (группа «*monochrous*»), бока груди часто с коричневой продольной полосой, которая тянется от шеи под основания крыльев (группа «*brobdignagius*»). Мезэпистерны обычно с многочисленными щетинками. Бедра на вершине с поперечным гребнем массивных ктенидий (отсюда и название рода). Формула шпор 1—2—2, коготки (♂) с крупным шипом при основании.

Крылья длинные, сравнительно узкие, по большей части одноцветные, желтовато-коричневые, реже серые, с более темным костальным полем и неявственным глазком, обычно без явственной лунки или только со следами ее; у одного ориентального вида (*C. carmichaeli* Br.) крылья с контрастным темным рисунком в виде сетки, несколько напоминающим рисунок крыльев у палеарк-

⁷ Исключение — *Tipula (Arctotipula) conjuncta conjuncta* Al., у которого членики жгутика усиков вытянуты в зубец у вершины, как у видов рода *Prionocera*, но в отличие от последних снабжены при основании хорошо развитой розеткой жестких щетинок.

⁸ На основании ревизии обширных материалов Британского музея естественной истории Вэйн-Райт (Vane-Wright, 1967) предложил заменить родовое название *Ctenacroscelis* End., 1912 названием *Holorusia* Lw., 1863 и типовым видом рода соответственно считать не *C. dohrnianus* End., а *H. rubiginosa* Lw. из западной части Неарктики.

Из всех видов, которые были ранее отнесены к роду *Holorusia* Lw., эта синонимика распространяется, однако, только на одного неарктического *H. rubiginosa* Lw.; что же касается остальных, то, по тем же данным, они принадлежат частично к роду *Ischnosoma* Skuse, частично — к роду *Zelandotipula* Al., отсутствующим в Палеарктике.

По зоогеографическим соображениям эта синонимика представляется, однако, недостаточно обоснованной, и за видами восточного полушария здесь сохранено название *Ctenacroscelis* End.

тических видов рода *Pedicia* Latr. (сем. Limoniidae). Для жилкования характерно следующее: sc_1 нет или она лишь в виде короткого пенька; sc_2 вливается в r намного дистальнее основания rs ; последний всегда короче $m-cu$; поперечной радиальной жилки (rq) нет, в связи с чем r_2 более или менее широко контактирует с r_3 ; на вершине последняя круто загнута вперед, а r_{4+5} назад, в связи с чем вершины обеих жилок резко дивергируют; R_3 в средней части сильно сужена, дискоидальная ячейка удлинненно-пятиугольная, заостренная дистально; m_{3+4}

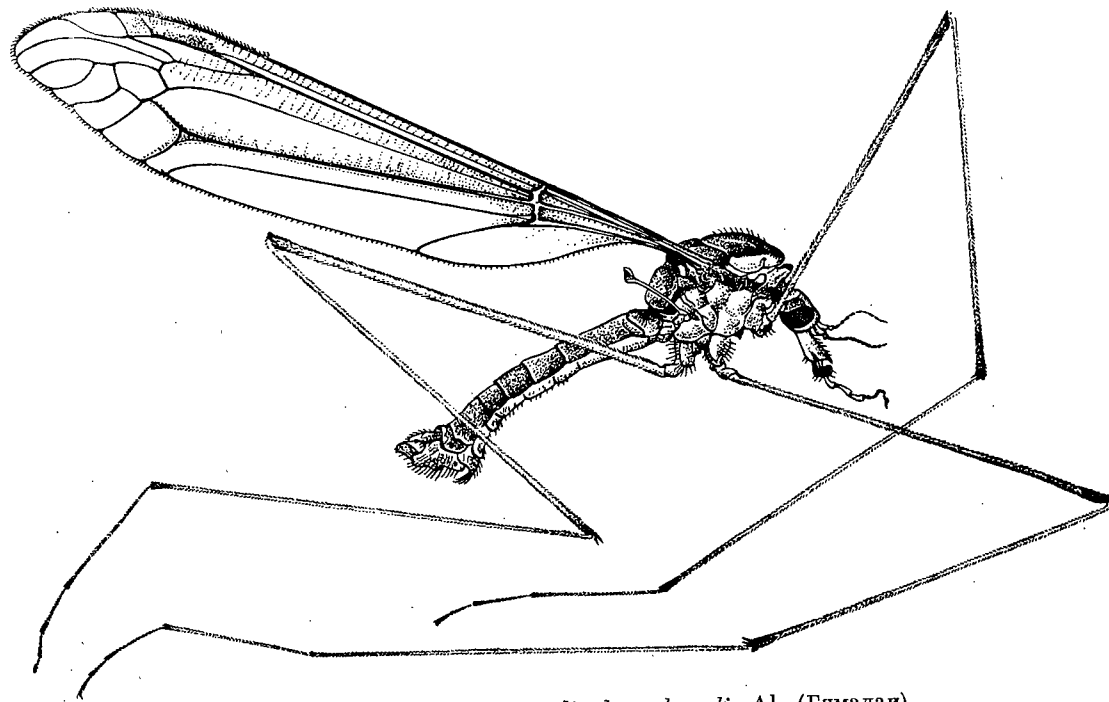


Рис. 201. Самец *Ctenacroscelis dorsopleuralis* Al. (Гималаи).

разветвляется на границе 1-й и 2-й трети или перед серединой длины дискоидальной ячейки; $m-cu$ ответвляется от m_{3+4} перед ее развилком; M_1 короткостебельчатая, иногда почти сидячая; Cu узкая, A_1 широкая, a_2 короткая, почти вдвое короче a_1 ; аксиллярная зона всегда простирается базально дальше уровня основных поперечных жилок. Крыловая пластинка, чешуйка и ветви r и m голые.

Брюшко толстое, сравнительно короткое, у самцов обычно далеко не достигает вершин крыльев.

Гипопигий самцов утолщен, нередко очень сильно. Между тергитом и стернитом IX сегмента полный шов. IX тергит обычно очень длинный, прямоугольный, в проксимальных двух третях голый, в дистальной трети — с многочисленными полуприлегающими щетинками, иногда собранными в пучки; вершина тергита выемчатая. IX стернит крупный, усеченно-конический в профиле, сзади с выемкой; гонокситы неявственно обособлены, вершинных придатков нет. Гоностили крупные, разной формы: более или менее параллельносторонние, широколанцетовидные или округло-треугольные. Гиноплевриты простые, в виде узкой вертикальной пластинки, ее основание обычно с опушенным вздутием, а вершина расширена и вооружена на конце когтевидно загнутым вниз коротким зубцом. VIII стернит на вершине часто с выемкой, которая ограничена двумя выступами, несущими по пучку длинных щетинок.

Яйцеклад самок обычного строения; X тергит удлинненный, усеченно-конический; церки со слегка загнутыми вверх вершинами; вальвы длинные с тупыми (*C. herculeanus*) или заостренными вершинами (*C. flavus*).

Яйца не описаны. Личинки, известные для немногих ориентальных видов рода (например, для *C. umbrinus* Wied.), земноводного типа с крупными тупоконическими циркумстигмальными выростами и 3 парами жаберных мешков (рис. 202), края циркумстигмальных выростов с бахромкой щетинок, задняя поверхность — со склеротизованными боковыми каемками (Alexander, 1931a). Куколки неизвестны.

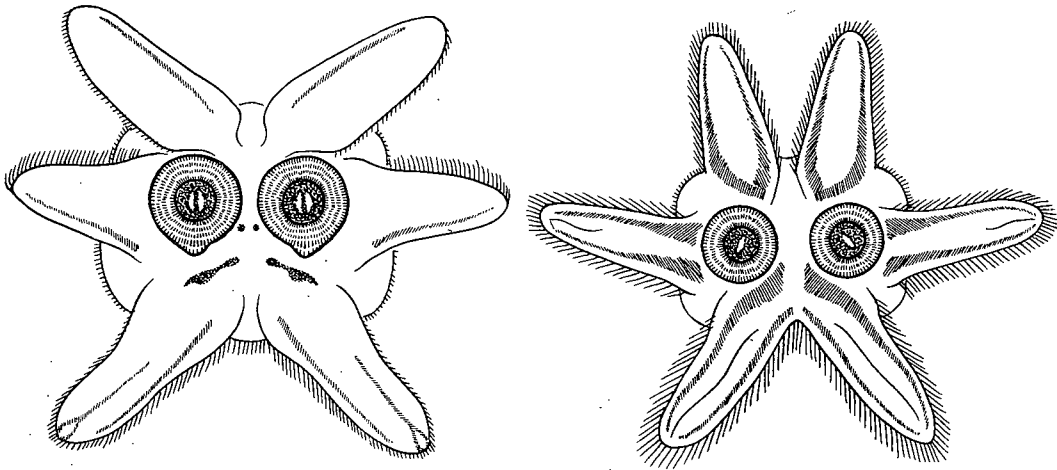


Рис. 202. Стигмальные поля личинок долгоножек предположительно из рода *Ctenacroscelis*. По Александру.

Наиболее характерный признак рода *Ctenacroscelis* — наличие на вершине бедер гребня ктенидий (рис. 181, I). Аналогичное образование в семействе долгоножек имеется лишь у некоторых видов рода *Tipula* (группа «*maxima*» из подрода *Acutipula* Al.), но у них крыловая чешуйка с короткими щетинками, тогда как в роде *Ctenacroscelis* она всегда голая.

В пределах трибы *Tipulini* род *Ctenacroscelis* систематически довольно обособлен. По строению гипопигия самцов, а отчасти и по характеру жилкования крыльев он, по-видимому, ближе всего к неотропическому роду *Holorusia*.

Биология видов рода практически не изучена. Судя по строению их личинок, они должны быть типичными гигрофилами. Личинки ориентального *C. umbrinus* Wied. живут на поверхности вертикальных скал и утесов под слоем водорослей или в толще последних, хорошо промываемой проточной водой; другие виды развиваются в быстрых ручьях на поверхности камней (Alexander, 1931a). На о-ве Тайвань (Китай) и в Японии отмечены повреждения личинками *Ctenacroscelis* такой влаголюбивой культуры, как рис (Clausen, 1931).

По ориентировочным подсчетам, к роду *Ctenacroscelis* принадлежит около 100 видов. В отдельных зоогеографических областях (рис. 203) зарегистрированы следующие их количества.

Область	Число видов	
	всего	в %
Палеарктическая	10	10
Ориентальная	61	60
Эфиопская	14	14
Австралийская	13	13

Абсолютное большинство видов рода встречается в Ориентальной области, включая, кроме континентальных районов ее, также острова Малайзии (Ява, Суматра, Калимантан, Сулавеси) и Шри-Ланка. Наиболее богато род пред-

ставлен в Индонезии (12 видов), южн. Индии и вост. Гималаях (до 30 видов), а также в южн. Китае, включая Тайвань (11 видов). Из ориентальных видов рода лишь немногие (например, *C. flavus* и *C. brobdignagus*) заходят также на крайний юго-восток Палеарктики. Принадлежность к этому роду видов из западного полушария вызывает сомнения.

В пределах Палеарктики род *Ctenacroscelis* встречается лишь на юге Палеарктической подобласти (преимущественно центральные районы Китая и Японии), причем из 10 палеарктических видов 3 (*C. flavus*, *G. brobdignagus*,

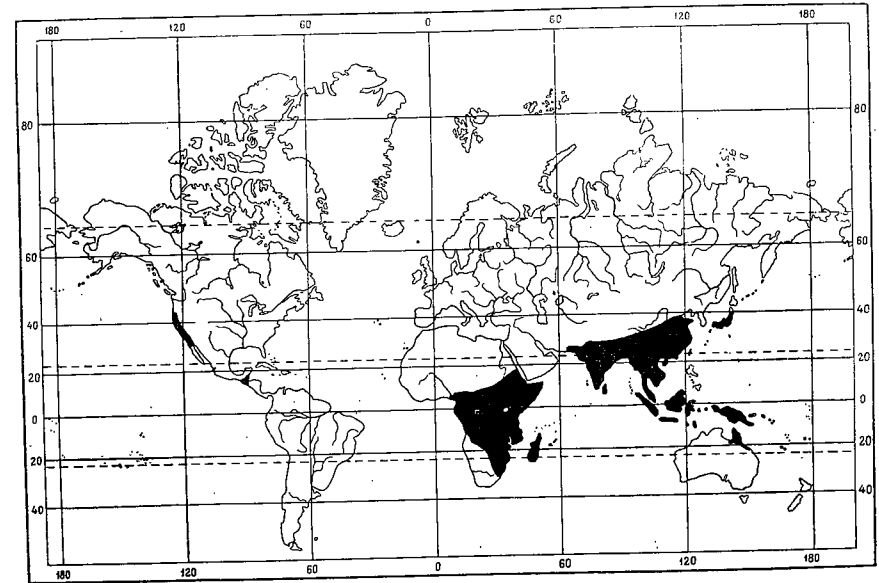


Рис. 203. Распространение видов рода *Ctenacroscelis*.

C. herculeanus) общие с Ориентальной областью, а остальные, хотя и эндемичны для Палеарктики, но находятся в близких родственных связях с ориентальными видами.

В Австралийской области виды *Ctenacroscelis* известны из Квинсленда, с островов Фиджи, а также с Новой Гвинеи, фауна которой во многих отношениях ближе к ориентальной, чем к австралийской. Это видно, например, из того, что два из 7 новогвинейских видов рода являются общими: *C. borneensis* Br. — с Калимантаном и южн. Индией, а *C. umbrinus* Wied. — с Явой и Суматрой.

В Эфиопской области до сих пор найдено 14 систематически четко изолированных видов рода *Ctenacroscelis*, ареал которых охватывает большую часть Африки к югу от 8–10° ю. ш. (за исключением крайних юга и юго-запада), а также острова Мадагаскар, Маврикий и Реюньон.

Изолированное положение рода в пределах трибы *Tipulini* и характер современного географического распространения в равной мере указывают на его большую геологическую древность. Очевидно, возраст его восходит по меньшей мере к началу палеогена или даже к концу мезозоя, когда наличие сухопутных связей между Юго-Вост. Азией и Австралией через Малайзию, с одной стороны, и с Африкой через Индию и Мадагаскар — с другой, обеспечивало ему возможность широкого расселения на территории древней Гондваны.

С нарушением этой связи в палеогене род *Ctenacroscelis* оказался географически изолированным в Юго-Вост. Азии. Тут в дальнейшем в пределах рода, очевидно, имели место интенсивные видообразовательные процессы, обеспечившие ему в течение третичного времени значительный расцвет и выдвинувшие его в число одного из наиболее характерных фаунистических элементов Ориентальной области. По-видимому, период расцвета рода продолжается

и в настоящее время, о чем свидетельствует его полиптичность и обилие в нем (особенно в группе «*brobdignagius*») значительного числа систематически слабо дифференцированных и, вероятно, сравнительно молодых видов.

В определительную таблицу включены все палеарктические виды рода.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ

С а м ц ы

- 1 (2). Нос редуцирован до степени небольшого бугорка или вовсе отсутствует. Тело одноцветно ржаво-рыжее (группа «*monochrous*») 11. *C. flavus* (Brun.).
- 2 (4). Нос хорошо развит. Тело окрашено иначе.
- 3 (6). Жгутик усиков пильчатый (рис. 204, 1). Бока груди с явственной белесоватой продольной полосой (группа «*serratus*»).
- 4 (5). Вершины гонокситов двулопастные (см. сбоку), с двумя пучками длинных желтых щетинок (рис. 210) 9. *C. quadrifasciculatus* Al.
- 5 (4). Вершины гонокситов простые (см. сбоку), без пучков длинных щетинок 8. *C. cressida* Al.
- 6 (3). Жгутик усиков простой с цилиндрическими или слегка выпяченными снизу члениками (рис. 204, 2). Бока груди без белесоватой продольной полосы (группа «*brobdignagius*»).

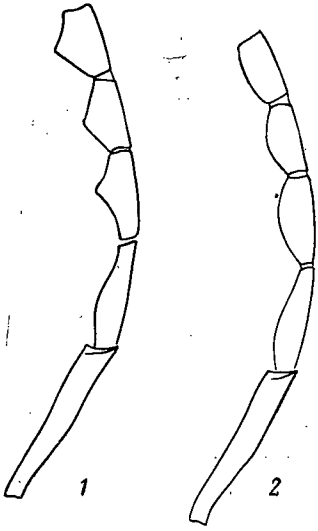


Рис. 204. Проксимальные членики усиков видов рода *Ctenacroscelis*.

1 — *C. quadrifasciculatus*, 2 — *C. brobdignagius*.

- 7 (16). VIII стернит на вершине с выемкой, ограниченной двумя пучками длинных щетинок (рис. 205—208).
- 8 (14). Брюшко шиферно- или коричневатое-серое.
- 9 (10). Крылья серые. IX тергит с широкой V-образной выемкой на вершине (рис. 206) 3. *C. herculeanus* Al.
- 10 (9). Крылья интенсивно-коричневатые. IX тергит на вершине с узкой U-образной выемкой (рис. 207) 4. *C. nimbus* Al.
- 11 (8). Брюшко охряно- или рыжеватое-коричневое.
- 12 (15). Боковые края прескутума желтые. Гоностили более или менее параллельносторонние с почти прямо усеченной вершиной (рис. 205).
- 13 (14). IX тергит на вершине с пучком щетинок. Задние голени с необычайно сильно вздутыми вершинами 2. *C. clavipes* Edw.
- 14 (13). IX тергит на вершине без пучка щетинок (рис. 205). Задние голени с едва утолщенными вершинами 1. *C. brobdignagius* (Westw.)
- 15 (12). Боковые края прескутума коричневые. Гоностили широколанцетовидные с суженными и тупо заостренными вершинами (рис. 208) 5. *C. ignicaudatus* Al.
- 16 (7). VIII стернит простой, без выемки и пучков щетинок на вершине (рис. 209).
- 17 (18). IX тергит на вершине с очень широкой, но мелкой дуговидной выемкой, боковые углы которой явственно загнуты вниз (рис. 209) 6. *C. libertus* Al.

- 18 (17). IX тергит на вершине с умеренно широкой, но глубокой U-образной выемкой, боковые углы которой не загнуты вниз 7. *C. mikado* (Westw.)

С а м к и

- 1 (2). Ячейка M_1 широко сидячая 10. *C. persessilis* Al.
- 2 (1). Ячейка M_1 более или менее явственно стебельчатая.
- 3 (4). Жгутик усиков пильчатый. Бока груди с белесоватой продольной полосой 8. *C. cressida* Al.
- 4 (3). Жгутик усиков простой с цилиндрическими или слегка выпяченными снизу члениками. Бока груди без белесоватой полосы.
- 5 (6). Нос редуцирован до степени небольшого бугорка или вовсе отсутствует. Тело одноцветно ржаво-рыжее 11. *C. flavus* (Brun.)
- 6 (5). Нос хорошо развит. Тело окрашено иначе.
- 7 (8). Брюшко шиферно- или коричневатое-серое 3. *C. herculeanus* Al.
- Примечание. Очевидно, к этому пункту будет подходить также самка *C. nimbus* (4), которая еще не описана.
- 8 (7). Брюшко рыжеватое-коричневое с более светлой спинной полосой 1. *C. brobdignagius* (Westw.)
2. *C. clavipes* Edw.

Группа «BROBDIGNAGIUS»

Тело очень крупное (длина крыльев 30—49 мм). Нос явственный. Жгутик усиков простой, или членики его снизу слегка вздуты. Прескутум с темными продольными полосами, из которых внутренние слиты и разделены лишь темной срединной линией; бока груди с темной продольной полосой, которая тянется от шеи под основания крыльев, реже без нее (ориентальные *C. majesticus* Br., *C. rector* Edw. и *C. goliath* Al.). Тазики светлые. Крылья интенсивно-коричневатые или серые, одноцветные, с более темным костальным полем и неясственным глазком.

Самая обширная группа рода, представленная в Палеарктической под-области несколькими видами.

1. *Ctenacroscelis brobdignagius* (Westw.)

Westwood, 1876: 504 (*Tipula*); 1881: 383 (*Tipula*); Bigot, 1891: 257 (*Tipula*); Edwards, 1921b: 114; Wu, 1940: 2.

С а м е ц. Очень крупный, рыжеватое-коричневый. Голова ржавая, коричневая позади глаз; теменной бугорок крупный; рыльце темно-коричневое с ржавой спинкой. Усики светло-коричневые с охряно-коричневатым 1-м основным члеником; членики жгутика чуть вздуты снизу (рис. 204, 2). Переднегрудь ржавая, диск переднеспинки коричневатый. Боковые края и основание прескутума в центре светло-желтые, диск, включая передний край, коричневый с 4 довольно узкими серыми продольными полосами, узко окаймленными темно-коричневым; задние склериты среднеспинки коричневые с широкой и контрастной белесовато-охряной срединной полосой, которая, начинаясь при основании прескутума, тянется назад, занимая весь скутеллум и заходя на основание брюшка. Доли скутума с серыми коричнево-окаймленными участками. Бока груди белесовато-желтые с узкой, но явственной коричневой продольной полосой; брюшные отделы мезэпистернов коричневые. Тазики белесовато-желтые, вертлуги ржавые, остальная поверхность ног коричневатое-рыжеватая, вершины бедер и голени узко затемнены; задние голени на вершине слегка утолщены. Крылья интенсивно-серовато-коричневые с более-коричневыми основаниями, костальным полем и каемками на *m-cu* и *cu*; глазок неясственный; светлый мазок перед глазом заходит сзади в *R*; второй такой мазок тя-

нется вдоль *cu*. Стебелек M_1 примерно равен трети длины развилка. Брюшко сверху рыжевато-коричневое, в проксимальной части с широкой белесовато-охряной спинной полосой, которая начиная со II сегмента постепенно сглаживается.

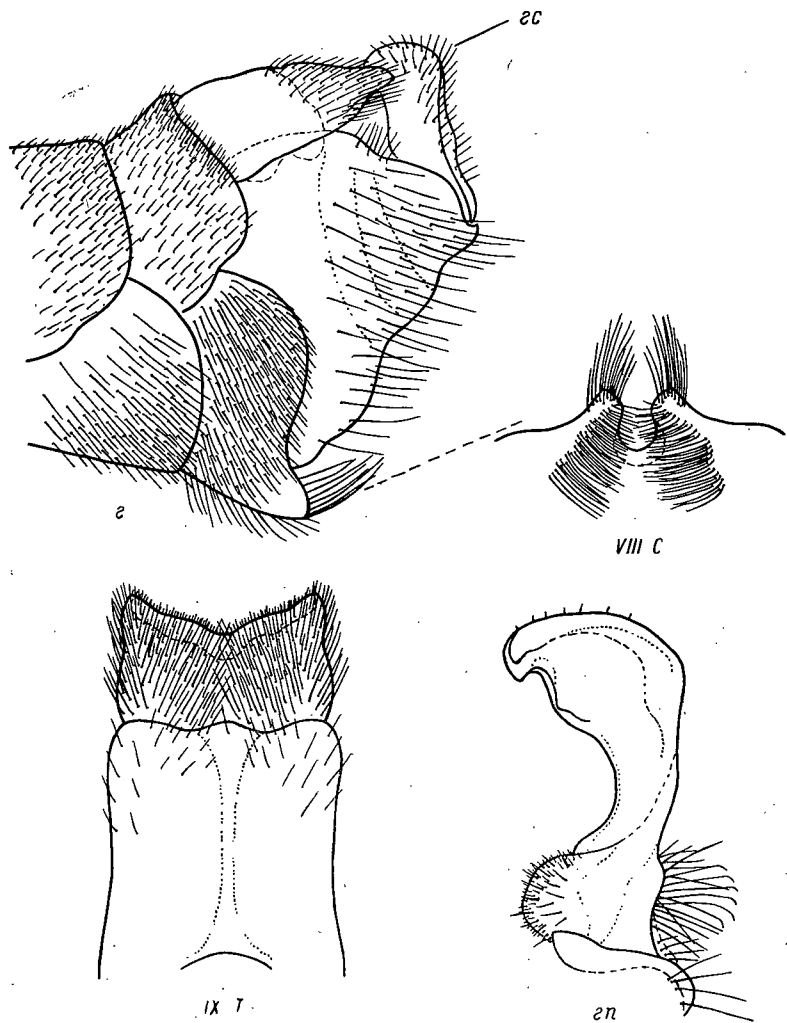


Рис. 205. Гипопигий самца *Ctenacrosceles brobdignagius*.

Рыжевато-коричневый гипопигий (рис. 205) явственно утолщен. IX тергит почти вдвое длиннее своей ширины, его верхняя треть в сравнительно коротких щетинках, не образующих отдельных пучков, задний край с очень широкой, но неглубокой угловидной выемкой. Гоностили крупные, более или менее параллельносторонние, с почти прямо усеченной вершиной. Желтые гоноплевриты при основании с округлым опушенным вздутием, в средней части слегка перетянуты, на вершине сильно расширены и вытянуты на конце в два широких зубчика, расположенных один под другим. VIII стернит на вершине с округлой выемкой, ограниченной двумя тупыми выступами, несущими по пучку длинных золотистых щетинок.

Длина тела 37—43.5 мм, крыльев — 40—49 мм.

Самка сходна с самцом.

Изменчивость. У отдельных особей крылья желтовато-коричневые, на основании r_{4+5} имеется рыжевато-коричневое пятно, светлая полоса на задних склеритах среднеспинки уже, а на брюшке выражена явственнее и тянется почти до его вершины.

Распространение. Сев., центр. и южн. Китай.

Исследованный материал. 1 ♂.

Китай: Сычуань — Омэйшань 7 VI 1955 (Хуан Кэ-жен; кол. Ин-та энтомологии АН КНР).

2. *Ctenacrosceles clavipes* Edw.

Edwards, 1921b: 111, 114; Wu, 1940: 2.

Самец. Автору в природе не известен. По Эдвардсу, очень близок к самцу предыдущего вида, от которого отличается главным образом строением гипопигия и задних голеней, а также мелкими деталями в окраске и меньшими размерами тела. Боковые выступы IX тергита с пучками щетинок, которых у *C. brobdignagius* нет; выемка VIII стернита ограничена лишь неясными щетинками. Задние голени на вершине сильно вздуты, примерно вдвое толще, чем остальная часть голени. Голова позади глаз темно-серая. Проксимальные членики усиков охряные. Вершины бедер и голеней затемнены шире, а стебелек M_1 короче, чем у *C. brobdignagius*.

Брюшко сверху темно-коричневое с довольно широкой охряной спинной полосой, которая обычно сглаживается лишь на III сегменте, а иногда достигает еще VI сегмента; кроме спинной имеются еще довольно узкие светло-охряные боковые полосы.

Длина тела 26—30 мм, крыльев — около 34 мм.

Самка похожа на самца. Яйцеклад рыжий.

Длина тела (? с яйцекладом) около 35 мм, крыльев — около 42 мм.

Распространение недостаточно выяснено; по Эдвардсу (Edwards, 1921b), сев. Китай, а также о-в Тайвань (Китай). Ву (Wu, 1940) указывает *C. clavipes* также для юго-вост. Китая.

Биология. Лёт весной, с конца февраля (25 II) до второй половины мая (19 V).

3. *Ctenacrosceles herculeanus* Al.

Alexander, 1940b: 383.

Самец. Близкородствен самцам *C. brobdignagius* и *C. clavipes*, но хорошо отличается от них общей окраской тела и деталями строения гипопигия. Основная окраска серая. Голова светло-серая с ржаво-желтым лбом и коричневыми висками; рыльце коричневое с серой спинкой. Усики охряные с более темными коричневыми основными члениками; членики жгутика снизу слегка выпячены. Переднегрудь ржавая с коричневой переднеспинкой. Прескутум интенсивно-ржаво-желтый, но этот цвет заметен только по бокам и сзади на шве; диск весь покрыт 4 обширными серыми полосами, которые широко окаймлены коричневым; каемки сливаются, внутренняя пара полос слита и разделена лишь коричневой срединной линией. Доли скутума целиком покрыты сливающимися серыми пятнами. Скutelлум желтовато-серый, постскутум коричневый, в сером налете. Бока груди в нижней части и сзади желтовато-белесоватые, в верхней — с широкой, но расплывчатой коричневой продольной полосой. Ноги окрашены примерно как у *C. clavipes*, но задние голени на вершине лишь чуть утолщены. Крылья серые с явственно коричневатым передним краем, включая основание; костальное поле и всю R, кроме вершины, а также основание и передний край M ; глазок чуть более темно-коричневый, на *cu* коричневая кайма; перед вершинными поперечными жилками неясное просветление, слегка просветлены также проксимальные две трети *cu*. M_1 на длинном стебельке.

Брюшко коричневато-серое, боковые края тергитов шире, задние — очень узко белесоватые.

Рыжевато-коричневый гипопигий очень сильно утолщен (рис. 206). IX тергит короче и шире, чем у *C. brobdignagius*, в проксимальных двух третях серый, в дистальной трети интенсивно-рыжий, на вершине с очень широкой и довольно глубокой V-образной выемкой; его боковые выступы с длинными щетинками только по наружному краю. Гоностили как у *C. brobdignagius*, гоноплевриты

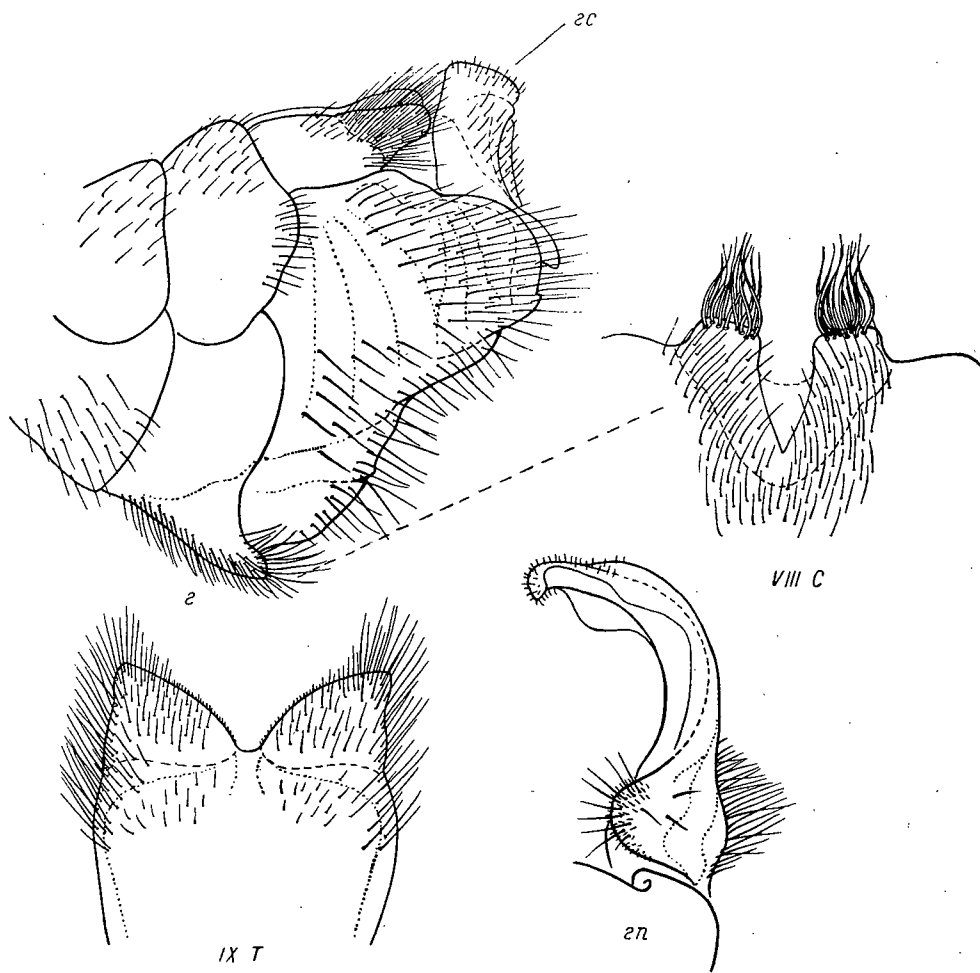


Рис. 206. Гипопигий самца *Ctenacroscelis herculeanus*.

уже, без перетяжки в средней части, слабо расширены на вершине, которая заканчивается одним зубчиком. Вершинная выемка VIII стернита глубокая, но почти вся затянута светлой перепоночкой, боковые углы ее в виде тупых широких выступов с пучками длинных золотистых щетинок.

Длина тела 28—35 мм, крыльев — 32—40 мм.

Самка похожа на самца. Усики короче и светлее. Прескутальные полосы уже, коричневая плевральная полоса тоже уже, но резко очерчена. Передний край крыльев более интенсивно коричневый; на *m-cu* коричневая кайма; вершина *M* и основания *A*₁ и *A*₂ просветлены. Яйцеклад рыжевато-коричневый.

Длина тела (с яйцекладом) около 37 мм, крыльев — около 39 мм.

Распространение. Южн. и центр. Китай.

Исследованный материал. 1 ♂, 1 ♀.

Китай: Сычуань — Омэйшань 4 VI 1955 (Хуан Кэ-жен; кол. Ин-та энтомологии АН КНР).

Биология. Лёт в конце мая и начале июня в горах на высотах до 2500—3000 м над ур. м.

4. *Ctenacroscelis nimbus* Al.

Alexander, 1935d: 389; Wu, 1940: 2.

Самец. Автору в природе не известен. Основной серой окраской тела напоминает самца *C. herculeanus*, но отличается как деталями окраски, так и особенностями строения гипопигия.

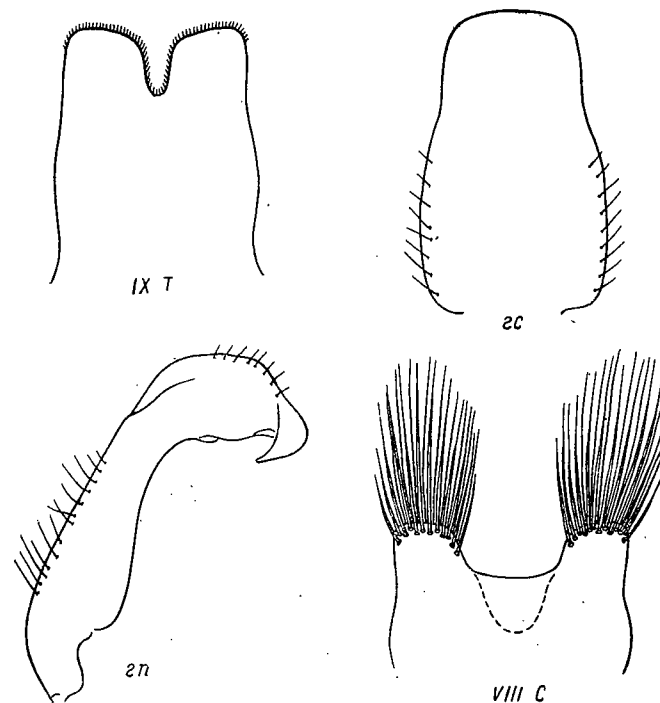


Рис. 207. Части гипопигия самца *Ctenacroscelis nimbus*.

Переднеспинка в основном светло-желтая, проплевры контрастно затемнены; скутеллум весь черный, постскутелум серый. Бока груди желтые со сравнительно узкой коричневой продольной полосой. Ноги желтые, кроме бурых вершин лапок, вершины бедер и голеней узко и неявно буроватые. Крылья с интенсивным коричневым оттенком, глазок и костальное поле более желтые; участки поперек основания *A*₁, в средней части *cu* и у вершины *M* просветлены; перед глазком довольно явственная лунка; на *m-cu* узкая темно-коричневая каемка.

IX тергит удлинненный с глубокой, но узкой U-образной выемкой на вершине (рис. 207); боковые выступы тергита широкие, полуусеченные, в сравнительно коротких щетинках. Гоностили необычайно широкие, почти параллельносторонние, с очень широко закругленной вершиной. Гоноплевриты на вершине расширены. VIII стернит выемчатый, сходный с таковым *C. herculeanus*.

Длина тела (без головы, которая у типа была отломана) около 25 мм, крыльев — около 36.5 мм.

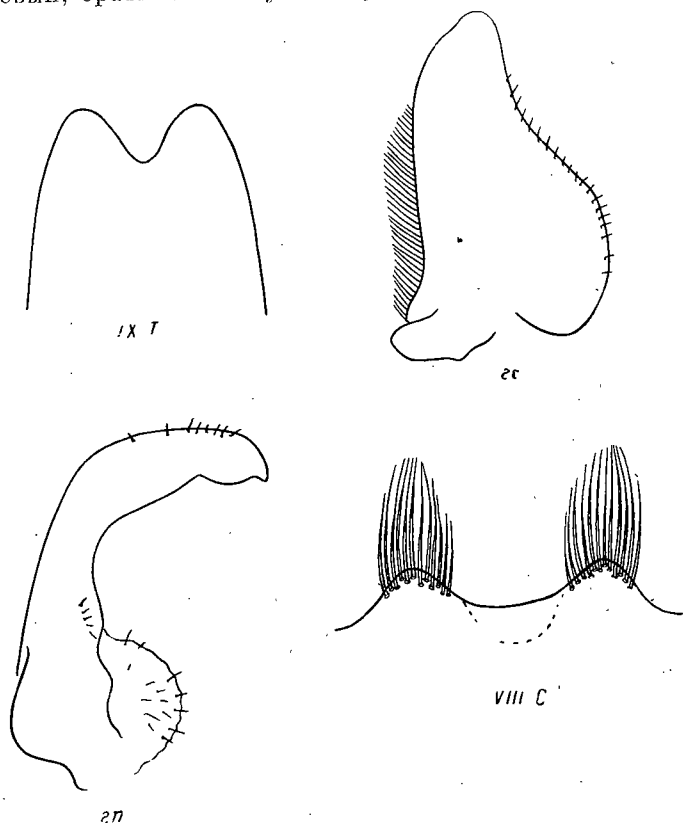
Самка неизвестна.

Распространение. Центр. Китай (Сычуань на границе с Тибетом). Биология. Лёт в июне на высотах около 1000 м над ур. м.

5. *Ctenacroscelis ignicaudatus* Al.

Alexander, 1935c: 213; Wu, 1940: 2.

С а м е ц. Голова коричневая, бока рыльца более бурые. Оба основных членика усиков коричнево-желтые, жгутик более темный, с темно-коричневой вершиной; его членики снизу слегка вздуты. Переднеспинка светло-желтая с темно-коричневым диском. Прескутум в основном, включая боковые края, темно-коричневый; сравнительно узкие прескутальные полосы более серовато-

Рис. 208. Части гипопигия самца *Ctenacroscelis ignicaudatus*.

коричневые; скутеллум коричневый, постскутум серовато-желтый. Бока груди желтые с коричневыми узкой продольной полосой и маленьким пятном на стерноплеврах. Тазики ржаво-желтые, вертлуги и бедра рыжевато-коричневые, основания бедер черные; голени и лапки коричневые. Крылья интенсивно-рыжевато-коричневые с более бурым костальным полем; глазок желтоватый; ветви *m* и *cu*, а также *a*₂ с узкими коричневыми каемками, в области глазка узкая лунка.

Брюшко сверху темно-коричневое с буроватой вершиной.

IX тергит удлиненный с довольно мелкой V-образной выемкой (рис. 208); его боковые выступы без пучков щетинок. Гоностили очень широколанцетовидные с тупо заостренной вершиной. Гиноплевриты с опушенным вздутием при основании и расширенной вершиной. VIII стернит с очень неглубокой округлой вершинной выемкой, ограниченной двумя пучками длинных золотистых щетинок.

Длина тела около 30 мм. крыльев — около 38 мм.

С а м к а неизвестна.

Для *C. ignicaudatus* особенно характерны зачерненные при основании бедра и коричневые боковые края прескутума, чем этот вид отличается от всех других

видов группы «*brobdignagius*», у которых прескутум по бокам всегда желтый. По Александру, окраской тела *C. ignicaudatus* несколько напоминает ориентального *C. dives* Br. из группы «*albovittatus*», не имеющей представителей в палеарктической фауне.

Автору в натуре не известен, описан по Александру.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центр. Китай (Сычуань).

Б и о л о г и я. Лёт в конце августа, стадии обитания — горы в поясе от 1800 до 2600 м над ур. м.

6. *Ctenacroscelis libertus* Al.

Alexander, 1935c: 215; Wu, 1940: 2.

С а м е ц. Рыжевато-коричневый, среднего размера. Голова ржавая с серым теменем и коричневыми висками; теменной бугорок неясственный; рыльце темно-коричневое с более рыжей спиной. Усики коричневые с более светлыми желтовато-коричневыми основными члениками; членики жгутика снизу слегка вздуты. Переднегрудь желтая, диск переднеспинки коричневый. Прескутум желтый, весь его диск покрыт широкими сливающимися светло-серыми продольными полосами, которые окаймлены рыжевато-коричневым; внутренняя пара полос разделена лишь темной срединной линией. Доли скутума коричневые, с двумя сливающимися серыми пятнами, окаймленными более светло-серым; скутеллум и постскутум коричневые, в белесоватом налете. Спинные отделы мезэпистернов светло-коричневые с узкой темно-коричневой продольной полосой, брюшные отделы белесовато-желтоватые, мезэпимеры и мероны желтые. Тазики и вертлуги ржавые, бедра коричнево-желтые с довольно узко затемненными, более коричневыми вершинами; голени желтые, дистально темно-коричневые, лапки почти черные. Крылья с резким коричнево-желтоватым оттенком и с более коричневыми костальным полем и глазком, без лунки; *M*₁ короткостебельчатая. Брюшко рыжевато-коричневое с более темными участками.

Гипопигий рыжевато-желтый (рис. 209). IX тергит удлиненный с очень широкой, но неглубокой дуговидной выемкой на вершине; его боковые выступы небольшие, тупозубцевидные, с загнутыми вниз вершинами (см. сбоку); при основании их имеется еще по неясственному дополнительному выступу, несущему группу щетинок, обособленную от щетинок основных выступов. Гоностили широколанцетовидные с округлыми тупыми вершинами. Гиноплевриты сравнительно короткие, при основании с опушенным вздутием, вершины их расширены и заканчиваются коротким острым клювом, под которым расположен довольно крупный тупой дополнительный выступ. VIII стернит оттопырен, широко закруглен, но в отличие от других палеарктических видов группы не имеет выемки; его вершина со сравнительно короткими щетинками, не образующими отдельных пучков.

Длина тела около 30 мм, крыльев — около 40 мм.

С а м к а неизвестна.

По Александру, *C. libertus* близок гималайскому *C. majesticus*, у которого бока груди, однако, без цельной темной продольной полосы, а VIII стернит выемчатый.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центр. Китай.

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. 1 ♂.

Китай: Сычуань — Омэйшань 23 VI 1955 (Цу Тай-пин; кол. Ин-та энтомологии АН КНР).

Б и о л о г и я. Лёт с конца июня до конца июля в горах на высотах от 1500 до 2650 м над ур. м.

7. *Ctenacroscelis mikado* (Westw.).

Westwood, 1876: 504 (*Tipula*); 1881: 383 (*Tipula*); Matsumura, 1905: 421; Enderlein, 1918: 60; Edwards, 1921b: 115; Matsumura, 1931: 397

(*Tipula*); Alexander, 1940b: 382; Ishida, 1955: 111; Esaki, 1957: 1531; Alexander, 1953a: 39. — *praepotens* Kariya (nec Wiedemann, 1828), 1932: 196 (*Tipula*).

С а м е ц. Похож на самца предыдущего вида, но крупнее. Грудной отдел, включая бока прескутума и постскутума, а также спинные отделы мезэпистернов оранжевые. Брюшко без признаков светлой спинной полосы, свойственной

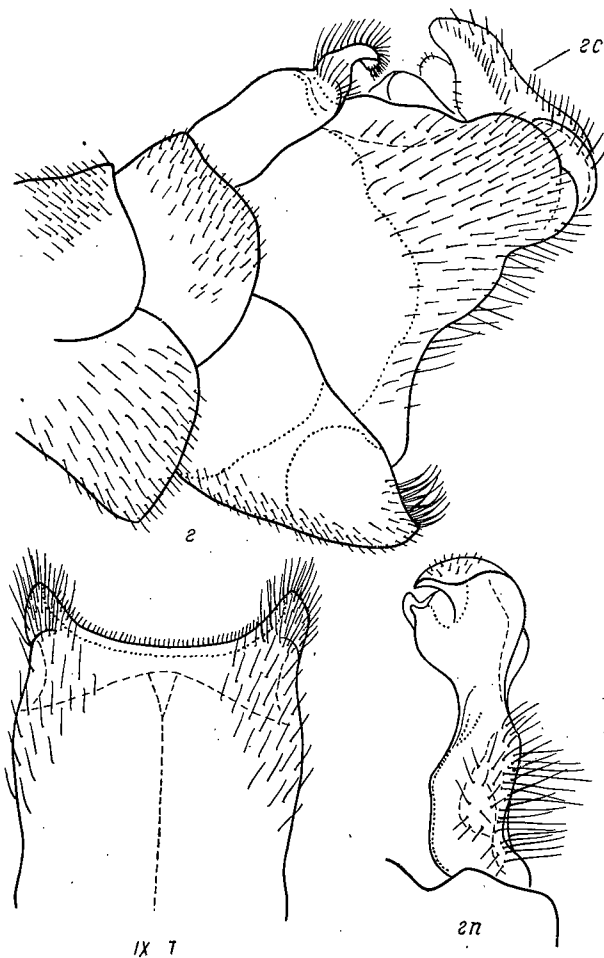


Рис. 209. Гипопигий самца *Ctenacroscelis libertus*.

C. brobdignagius и *C. clavipes*. Гипопигий и его придатки похожи на таковые *C. libertus*, но выемка на вершине IX тергита уже и глубже, U-образная.

Длина тела 34—39 мм, крыльев — 35—38 мм.

С а м к а окрашена подобно самцу.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центр. и южн. Япония (Хонсю, Сикоку, Кюсю).

И с с л е д о в а н н ы й м а т е р и а л. 1 ♂.

Япония: Сикоку, долина р. Иосино 29 VII 1913 (Нохира).

Б и о л о г и я. Лёт в течение большей части лета с середины мая до второй половины августа в предгорных равнинах и предгорьях на высотах от 200 до 800 м над ур. м.

Группа «SERRATUS»

Тело крупное (длина крыльев 28—33 мм). Нос явственный. Жгутик усиков обычно более (♂♂) или менее (♀♀) явственно пильчатый, с зубцевидно расширенными снизу члениками (рис. 204, 1). Прескутальные полосы зеленовато-оливковые или отсутствуют. Бока груди с белесоватой продольной полосой. Крылья одноцветные, светло- или темно-коричневые, с неявственным глазком.

Автору виды группы в натуре не известны, описания их даны по литературным источникам.

8. *Ctenacroscelis cressida* Al.

Alexander, 1952: 325. — *serricornis* (praeocc.). Brunetti, 1912: 305 (*Tipula*); 1918: 260 (*Tipula*); Edwards, 1931b: 149; Alexander, 1942a: 34.

С а м е ц. Буровато-оранжевый, среднего размера. Голова светло-оливковая с темно-желтым рыльцем и неявственным теменным бугорком. Оба основных членика усиков темно-желтые, жгутик более коричневатый. Переднеспинка темно-оранжевая. Прескутум с зеленовато-серыми продольными полосами, которые окаймлены более светлым; внутренняя пара полос разделена лишь темной срединной линией; задние склериты среднеспинки зеленовато-серые. Бока груди с рыжевато-коричневыми и белесовато-оранжевыми продольными полосами. Бедра коричневые с более темными вершинами, голени и основания лапок немного светлее. Крылья светло-коричневые с чуть более темно-коричневым глазком; *sc* с рудиментом *sc*₁; *M*₁ сидячая или на очень коротком стебельке. Брюшко буровато-оранжевое с более темной вершиной; I сегмент и основание II с коричневой боковой полосой.

Сравнительно короткий гипопигий не утолщен. IX тергит короткий, на вершине с глубокой, но очень узкой U-образной выемкой, ограниченной длинными тупыми выступами; их поверхность в густых прилегающих коричневых щетинках. Гोनкокситы на вершине не раздвоены, без пучков длинных щетинок, VIII стернит сзади с очень узкой V-образной выемкой, ее края с редкой бахромкой коротких щетинок. Гоностили тупотреугольные.

Длина тела около 24.5 мм, крыльев — около 29 мм.

С а м к а похожа на самца, но с менее явственно пильчатыми усиками. Прескутальные полосы более темно-оливковые.

Длина тела (? с яйцекладом) около 34 мм, крыльев — около 33 мм.

По Эдвардсу (Edwards, 1931b), *C. cressida* близко родствен, а может быть, и тождествен ориентальному *C. serratus* с о-ва Ява. Название *C. cressida* предложено Александром (Alexander, 1952) для этого вида взамен названия *Tipula* (= *Ctenacroscelis*) *serricornis* Brunetti, так как название *Tipula serricornis* уже было использовано в систематике долгоножек (Zetterstedt, 1838; Macquart, 1846).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Зап. Гималаи (Симла, Пенджаб); по Эдвардсу (Edwards, 1931b), также Кашмир (Кульмарг), где встречается, по-видимому, особая раса.

Б и о л о г и я. Лёт в мае и июне.

9. *Ctenacroscelis quadrifasciculatus* Al.

Alexander, 1935c: 217; Wu, 1940: 3.

Близкородствен предыдущему виду; отличается деталями окраски и особенно строением гипопигия самца.

С а м е ц. Голова светло-коричневая, темя спереди более светло-серое. Рыльце рыжевато-коричневое, более темное по бокам. Усики светло-коричневые с более темными основными члениками. Диск переднеспинки темно-коричневый, бока — более светлые, скутеллум и постскутум оранжевые, дистальная половина последнего более белесоватая. Крылья с интенсивным буровато-корич-

невым оттенком, *C* более светло-желтая, основание перед поперечными жилками узко затемнено, большинство ячеек со следами более светлых ядер; M_1 стельчатая. Проксимальные тергиты брюшка каштаново-коричневые, I — с желтой спинной полосой; к вершине брюшко становится более рыжевато-коричневым.

Гипопигий небольшой (рис. 210). IX тергит сравнительно короткий, верхняя выемка его уже, чем у *C. cressida*, боковые выступы косо усечены и не-

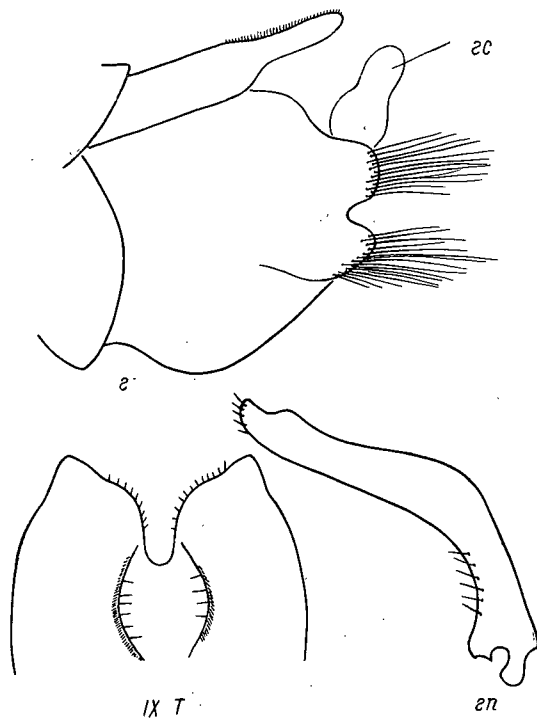


Рис. 210. Гипопигий самца *Ctenacroscelis quadrifasciculatus*. По Александру.

сут многочисленные черные щетинки; гонокситы короткие с глубоко раздвоенной вершиной, несущей два пучка длинных золотистых щетинок. Гоностили ланцетовидные с тупой вершиной. Очень узкие гоноплевриты в виде коромысла, вершины их резко сужены и несут по 5—6 прямых шипов. VIII стернит простой.

Длина тела около 25 мм, крыльев — около 31.5 мм.

Самка неизвестна.

Распространение. Центр. Китай (Сычуань на границе с Тибетом).

Биология. Лёт в июне, станции обитания — горы на высотах около 1000 м над ур. м.

10. *Ctenacroscelis persessilis* Al.

Alexander, 1941: 28.

Самец неизвестен.

Самка. Голова серая с коричневой срединной линией, теменной бугорок плоский; рыльце темно-коричневое, спинка вдоль середины светло-серая; усики черные, основные членики в сером налете, 5—8-й членики жгутика снизу сильно вытянуты, следующие — почти цилиндрические. Переднеспинка темно-коричневая, более желтая по бокам. Прескутум темно-коричневый, диск почти полностью покрыт 4 аспидно-серыми полосами, из которых внутренние разделены (за исключением основания) полоской основного фона. Скутум темно-желтый с аспидно-серыми долями; скутеллум темно-желтый, постскутум

желтый. Плевры светло-коричневые с более золотисто-желтой полосой, которая, начинаясь позади передних тазиков, достигает основания брюшка. Тазики темно-коричневые, вертлуги черные, остальная часть ног бурая. Крылья с резким коричневатым оттенком, M_1 широко сидячая. Тергиты брюшка темно-коричневато-серые, более желтоватые по бокам; проксимальные стерниты

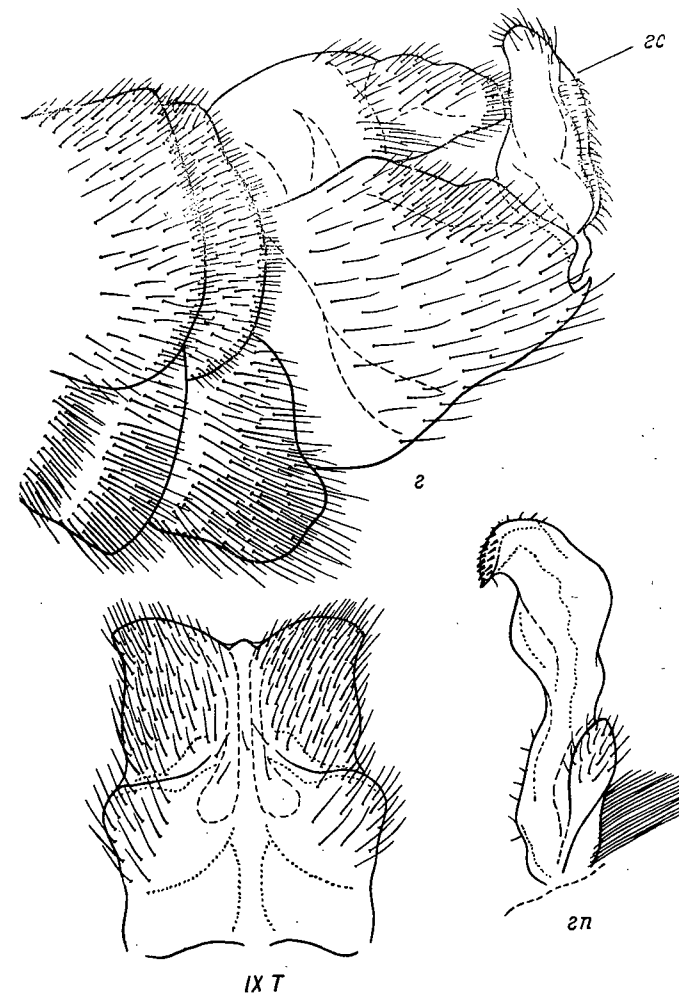


Рис. 211. Гипопигий самца *Ctenacroscelis flavus*.

темно-серые, верхинные — рыжевато-коричневые. Яйцеклад каштаново-коричневый.

Длина тела около 30 мм, крыльев — около 27 мм.

Ввиду того что строение гипопигия самца *C. persessilis* еще неизвестно, систематическое положение его пока не может быть точно установлено. На основании строения усиков он условно включен в группу «*serratus*». От всех видов ее и вообще от всех известных палеарктических представителей рода *C. persessilis* легко отличается широко сидячей M_1 . Описание его дано по Александру (с сокращениями); автору он в натуре не известен.

Распространение. Центр. Китай (Сычуань).

Биология. Лёт в июле и августе на высотах около 3900—4000 м над ур. м.

Группа «MONOCHROUS»

Тело среднего размера (длина крыльев около 28—30 мм), обычно одноцветное, без явственных темных участков. Нос редуцирован до степени небольшого бугорка или отсутствует. Членики жгутика усиков снизу явственно, но не пиловидно выпячены. Прескутум лишь со следами чуть более интенсивно окрашенных полос, нередко совсем без них. Крылья сероватые, полупрозрачные.

К группе принадлежит всего несколько видов, из которых в Палеарктике найден лишь один.

11. *Ctenacroscelis flavus* (Brun.).

Brunetti, 1911: 252 (*Tipula*); 1912: 309 (*Tipula*); 1913: 257 (*Tipula*); Edwards, 1931b: 150; Wu, 1940: 2.

Самец. Ржаво-рыжий, среднего размера. Все тело одноцветное, только вершины бедер узко и неявственно затемнены; реже прескутум со следами чуть более интенсивно окрашенных продольных полос, а брюшко затемнено (иногда даже темно-коричневое). Теменной бугорок крупный, с раздвоенной вершиной. Усики охряно-коричневатые. Весь грудной отдел с длинными щетинками. Крылья с желтоватым костальным полем и таким же маленьким неявственным глазком, перед последним небольшое просветление. M_1 явственно стебельчатая.

Гипопигий рыжий, слабо утолщен (рис. 211). IX тергит удлинённый, почти параллельносторонний, опушенная дистальная половина его значительно уже, чем голая проксимальная, диск вдоль середины с двумя сближенными продольными валиками, вершина с очень широкой, но неглубокой угловидной выемкой, дно ее с крупным зубчиком. Гоностили довольно широкие, округло-треугольные, почти голые; гоноплевриты в виде длинной узкой пластинки, вершина которой когтевидно загнута вперед и несет многочисленные длинные шипики. VIII стернит простой.

Длина тела около 30 мм, крыльев — около 27 мм.

Самка сходна с самцом. Яйцеклад коричнево-рыжий, церки очень тонкие и прямые, с тупыми вершинами; VIII стернит и вальвы необычайно плоские и узкие, острые вершины вальв достигают двух третей длины церок.

Длина тела (с яйцекладом) около 36.5 мм, крыльев — около 29 мм.

Распространение. Вост. Гималаи (Сикким, Ассам); сев. Бирма, центр. Китай.

Исследованный материал. 1♂, 2♀.

Китай: Сычуань — Омэйшань 14 VI 1956 (Хуан Кэ-жен; кол. Ин-та энтомологии АН КНР).

Биология. Горный вид, летающий в июне в поясе около 1000—1500 м над ур. м.

6. Род BRITHURA Edw.

Edwards, 1916: 262; Brunetti, 1920: 204; Pierre, 1926: 6, 20; Edwards, 1931a: 76 (как подрод рода *Tipula* L.); 1931b: 240; Alexander, 1935b: 86 (как подрод рода *Tipula* L.); Masaki, 1933a: 81; Wu, 1940: 7 (как подрод рода *Tipula* L.).

Типовой вид *Tipula imperfecta* Brunetti, 1913.

Тело крупное, массивное. Теменной бугорок в виде крупного конического выступа над основаниями усиков; рыльце длинное, с явственным носом; усики 13-члениковые, сравнительно короткие; жесткие щетинки в розетках на члениках жгутика усиков очень длинные.

Грудной отдел с голыми мезэпистернами; плевротергиты крупные с густым бархатистым опушением. Ноги толстые, 1-й членик задних лапок короче соот-

ветствующих голеней; формула шпор 1—1—2, коготки самцов с зубчиком при основании.

Крылья широкие с темными пятнами и мазками на основном более светлом фоне. Костальный край крыльев на уровне глазка обычно ($\delta\delta$) с угловидным изломом (рис. 212), реже без него; у самцов, за исключением отдельных видов, имеется хорошо развитая sc_1 , достигающая переднего края крыла; у самок этой жилки обычно нет; rs резко изогнут, не длиннее $m-cu$; r_2 нормальная, $r-m$ очень короткая, почти точечная или вовсе редуцирована, в связи с чем r_{4+5} непосредственно контактирует с дискоидальной ячейкой; вершина r_{4+5} круто загнута назад, дискоидальная ячейка высокая, короткоячеугольная; M_1 стебельчатая; m_{3+4} разветвляется близ середины длины дискоидальной ячейки. Ветви m обычно голые или с немногочисленными жесткими щетинками.

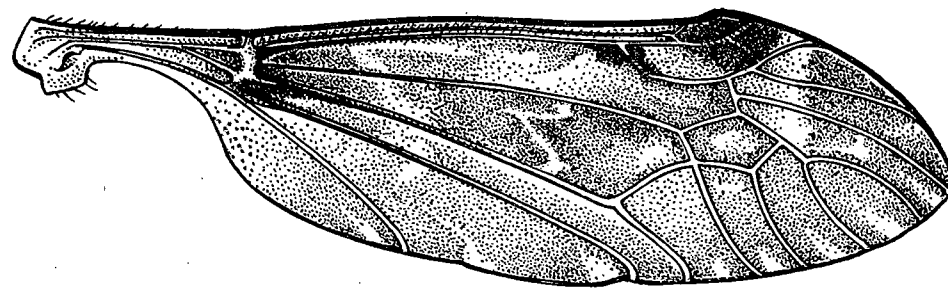


Рис. 212. Крыло самца *Brithura sancta*.

Гипопигий самцов сильно утолщен (рис. 214—215); между тергитом и стернитом IX сегмента явственный шов; выпуклый IX тергит с выемкой на вершине; IX стернит с маленькими и очень узкими гонокситами, а сзади над основанием с крупным непарным выступом; гоностили на вершине обычно с массивным шипом; гоноплевриты узкие, длинные.

Яйцеклад самок с гладкими и прямыми церками.

Преимагинальные фазы развития неизвестны.

Род *Brithura* близок к под родам *Nippotipula* Mats. и *Bellardina* из рода *Tipula*, дочерней ветвью которого он, по-видимому, является. С ними его сближают характер жилкования и рисунок крыльев, наличие жестких щетинок на крыловой чешуйке и отчасти строение гипопигия самцов. С другой стороны, характерный излом костального края крыльев, наличие у самцов большинства видов рода sc_1 и редукция $r-m$ придают роду *Brithura* настолько своеобразный облик, что нет оснований снижать его таксономический ранг до подрода рода *Tipula*, как было сделано Эдвардсом (Edwards, 1931a) и принято Александром (Alexander, 1935b). На целесообразность сохранения за *Brithura* родового ранга указывает также характер географического распространения этой группы долгоножек в пределах сравнительно ограниченной территории, населенной в основном третичной фауной с присущим ей высоким процентом эндемизма.

До сих пор описано 7 видов, из которых 4 встречаются в центр. и южн. Китае, 2, по-видимому, эндемичны для Индии и 1 широко распространен от сев. Индии на западе до о-ва Тайвань (Китай) на востоке (рис. 213). Таким образом, есть основания рассматривать род *Brithura* в качестве палеарктоарктического эндемика, проникающего на юге далеко в Ориентальную область, но отсутствующего в других зоогеографических областях. Это указывает, с одной стороны, на то, что формирование рода *Brithura* было, очевидно, связано с общим развитием третичной фауны Юго-Вост. Азии, а с другой — на его относительную молодость. По-видимому, он сложился не раньше палеогена и вследствие исчезновения соответствующих межконтинентальных связей уже не мог проникнуть из Азии в фауны Африки и Австралии. Отсутствие *Brithura* в большей части

Палеарктики и на всей территории СССР — явление вторичное и связано, возможно, с изменениями климата и растительного покрова, имевшими место в умеренной зоне Евразии в течение неогена и в плейстоцене.

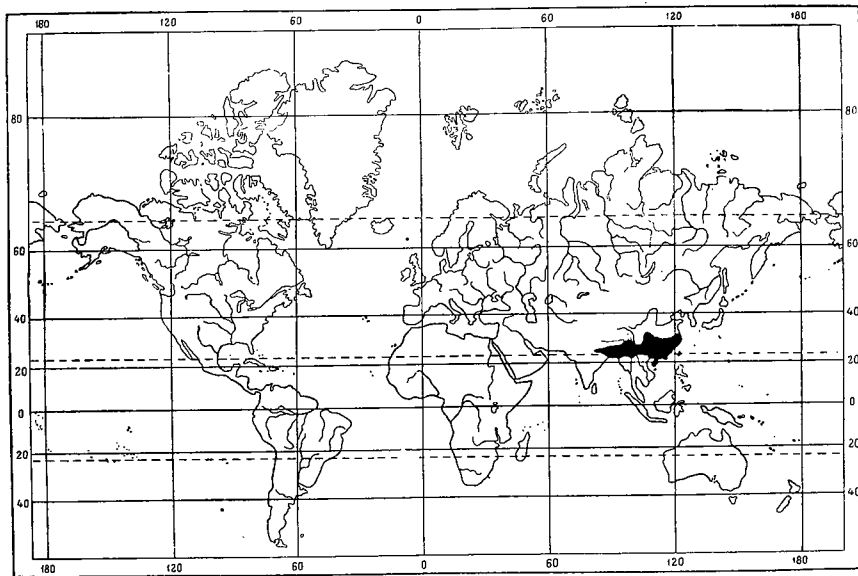


Рис. 213. Распространение видов рода *Brithura*.

Биология видов рода *Brithura* еще совершенно не изучена.

Ниже рассматриваются 5 видов, входящие в состав палеарктической фауны. Описания их приводятся по Александеру; в исследованном автором материале род не представлен.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ

С а м ц ы

- 1 (2). Бедро на вершине лишь очень неясно или вовсе не затемнены. Тело крупное (длина около 21—22 мм) 1. *B. imperfecta* (Brun.)
- 2 (1). Бедро на вершине широко и контрастно затемнены. Тело очень крупное (длина не менее 26—28 мм).
- 3 (6). Костальный край крыльев на уровне глазка с явственным угловидным изломом (рис. 212).
- 4 (5). Бока груди рыжевато-коричневые с более светлыми серебристыми участками в дополнение к светлым плевротергитам. Усики бурые с рыжеватым 2-м основным члеником. Шип на вершине гоностилей короче самих придатков 2. *B. fractistigma* Al.
- 5 (4). Бока груди одноцветно-темно-коричневые, только плевротергиты сверху светлее. Усики коричневато-желтые или светло-коричневые. Шип на вершине гоностилей не короче или даже длиннее самих придатков (рис. 214) 3. *B. fracticosta* (Al.)
- 6 (3). Костальный край крыльев на уровне глазка без угловидного излома 4. *B. sancta* Al.

С а м к и

- 1 (4). Жгутик усиков бурый. Брюшко в основном бархатисто-коричневое.
- 2 (3). Тело крупное (длина до 25 мм), вершина брюшка оранжевая 1. *B. imperfecta* (Brun.)

- 3 (2). Тело очень крупное (длина около 40—42 мм), брюшко целиком бархатисто-коричневое, охряные только задние углы тергитов 2. *B. fractistigma* Al.
- 4 (1). Жгутик усиков желтый. Брюшко сверху целиком оранжевое 5. *B. argyrosbila* (Al.)

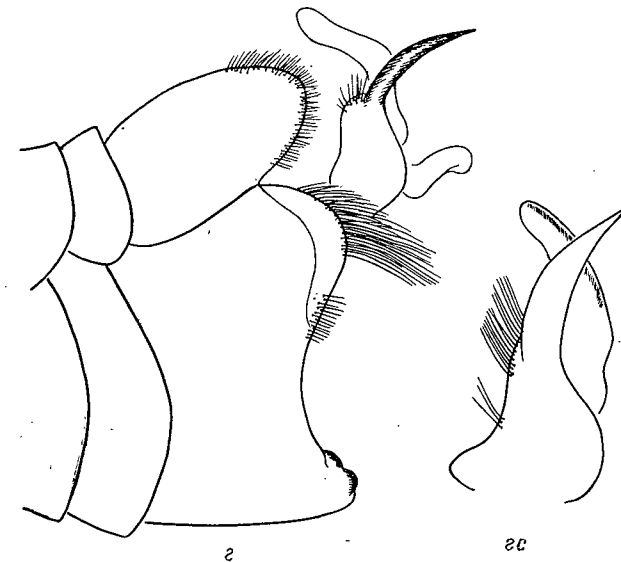


Рис. 214. Гипопигий самца *Brithura fracticosta*. По Александеру.

1. *Brithura imperfecta* (Brun.).

Brunetti, 1913 : 260 (*Tipula*). — *conifrons* Edwards, 1916 : 263; Alexander, 1920c : 263; Brunetti, 1920 : 204; Wu, 1940 : 7 (*Tipula*).

С а м е ц. Крупный, коричневый. Голова темно-бархатисто-бурая со светлым V-образным пятном под основанием теменного бугорка; рыльце темно-коричневое, 1-й основной членик усиков темно-коричневый, 2-й — коричневато-желтый, жгутик бурый. Грудной отдел почти одноцветный, темно-бархатисто-бурый, прескутум с 3 более светло-коричневыми продольными полосами; задние склериты среднеспинки с довольно густыми щетинками. Ноги светло-коричневые с более темными лапками; вершины бедер лишь неясно или вовсе не затемнены. Крылья коричневато-серые с более темными пятнами и мазками; С и участок вокруг бурого глазка желтоватые. Костальный край крыльев на уровне глазка лишь утолщен, без угловидного излома. Брюшко темно-коричневое, слабо блестящее, с оранжевой вершиной; задние углы тергитов серые. Гипопигий лишь немного толще брюшка, IX тергит очень выпуклый.

Длина тела около 21 мм, крыльев — около 17.5 мм.

С а м к а сходна с самцом. Яйцеклад светло-ржавый.

Длина тела (без яйцеклада) около 22 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Сев. Индия (Гималаи), Китай (Сычуань, о-в Тайвань).

Б и о л о г и я. Лёт в апреле и с середины августа по середину сентября в предгорьях и горах на высотах от 300—400 до 3000 м над ур. м. В течение года развиваются, по-видимому, два поколения.

2. *Brithura fractistigma* Al.

Alexander, 1925 : 392; Wu, 1940 : 7 (*Tipula*).

С а м е ц. Очень крупный, коричневый. Голова темно-коричневая, щеки и орбиты более светлые, охряно-коричневые; рыльце по бокам почти черное.

Усики бурые с рыжеватым 2-м основным члеником. Прескутум интенсивно-каштаново-коричневый, бурый по краям, с 4 чуть более светло-коричневыми продольными полосами; доли скутума в центре сероватые; диск скutelлума темно-коричневый, бока бархатисто-черные; центральная часть постскутума более темная, вершинная более светло-коричневая. Бока груди, кроме охряно-желтой дорсоплевральной перепонки, рыже-коричневые с более светлыми серебристыми участками и светлыми плевротергитами. Тазики и вертлуги коричневато-серые, бедра с зачерненными вершинами и явственным желтым предвершинным пояском; голени светло-коричневые, при основании темно-желтые; лапки черные. Крылья желтые с темно-коричневыми и серыми участками; глазок рыжеватый с коричневой каймой; темно-коричневые: мазки на основании rs , на основном изгибе r_{4+5} и $m-cu$, при основании r_2 и на a_1 в ее средней части; более светлые пятна в дистальной части крыльев, включая дистальные половины R_2 и R_3 , дистальные две трети R_4 и поверхность M_1-M_4 ; последние у края крыла также с желтыми штрихами; близ середины длины M серое угловидное пятно; A_1 с 2 желтыми краевыми пятнами, A_2 с коричневыми мазками. Костальный край крыльев с явственным угловидным изломом на уровне глазка; sc_1 длиннее sc_2 ; $r-m$ точковидная. Брюшко бархатисто-коричневое, задние углы тергитов узко охряные; стерниты с рыжеватыми участками.

Гипопигий очень крупный. IX тергит на вершине закруглен и усажен многочисленными желтыми щетинками; бугорковидный выступ на IX стерните зачернен и притуплен; шип на вершине гоностил сравнительно небольшой, короче самих придатков.

Длина тела около 32 мм, крыльев — около 23.5 мм.

С а м к а похожа на самца, но крылья с простым костальным краем, церки яйцеклада светло-желтые, длинные и стройные.

Длина тела (с яйцекладом) около 42 мм, крыльев — около 26 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Юго-вост. Китай (Гуанси).

Б и о л о г и я. Лёт в конце июля — в начале августа в предгорьях на высотах около 100 м над ур. м.

3. *Brithura fracticosta* (Al.).

Alexander, 1935b: 90 (*Tipula*).

С а м е ц. Близок к самцу предыдущего вида; отличается следующими особенностями. Усики светло-коричневые или коричневато-желтые со светло-коричневыми основными члениками. Бока груди одноцветно-темно-коричневые, только плевротергиты сверху в густом серебристом пушке. Тазики и вертлуги темно-коричневые, почти черные. Брюшко темно-коричневое, задние углы тергитов более светлые.

IX тергит на вершине с глубокой выемкой; гоностили с очень длинным массивным вершинным шипом, который не короче или даже длиннее самих придатков (рис. 214).

Длина тела 28—30 мм, крыльев — 22—24 мм.

С а м к а неизвестна.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центр. Китай (Сычуань).

Б и о л о г и я. Лёт в августе — сентябре, станции обитания — предгорья.

4. *Brithura sancta* Al.

Alexander, 1929b: 317; Wu, 1940: 7 (*Tipula*).

С а м е ц. Крупный, коричневый, описан по одному экземпляру с отломанной головой. Переднеспинка желтая, сзади в середине с двумя сближенными темно-коричневыми бугорками. Прескутум темно-коричневый с 3 почти сливающимися рыжевато-коричневыми продольными полосами, оставляющими основной фон заметным только на плечах и по бокам; задние склериты среднеспинки

рыжевато-коричневые, постскутум темно-коричневый с желтым треугольным пятном. Бока груди светло-коричневые с 2 узкими более темно-коричневыми продольными полосами; плевротергиты спереди с желтоватым налетом. Тазики темно-коричневые, вертлуги, особенно передние, светлее; бедра желтовато-коричневые с более светло-желтыми основаниями и пояском у вершины, вершина узко зачернена; голени коричневые с желтым основанием; лапки коричневые. Крылья желтые с немногочисленными темными пятнами; затемнены основания R и M , основание rs и широкий участок, который тянется от глазка поперек вершинных поперечных жилок; вершины всех ячеек от R_3 до A_2 включительно дымчатые, с небольшими желтыми мазками у края крыла; вершинные ветви m с узкими желтыми каемками, охватывающими более светлые центральные части соответствующих ячеек; на a_1 в средней части затемненный участок. Костальный край крыльев на уровне глазка лишь не-



Рис. 215. Гипопигий самца *Brithura sancta*. По Александру.

много расширен, без угловидного излома. Брюшко бурое с рыжевато-коричневыми стернитами.

Гипопигий рыжий, довольно крупный (рис. 215). Суженная вершина IX тергита с глубокой U-образной выемкой, края которой несут прямые желтые щетинки; гоностили на вершине без шипов; IX стернит сзади при основании с умеренно крупным непарным выступом.

Длина тела (без головы) около 26 мм, крыльев — 23—26 мм.

С а м к а неизвестна.

B. sancta отличается от *B. imperfecta* более крупными размерами тела, затемненными вершинами бедер и строением гипопигия самца, от *B. fractistigma* и *B. fracticosta* — простым, лишенным угловидного излома костальным краем крыльев, а также отсутствием шипа на вершинах гоностил самца.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Сев. Китай (западнее Пекина).

Б и о л о г и я. Лёт в августе.

5. *Brithura argyrosipila* (Al.).

Alexander, 1935b: 88 (*Tipula*); Wu, 1940: 4 (*Tipula*).

С а м е ц неизвестен.

С а м к а. Очень крупный оранжевый вид. Голова темно-коричневая с более светлыми орбитами и лаково-желтой макушкой темного бугорка; рыльце темно-рыжевато-коричневое. 1-й основной членик усиков темно-коричневый, 2-й — рыжевато-коричневый, жгутик светло-желтый. Прескутум и скутум коричнево-коричневые, постскутум темнее. Плевры, кроме желтой дорсоплевральной перепонки, темно-коричневые; плевротергиты вверху серебристые. Бедра желтые с явственно зачерненными вершинами; голени желтые с узко буроватыми вершинами; лапки желтовато-коричневые. Крылья светло-желтые со светло-и более темно-коричневыми участками; костальное поле коричневато-желтое, глазок оранжево-желтый с желтой каемкой, достигающей сзади дискоидальной ячейки, вершина крыльев и A_2 равномерно затемнены, с немногочисленными желтыми мазками; вершинное медиальное поле, включая M_3 , светлое; маленькие, но явственные темные пятна имеются на основании rs и в ячейке Cu . Брюшко сверху оранжевое, с более темно-коричневыми стернитами; задние края вершинных сегментов с узкой каймой. X тергит и церки рыжие, вальвы темнее.

Длина тела (с яйцекладом) 43—45 мм, крыльев — 30—31 мм.

Распространение. Центр. Китай (Сычуань).

Биология. Горный вид, встречающийся на высотах порядка 1100—2350 м над ур. м.

7. Род TIPULODINA End.

Enderlein, 1912:30 (как род сем. *Limoniidae*). Bergroth, 1913:579; Alexander, 1915:184; Brunetti, 1918:270, 322; Pierre, 1926:6, 19; Alexander, 1926a:389; Edwards, 1931a:76 (как подрод рода *Tipula* L.); 1931b:180; Alexander, 1932c:232 (как подрод рода *Tipula* L.); 1935b:115 (как подрод рода *Tipula* L.); Ishida, 1955:125 (как подрод рода *Tipula* L.).
Биология. De Meijere, 1911:64; Alexander, 1931a:151; Edwards, 1931b:182; Hennig, 1950:404.

Типовой вид *Tipulodina magnicornis* Enderlein, 1912 (Суматра).

Тело крупное или среднего размера (рис. 216). Теменной бугорок маленький, сосковидный; рыльце лишь немного длиннее своего поперечника при основании, нос явственный. Усики различной длины, 13-члениковые,⁹ членики жгутика слегка вырезаны снизу; большие из жестких щетинок в розетках на жгутике не длиннее или даже короче соответствующих члеников.

Прескутальные полосы часто неясственные, мезэпистерны голые. Ноги длинные, бедра и голени по большей части со снежно-белыми или желтоватыми предвершинными поясками, реже без них. Формула шпор 1—2—2, коготки самцов без зубчика при основании. Крылья стекловидно-прозрачные или сероватые, обычно с целиком или частично затемненным костальным полем; глазок, крупное пятно у вершины крыльев, занимающее по меньшей мере дистальные половины R_2 и R_3 , а также каемки на вершинных поперечных жилках и вершинной части *cu* бурые; нередко бурым окаймлены все жилки, ограничивающие дискоидальную ячейку, и ветви *m*. У ряда видов (группа «*pedata*») в средней части *M* имеется характерное поперечное пятно, которое спереди иногда заходит в *R*. Жилка *sc* иногда с sc_1 , *rs* короткий, короче *m-cu*, r_2 нормальная, основной изгиб r_{4+5} и *r-m* явственные, вершина r_{4+5} довольно круто загнута вперед; дискоидальная ячейка более или менее пятиугольная, M_1 стебельчатая, m_{3+4} разветвляется близ середины длины дискоидальной ячейки, *m-cu* ответвляется от m_{3+4} на некотором расстоянии перед ее развилком. Анальный угол неясственный, a_2 расположена почти параллельно заднему краю крыльев, в связи с чем A_2 очень узкая. Ветви *m* и крыловая чешуйка голые; крыловая пластинка в основаниях *R* и *M* нередко с макротрихиями.

Между тергитом и стернитом IX сегмента самцов явственный шов (рис. 217). IX тергит поперечный, почти прямоугольный, на вершине с одним или двумя опушенными выступами. IX стернит крупный, гонококситы не обособлены или отделены от стернита лишь неясственным брюшным швом. Гоностили крупные, неправильно овальные или веретеновидные, реже стержневидные. Гоноплевриты из трех отделов, средний отдел самый крупный с тупым зачерненным клювом, задний — с широко зачерненной вершиной. Позади гоноплевритов расположена дополнительная третья пара придатков в виде торчащих вверх массивных стержней с широко зачерненной и заостренной, когтевидно загнутой вершиной.¹⁰ VIII стернит простой, в группе «*pedata*» часто с сильно вытянутой назад и оттопыренной вершиной.

⁹ Эндерлейн, по-видимому не учитывая микроскопического дистального членика, считает, что у самцов *Tipulodina* усики 12-члениковые.

¹⁰ Морфологическая природа этих придатков еще неясна. Рассматривать их вслед за Эдвардсом (Edwards, 1931b:182) как гоностили нет оснований, так как они расположены позади гоноплевритов, т. е. в совершенно необычном для гоностилей положении; кроме того, у самцов *Tipulodina* снаружи гоноплевритов имеются нормально развитые гоностили, а двух пар их у долгоножек никогда не бывает. Александр (Alexander, 1923c, 1949) рассматривал эти придатки в качестве обособленных частей гонококситов под названием «плев-

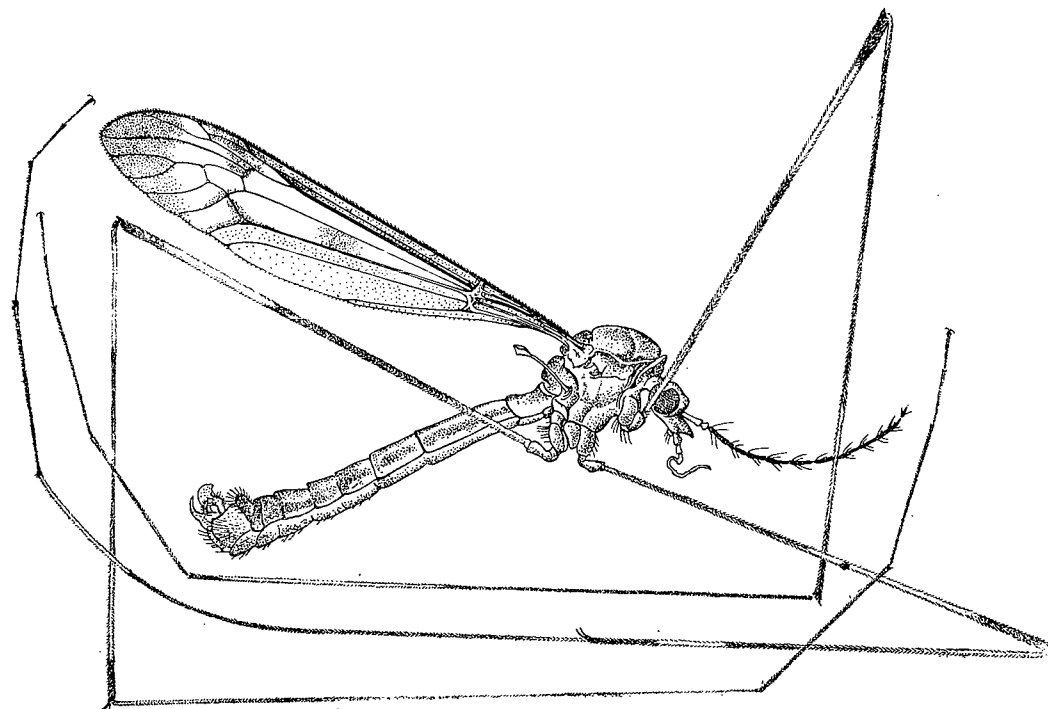


Рис. 216. Самец *Tipulodina* sp. (? *scimitar* Al.).

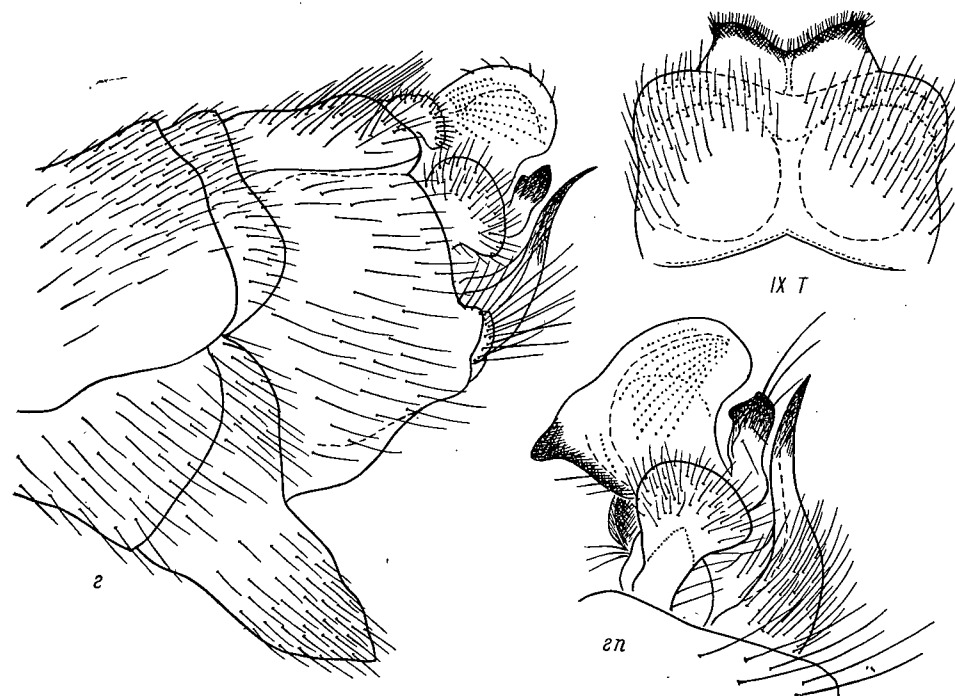
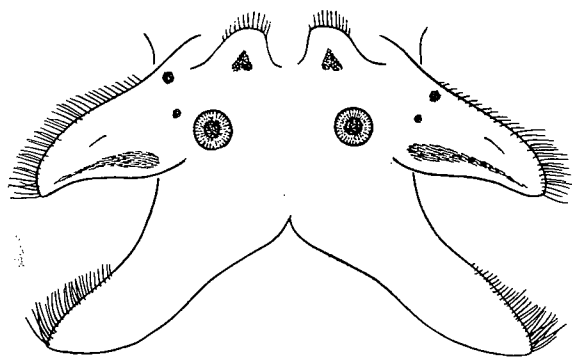


Рис. 217. Гипопигий самца *Tipulodina* sp. (? *micracantha* Al.).

Яйцеклад самок обычного строения, с тупыми церками, вершины которых загнуты вверх.

Яйца и личинки достоверно неизвестны. Личинка, предположительно принадлежащая ориентальному *T. pedata* (Wied.), характеризуется, по Александру, следующими особенностями. Наибольшая длина тела до 50—60 мм. Вокруг стигмального поля три пары мясистых выростов. Спинные выросты самые маленькие, в виде коротких тупых бугорков, вершина их с бахромкой коротких щетинок, задняя поверхность в проксимальной части с зачерненной площадкой сердцевидной формы; боковые выросты длинные и массивные, с бахромкой довольно длинных щетинок по верхнему краю; задняя поверхность их при основании с двумя зачерненными бугорками, а вдоль нижнего края с довольно длинным клиновидным темным участком, который слегка изогнут и постепенно



суживается от основания к заостренной вершине; брюшные выросты самые длинные и тонкие, наружный край их в дистальной части зачернен и снабжен бахромкой умеренно длинных щетинок. Маленькие дыхальца необычайно широко расставлены (рис. 218). Подталкиватель с 3 парами светлых жаберных мешков, из них верхняя передняя пара самая длинная, а задняя — самая короткая. В отличие от личинок многих видов рода *Tipula*, темные участки на задней поверхности боковых и по краям брюшных выростов стигмального поля представляют собой у *Tipulodina* не склериты, а густые скопления очень коротких черных микротрихий.

Рис. 218. Стигмальное поле личинки долгоножки предположительно из рода *Tipulodina* End. (?*pedata* Wied.). По Александру.

куколки такого же типа, как в роде *Tipula*, но с очень длинными и тонкими, почти нитевидными среднегрудными дыхательными трубочками, почти достигающими трети длины тела. Длина куколки до 34 мм (Де Мейере).

Наиболее характерными особенностями рода *Tipulodina* служат снежно-белые пояски на бедрах и голенях ног, напоминающие таковые у многих видов подсемейства *Dolichopezinae*, а также редуцированный (как в роде *Indotipula*) анальный угол крыльев. Оба эти признака, отсутствующие у видов рода *Tipula*, дают достаточные основания сохранить за родом *Tipulodina* его ранг, не снижая последний до степени подрода рода *Tipula*, как это было сделано Эдвардсом и принято Александром.

Филогенетически род *Tipulodina* довольно близок к подсемейству *Dolichopezinae* и, по-видимому, является одним из звеньев, связывающих его в историческом аспекте с более примитивными группами подсемейства *Tipulinae*. С другой стороны, роду *Tipulodina* свойственны также некоторые черты организации, общие с семейством лимониид, в связи с чем Эндерлейн (Enderlein, 1912), устанавливая род *Tipulodina*, первоначально даже включил его не в семейство *Tipulidae*, а в *Limoniidae*.

Однако в более поздней работе (Alexander, 1957b) он описывает «плевральные крючки» уже как задний отдел гоноплевритов. По-видимому, такая интерпретация «плевральных крючков» наиболее обоснована, так как морфологически и топографически они не только аналогичны, но, вероятно, и гомологичны когтевидно изогнутому заднему отделу гоноплевритов самцов *Tipula* s. str. и отличаются от них лишь большей автономностью, обусловленной мембранизацией базальной части склерита в месте его прикрепления к основанию гоноплевритов.

Биология видов рода *Tipulodina* не изучена. Личинки, по Александру, ведут водный образ жизни, иногда встречаются также в заполненных водой дуплах деревьев. Эдвардс сообщает (Edwards, 1931b), что на Шри-Ланка личинок *T. brunettiella* (Al.) находили в полых стволах бамбука. Окукливаются они всегда на суше в почве.

Род *Tipulodina* — типично ориентальный. Из принадлежащих к нему 45 видов 39 (87%) встречается в Юго-Вост. Азии, включая Индию, южн. тропический Китай (с Тайванем) и острова Малазии. Из пределов Палеарктики известны всего 3 вида (7%) рода, ограниченных в своем распространении Палеар-

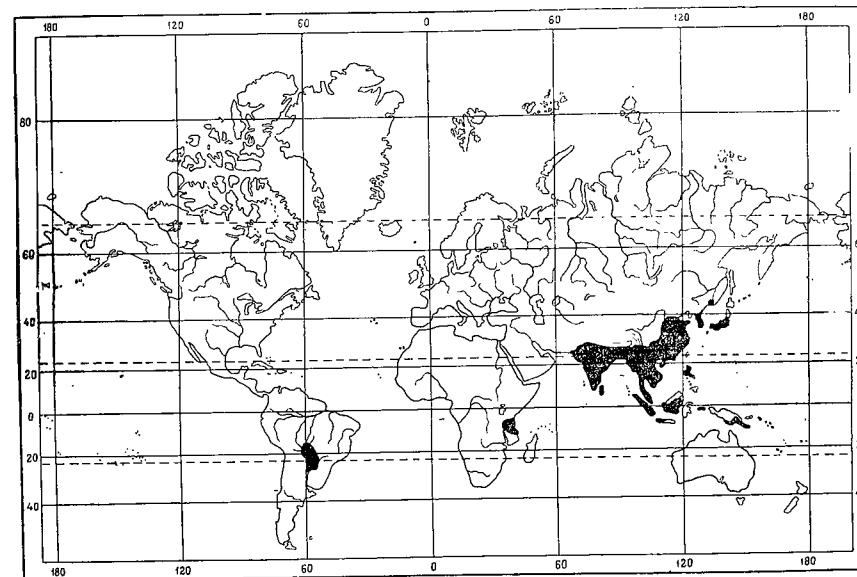


Рис. 219. Распространение видов рода *Tipulodina*.

ктической подобластью и идущих на север до южн. Приморья, Корейского п-ова, сев. Китая и сев. Японии включительно. Два вида рода *Tipulodina* (4%) описаны из Африки, и один (2%) с Соломоновых островов. Таким образом, род *Tipulodina* хотя и распространен в ряде зоогеографических областей (рис. 219), но везде, кроме Ориентальной области, представлен лишь единичными, возможно, реликтовыми видами. В связи с этим центром обилия, а может быть, и формирования рода следует считать Юго-Вост. Азию, откуда он проник в другие зоогеографические области.

Из СССР известна пока единственная самка *Tipulodina* sp., выведенная Н. П. Кривошейной из личинки, найденной ею в дупле чозении 10 V 1969 в заповеднике «Кедровая Падь» в Приморском крае. Данное нахождение смещает границу ареала рода *Tipulodina* примерно на 4° к северу по сравнению с ранее известной.

Эта самка предварительно определена как *T. joana* (Al.), которого она напоминает по окраске тела. Уверенности в точности этого определения нет, так как самка *T. joana* не была описана; от его самца имеющийся экземпляр отличается белой дистальной 1/4 или 1/5 первого членика лапок, тогда как у самца, судя по описанию, лапки целиком черные. Не исключено, однако, что это лишь проявление полового диморфизма.

Судя по характеру его современного распространения, род *Tipulodina* сложился, возможно, еще в конце мезозоя, до расчленения древней Гондваны на современные материки, а к началу палеогена имел уже достаточно широкое распространение. Не исключено также, что представители рода в кайнозое

встречались и на территории нынешней бореальной подобласти Палеарктики, где в неогене и в течение плейстоцена под влиянием изменения климата и растительного покрова произошло их вымирание.

Описание палеарктических видов рода дано ниже по Александру.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ

С а м ц ы

- 1 (2). Прескутальные полосы коричневые. Передние голени со снежно-белыми предвершинными поясками. Брюшко бурое, проксимальные тергиты по бокам коричневатые 1. *T. hopeiensis* (Al.)

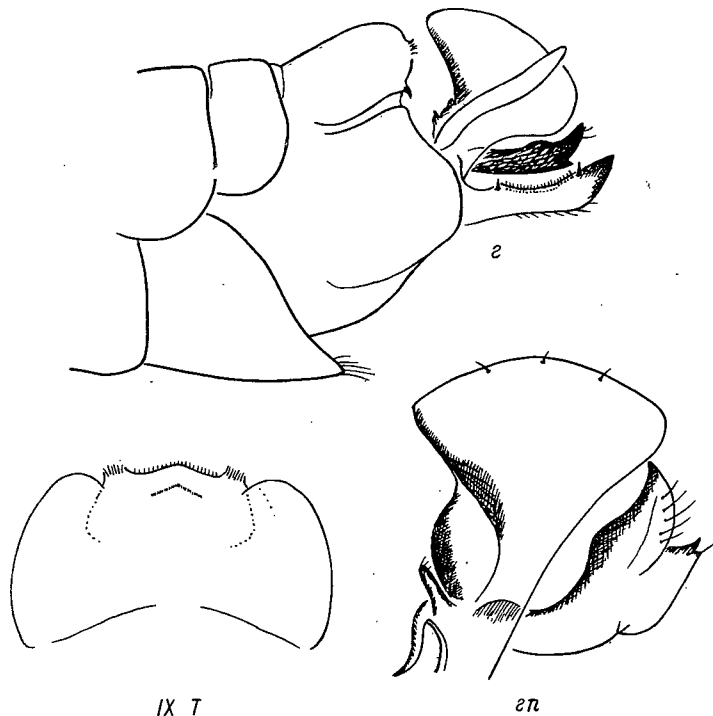


Рис. 220. Гипопигий самца *Tipulodina hopeiensis*. По Александру.

- 2 (1). Прескутальные полосы темно-серые. Передние голени без снежно-белых предвершинных поясков. Брюшко при основании желтоватое, к вершине бурое 2. *T. joana* (Al.)

С а м к и

Из палеарктических видов рода самки известны только для *T. nipponica* Al. и, может быть, для *T. joana* (Al.).

1. *Tipulodina hopeiensis* (Al.).

Alexander, 1936: 175 (*Tipula*); Wu, 1940: 13 (*Tipula*).

С а м е ц. Основная окраска бурая. Голова со светлым серебристо-серым лбом, затылок более темный, коричневато-серый, со следами темной срединной линии; рыльце коричневое. Усики, загнутые назад, не достигают оснований крыльев; оба основных членика светло-желтые, жгутик черный; жесткие

щетинки в розетках на жгутике короче соответствующих члеников. Прескутум светло-серый с 3 коричневыми продольными полосами, из которых внутренняя в передней части разделена более темной срединной линией. Постскутум коричневато-серый. Бока груди целиком желтые. Тазики, вертлуги и бедра желтые, вершины бедер узко, но явственно зачернены; передние голени черные, более светлые при основании, со снежно-белыми предвершинными поясками, средние голени с более широкими светлыми поясками; на задних голених, кроме предвершинных, имеются еще и белые базальные пояски; 1-е членики лапок в проксимальной части черные, 2-е — грязно-белые, затемненные при основании и на вершине; остальные членики темные. Крылья слегка дымчатые, более светлые в области вершинных поперечных жилок; *Sc* и глазок темно-коричневые; вершина крыльев, а также R_2 и R_4 более светло-коричневые; на вершинных поперечных жилках узкая коричневая кайма, прерванная на развилке *m*. Брюшко бурое, бока трех проксимальных тергитов более коричневатые.

Гипопигий черный с желтыми придатками. IX тергит поперечный с закругленными боковыми углами. Гоностили узкие, стержневидные. Гonoплевриты с массивным зачерненным задним отделом; широкий средний отдел вооружен на вершине 3 черными шипами. Дополнительные придатки («плевральные крючки») в виде длинной широкой пластинки с 2 черными зубцами на вершине (рис. 220).

Длина тела около 15 мм, крыльев — около 14.5 мм.

С а м к а неизвестна.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Сев. Китай (Хэбэй, Восточные гробницы). Возможно нахождение в СССР.

Б и о л о г и я. Время лёта — июль, стадии обитания — горы на высотах около 1100 м над ур. м.

2. *Tipulodina joana* (Al.).

Alexander, 1919c: 347 (*Tipula*); Ishida, 1956: 61 (*Tipula*).

С а м е ц. Основная окраска желтоватая. Голова светло-серая, темя по бокам более коричневое. Нос явственный. Основные членики усиков оранжево-желтые, жгутик черный. Прескутум светло-серый с 3 более темно-серыми продольными полосами, из которых внутренние разделены бархатисто-черной срединной линией; скутеллум и постскутум более темно-серые. Бока груди, кроме матово-желтой дорсоплевральной перепонки, сине-серые. Тазики сине-серые, вертлуги желтые, бедра коричневато-желтые с более светлыми основаниями и бурыми вершинами; голени бурые, более темные к вершине; крылья чуть желтоватые, с более интенсивно окрашенной *S* и темной *Sc*; глазок бурый, на вершинных поперечных жилках широкая бурая кайма; вершины крыльев, включая вершину R_2 , вершинные половины R_3 и R_4 , а также часть M_1 затемнены. Проксимальные тергиты брюшка желтоватые, вершинные (начиная с V) — бурые; стерниты окрашены светлее; задние края сегментов и боковые края тергитов со светлой каймой.

Гипопигий с маленьким IX тергитом; гonoплевриты на вершине с 2 зачерненными когтевидно загнутыми шипиками.

Длина тела 18—20 мм, крыльев — 17—18 мм.

С а м к а неизвестна. Возможно, что к этому виду относится упомянутая выше самка из южн. Приморья.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центр. Япония (Хонсю, Сикоку). СССР: ? юг Приморского края.

Б и о л о г и я. Комары летают в апреле.

3. *Tipulodina nipponica* Al.Alexander, 1923a: 74; Ishida, 1956: 62 (*Tipula*).

Самец неизвестен.

Самка. Тело крупное, основная окраска коричневая. Голова серебристо-серая, темя матово-серое, рыльце светло-серое с бурым носом. 1-й основной членик усиков светло-желтый с затемненной вершиной, 2-й — коричнево-желтый; жгутик черный. Прескутум светло-коричнево-серый с 3 очень широкими темно-коричнево-свинцовыми продольными полосами, из которых внутренняя с тонкой темно-коричневой срединной линией; задние склериты среднеспинки одноцветные, коричнево-свинцовые. Бока груди, кроме желтой дорсоплевральной мембраны, светло-серебристо-серые. Тазики светло-серые, вертлуги желтые, бедра темно-желтые с широко зачерненными вершинами, без снежно-белых предвершинных поясков; голени темно-коричневые с зачерненными вершинами, передние — с предвершинными белыми поясками, задние — с двумя такими поясками: перед вершиной и около основания; задние лапки белые с затемненной вершиной. Крылья желтоватые с многочисленными коричневатыми участками; *Sc*, глазок и кайма на вершинных поперечных жилках, прерванная на m_{1+2} , коричневые; вершина крыльев в пределах R_2 , R_3 и R_4 , а также дистальная половина M_1 темно-коричневые; широкая коричневая кайма тянется вдоль вершины m , основного изгиба m_{3+4} и вершины M_4 и почти заполняет M_4 ; по маленькому полупрозрачному пятну в основании M_4 и в вершинной части M ; Cu и A_1 с коричневыми мазками. Тергиты брюшка темно-коричневые, задние края их очень узко, боковые — шире песочно-желтые; стерниты более или менее одноцветные, песочно-желтые.

Длина тела (без яйцеклада) около 25 мм, крыльев — около 19.5 мм.

Распространение. Центр. Япония (Хонсю).

Биология. Лёт в августе.

8. Род *INDOTIPULA* Edw.Edwards, 1931a: 81 (как подрод *Tipula* L.); 1931b: 234; Alexander, 1932a: 23 (как подрод рода *Tipula* L.); 1935b: 112 (как подрод рода *Tipula* L.); Ishida, 1954: 125 (как подрод рода *Tipula* L.).Типовой вид *Tipula walkeri* Brunetti, 1912 (Индия).

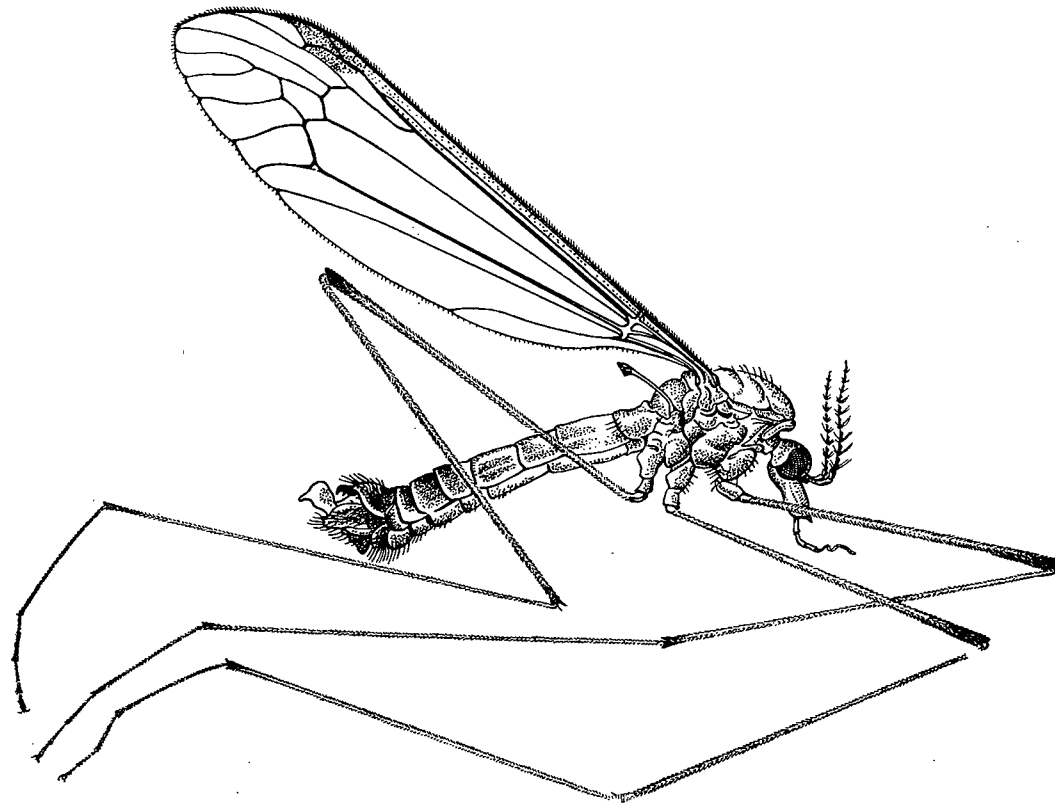
Тело стройное (рис. 321), среднего размера, у самцов короче, у самок длиннее крыльев. Основная окраска ржаво-желтых или коричневатых тонов.

Теменной бугорок плоский, неясственный или его вовсе нет; рыльце короткое, нос удлинённый, горло параллельностороннее. Усики 12-члениковые с микроскопическим вершинным члеником; членики жгутика начиная со 2-го обычно более или менее цилиндрические, лишь редко утолщены при основании. Большие из жестких щетинок на жгутике не короче или длиннее соответствующих члеников.

Прескутум ржаво-, часто почти охряно-желтый или светло-серый с 4 очень неясственными, чуть более темными продольными полосами; мезэпистерны голые, без щетинок. Формула шпор 0—0—2 или 0—1—2; на задних ногах шпоры равной длины; коготки ($\delta\delta$) с зубчиком при основании. Крылья довольно широкие, одноцветно-желтоватые или коричневатые с более интенсивно окрашенным костальным полем; крыловая лунка обычно редуцирована до двух небольших полупрозрачных мазков. Жилка *sc* иногда с коротким рудиментом sc_1 , r_2 всегда нормальная; rs у палеарктических видов в 1.5—2 раза длиннее $m-cu$; M_1 стебельчатая или сидячая; m_{3+4} разветвляется далеко впереди основания дискоидальной ячейки, близ середины ее длины; дискоидальная ячейка крупная, пятиугольная; явственного анального угла нет, a_2 сильно приближена к заднему краю крыльев и расположена почти параллельно ему,

в связи с этим A_2 необычайно узкая (рис. 221). Вершинные ветви m голые, реже с явственными макротрихиями; крыловая чешуйка голая.

Гипопигий сильно вытянут вверх (рис. 223, 224); между тергитом и стернитом IX сегмента цельный шов, если они частично слиты, то только при самом основании. IX тергит полуовальный с очень выпуклым диском, на вершине с двумя сближенными зачерненными выступами, покрытыми короткими жесткими щетинками или микроскопическими черными шипиками; гонокситы

Рис. 221. Самец *Indotipula itoana*.

крупные, отделены от стернита только брюшным швом. Вершинных придатков нет. Гоностили высоко торчат на вершине гипопигия; форма их различная, характерная для отдельных видов. Гोनоплевриты крупные, поперечные, из двух нерезко обособленных отделов; верхний край их обычно с гребнем характерных ктенидиевидных уплощенных щетинок, задний — с крупным выступом, который либо загнут вперед и почти прилегает к гоноплевритам, либо отогнут и торчит косо назад. VIII стернит простой, снизу часто с бахромкой свисающих щетинок.

Яйцеклад удлинённый с туповершинными церками и сравнительно короткими вальвами, примерно достигающими середины длины церок.

Преимагинальные фазы развития неизвестны.

Необычайно узкая ячейка A_2 сближает род *Indotipula* с родом *Tipulodina*, а через него с подсемейством *Dolichopezinae*. С другой стороны, достаточно четко прослеживаются родственные связи рода *Indotipula* с родом *Tipula*. В частности, длинные щетинки в розетках на члениках жгутика усиков, часто голые ветви m , общий характер жилкования крыльев при медиальном положении развилки m_{3+4} в дискоидальной ячейке и особенно строение гипопигия самцов придают роду *Indotipula* большое сходство с видами подродов *Acuti-*

pula Al. и *Tipula* s. str., с которыми он, возможно, связан общностью анцестральных форм. Для более точного выяснения степени родства рода *Indotipula* с под родами *Acutipula* и *Tipula* s. str. необходимо исследование его преимагинальных фаз развития.

Эдвардс (Edwards, 1931a), а вслед за ним и Александер (Alexander, 1932a) рассматривали *Indotipula* лишь как подрод рода *Tipula*, что не может быть принято. Еще при описании подрода *Indotipula* как самостоятельного таксона

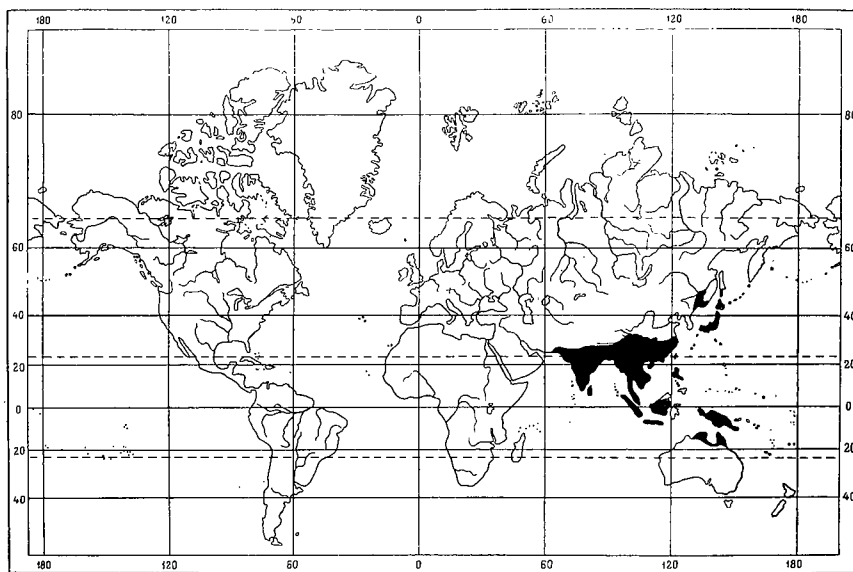


Рис. 222. Распространение видов рода *Indotipula*.

Эдвардс с полным основанием отмечал, что он заслуживает своего ранга больше какой-либо другой подродовой группы рода *Tipula*, так как характеризуется очень четким и хорошо выраженным комплексом морфологических признаков и своеобразным географическим распространением. Наглядным доказательством морфологического своеобразия и таксономической обособленности видов *Indotipula* служит то, что им свойствен ряд признаков, либо вовсе не повторяющихся в других под родах рода *Tipula*, либо повторяющихся лишь как частный случай у немногих видов их. К таким признакам относятся, например, редукция шпор на передних, а иногда и на средних голених, редукция анального угла крыльев, уменьшение числа члеников усиков до 12 и др., указывающие на то, что эволюция *Indotipula* шла в совершенно ином направлении, чем во всех под родах рода *Tipula*, взятого в целом. В связи с этим *Indotipula* несомненно заслуживает и иной, более высокой таксономической квалификации, чем систематические группы в пределах рода *Tipula*, и рассматривается тут соответственно в качестве самостоятельного рода.

Биологически этот род совершенно не изучен.

Число видов, достоверно принадлежащих к роду *Indotipula*, равно 52. Из них 43 (83%) встречаются в Южн. и Юго-Вост. Азии, включая Индию, юг Китая (включая Тайвань), Таиланд, Шри-Ланка, Индонезию, южн. Японию и Филиппины; 2 вида (4%) указаны для Австралии, столько же для Новой Гвинеи и всего 5 видов (9%) эндемично для крайнего юго-востока Палеарктики (Приморский край, южн. Сахалин, Южн. Курилы, сев. и центр. Япония). Современный центр обилия рода явно приурочен к Ориентальной зоогеографической области, по периферии которой он едва заходит в смежную Палеарктическую область (рис. 222).

По-видимому, местом первоначального обособления и развития рода *Indotipula* была Юго-Вост. Азия, откуда он уже вторично проник через острова Малайзии и Новую Гвинею в Австралию. Поскольку сухопутная связь между азиатским и австралийским континентами окончательно нарушилась еще в начале третичного периода, можно с большой долей вероятности предполагать, что род *Indotipula* сложился не позднее раннего палеогена.

Несмотря на геологическую древность рода *Indotipula* и его политипичность, он до сих пор, по-видимому, не дифференцировался на достаточно ясно очерченные группы подродового ранга, и большинство его представителей внешне настолько похожи друг на друга, что распознавание их нередко связано с большими трудностями. Возможно, однообразие и слабая дифференциация внутри рода *Indotipula* являются следствием его значительной наследственной консервативности (а может быть, и недостаточной приспособленности к современным условиям существования), что позволяет видеть в нем не только древнюю, но и реликтовую группу подсемейства Tipulinae, которая достигла своего расцвета еще в раннем кайнозое. С этой точки зрения очень характерно отсутствие видов рода *Indotipula* в современной, геологически сравнительно молодой фауне большей части Палеарктики, несмотря на то что занятую ею территорию вплоть до начала плиоцена заселяла более древняя фауна, очень близкая к нынешней палеарктической; по-видимому, наряду с другими характерными элементами она могла включать также и род *Indotipula*.

Ниже рассмотрены 5 палеарктических видов рода *Indotipula*, из которых 2 найдены в СССР, а 3 описаны из центр. Японии, но не исключена возможность их нахождения также на крайнем юге Приморского края или на южных островах Курильской гряды.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ

С а м ц ы

- 1 (6). Жгутик усиков одноцветный, иногда лишь со слабо затемненными основаниями отдельных члеников. Гоностили без острого зачерненного шипа на вершине (рис. 223, 224) (группа «*yamata*»).
- 2 (5). Гоноплевриты сзади с почти прилегающим, направленным вперед стержневидным выступом, который интенсивно зачернен (рис. 223).
(Сюда относится также *I. mendax* (Al.) из сев. Японии).
- 3 (4). Гоностили ланцетовидные с тупозаостренной вершиной; гоноплевриты шире *1а. *I. yamata yamata* (Al.)
- 4 (3). Гоностили более или менее параллельносторонние с широко закругленной вершиной; гоноплевриты уже 1b. *I. yamata subyamata* (Al.)
- 5 (2). Гоноплевриты сзади с очень крупным, с далеко оттопыренным выступом в виде молотка, который не зачернен (рис. 224) *3. *I. itoana* (Al.)
- 6 (1). Жгутик усиков явственно двуцветный, темный с контрастными желтыми поясками при основании отдельных члеников. Гоностили вытянуты на вершине в острый зачерненный шип (рис. 225, 226) (группа «*tetracantha*»).
- 7 (8). Гоностили постепенно суживаются от основания к вершине (рис. 225). Выемка между вершинными выступами IX тергита явственно уже поперечника одного выступа 4. *I. tetracantha* (Al.)
- 8 (7). Гоностили расширены перед вершиной в виде птичьей головы (рис. 226). Выемка между вершинными выступами IX тергита явственно шире поперечника одного выступа 5. *I. quadrispicata* (Al.)

С а м к и

Самки палеарктических видов рода, известные лишь для группы «*yamata*», в настоящее время не поддаются точному определению.

Группа «YAMATA»

Жгутик усиков одноцветный или лишь с неясно затемненными основаниями отдельных члеников. Основная окраска тела охряно- или ржаво-желтая.

IX стернит самцов сзади без свисающих мясистых лопастей; гоностили с широко закругленной или тупо заостренной вершиной; гоноплевриты сзади с крупным выступом, который или почти прилегает к склериту и направлен вперед (рис. 223), или далеко оттопырен и направлен назад; в первом случае он стержневидный, во втором — в виде молотка (рис. 224).

Восток Азии на север до южн. Сахалина и Южн. Курил включительно.

*1a. *Indotipula yamata yamata* (Al.).

Alexander, 1914 : 208 (*Tipula*); Riedel, 1917 : 115 (*Tipula*); Alexander, 1933b : 136 (*Tipula*); 1940a : 124 (*Yamatotipula*); Ishida, 1955 : 61 (*Tipula*); Esaki, 1957 : 1534 (*Tipula*).

Самец. Основная окраска рыжевато-желтая. Голова светло-серая с бурой срединной линией; на орбитах при основании плоского теменного бугорка по черному пятну. Усики, загнутые назад, едва достигают оснований крыльев; первые три членика ржаво-желтые, остальные — буроватые с неясно затемненными основаниями; начиная со 2-го членика жгутика при основании немного утолщены, а снизу едва заметно вырезаны; дистальный членик равен трети длины предвершинного. Прескутум светло-желтовато-серый с 4 очень широкими, почти соприкасающимися ржаво- или охряно-желтыми бархатистыми продольными полосами, края которых слегка затемнены; скутеллум и постскутум желтовато-серые. Бока груди серые с белесоватыми мезэпимерами и плевротергитами. Тазики серые, вертлуги ржаво-желтые; бедра коричневатожелтые с ржаво-желтыми основаниями и широко бурыми вершинами, голени коричневые с затемненными вершинами, лапки коричневые. Крылья желтоватые с янтарно-желтым основанием, костальным полем и глазком. Брюшко желтое с бурой вершиной; бока тергитов коричневатые, боковые края шире, задние — узко белесовато-желтые.

Гипопигий бурый, почти булавовидно утолщен (рис. 223). IX тергит черно-бурый, более или менее полукруглый, на вершине с двумя черными короткими пальцевидными выступами, основания которых сильно утолщены и расширены наружу, в профиль выступы округло-прямоугольные, поверхность их в черных щетинковидных шипиках; просвет между выступами почти вдвое уже основания одного выступа. IX стернит сзади с массивным, но тупым килем, без кисточек щетинок. Гоностили ланцетовидные с тупо заостренными вершинами. Массивные поперечные гоноплевриты вытянуты спереди в тупой зачерненный клюв, верхний край их с гребнем уплощенных щетинок, задний — с загнутым вперед стержневидным выступом, вершина которого уплощена и зачернена; передний отдел гоноплевритов на вершине сильно расширен и интенсивно зачернен. VIII стернит с обычными полуприлегающими щетинками.

Длина тела 14—15 мм, крыльев — 15—16 мм.

Самка сходна с самцом. Членики жгутика усиков светлее, с более контрастно затемненными основаниями.

Длина тела (с яйцекладом) около 16.5 мм, крыльев — около 17 мм.

От других палеарктических видов особенно наглядно отличается пальцевидными выступами IX тергита и широколанцетовидными гоностилиями гипопигия самцов.

Распространение. СССР: юг Приморского края, южн. Сахалин и Южн. Курилы. Сев. и центр. Япония (Хоккайдо, Хонсю, Сикоку) и юг Корейского п-ова. Риделем (Riedel, 1917) указан также для Тайваня (Китай), что нуждается в подтверждении.

Исследованный материал. 3 ♂.

РСФСР: Приморский край — Анисимовка, Шкотовского р-на 7 VIII 1963 (1 ♂; Нарчук). Сахалин — Перегутье 22 VII 1953 (1 ♂; Виолович). Курильские о-ва — Кунашир, оз. Лагуниное 12 VII 1954 (1 ♂; Виолович).

Биология. Лёт с мая по конец июня на небольших высотах (порядка до 400 м над ур. м.).

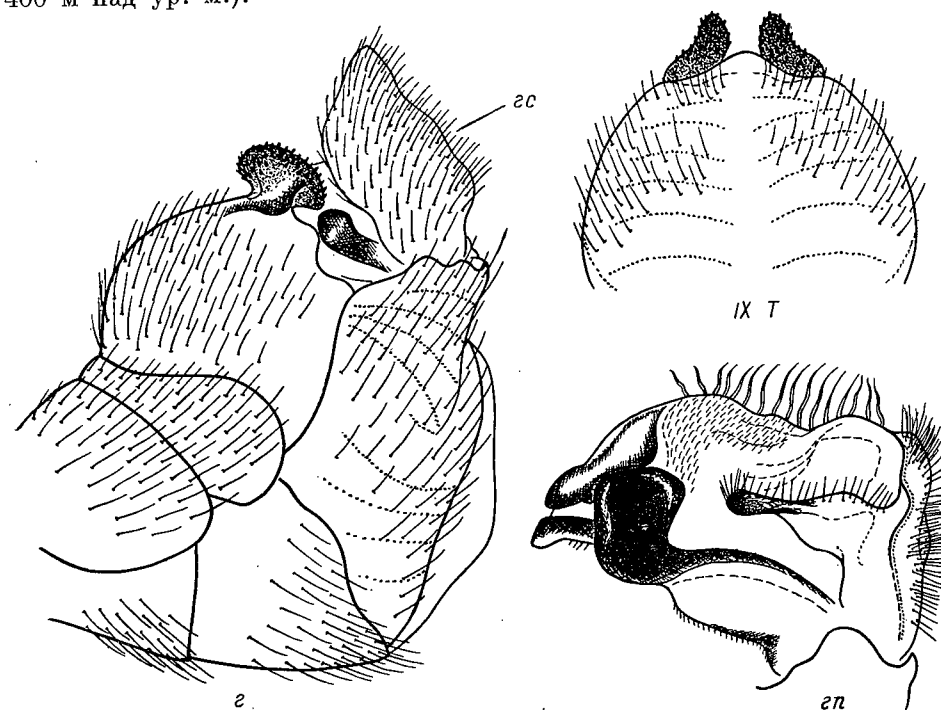


Рис. 223. Гипопигий самца *Indotipula yamata yamata*.

1b. *Indotipula yamata subyamata* (Al.) (stat. nov.)

Alexander, 1933b : 136 (*Tipula*); 1940a : 124 (*Yamatotipula*); Wu, 1940 : 13 (*Tipula*) (как вид).

Самец. Отличается от самца номинативного подвида мелкими деталями строения гипопигия. Вершинные выступы IX тергита при основании сильно утолщены и интенсивно зачернены; гоностили узкие, почти параллельносторонние, с широко закругленной вершиной; задний край их перед вершиной с короткими (у номинативного подвида — с более длинными) щетинками; гоноплевриты уже.

Длина тела 13—14 мм, крыльев — 15.5—17.5 мм.

Самка не отличается от номинативного подвида, но немного крупнее. Длина тела (? с яйцекладом) около 21 мм, крыльев — около 19 мм.

По Александру, верхний край гоноплевритов самцов у *I. yamata subyamata* всего с 18 уплощенными щетинками, тогда как у номинативного подвида их 24. Этот признак не может, однако, считаться надежным, так как и в популяциях *I. yamata yamata* встречаются особи, гоноплевриты которых снабжены всего 14—16 щетинками. Ввиду отсутствия сколько-нибудь принципиальных различий в строении гениталий между *I. yamata subyamata* и номинативным подвигом нет никаких оснований сохранять за первым из них ранг самостоятельного вида, в качестве которого он был описан Александром.

Распространение. Центр. и юго-вост. Китай (Сычуань, Чжецзян). Биология. Горная форма, летающая в мае на высотах порядка 1000—2000 м над ур. м.

2. *Indotipula mendax* (Al.).

Alexander, 1924c: 466 (*Tipula*); Ishida, 1955: 67 (*Tipula*).

Близок к предыдущему виду и очень похож на него. Отличительные признаки в очень неполном первоописании не указаны, а тип остался, к сожалению, недоступным для переисследования.

Распространение. Сев. Япония (Хоккайдо).

Биология. Лёт в июне и начале июля.

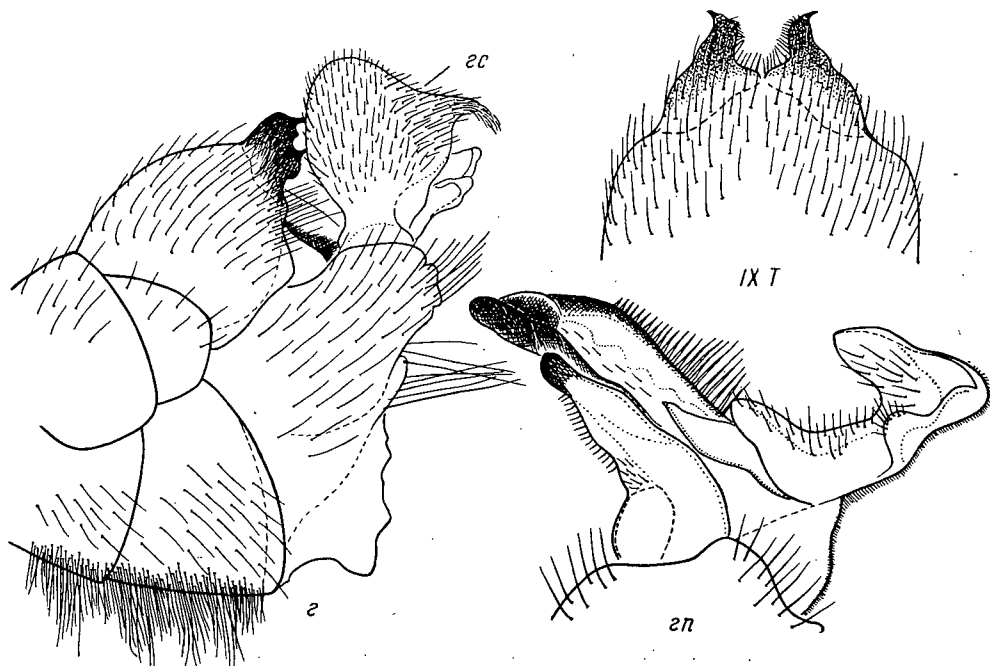


Рис. 224. Гипопигий самца *Indotipula itoana*.

*3. *Indotipula itoana* (Al.) (рис. 221).

Alexander, 1955: 368 (*Tipula*).

Самец. Внешне похож на *I. yamata* и *I. mendax*, отличается от них строением усиков и гипопигия, особенно же гоноплевритов. Усики, загнутые назад, немного выступают за основания крыльев; членики жгутика начиная со 2-го при основании умеренно, а у вершины довольно сильно утолщены и снизу явственно вырезаны.

IX тергит трапециевидный с округлыми боковыми углами и длинными вершинными выступами, которые интенсивно зачернены, на конце заострены и загнуты наружу и вниз (рис. 224); их внутренние края с жесткими щетинками, просвет между выступами округло-прямоугольный. Гоностили в виде очень крупной, расширенной к вершине пластинки, задний верхний угол которой вытянут назад в тупой выступ, несущий пучок жестких щетинок. Гоноплевриты очень своеобразные, в виде узкой косой пластинки с гребнем уплощенных щетинок по верхнему краю и крупным оттопыренным выступом сзади; вершина выступа вытянута вперед в виде молотка. IX стернит в проксимальной части с коротким широким килем. VIII стернит снизу с бахромой длинных свисающих щетинок.

Длина тела 14—16 мм, крыльев — 16.5—19 мм.

Самка сходна с самцом. Усики короче, членики жгутика у вершины слабее утолщены.

Длина тела (с яйцекладом) около 18.5 мм, крыльев — около 15.5 мм.

Распространение. Южн. Курилы (для них был указан автором (Савченко, 1956: 178) под названием *I. suenoni* (Al.)). Центр. Япония (Хонсю). Исследованный материал. 3 ♂, 6 ♀.

РСФСР: Курильские о-ва — Кунашир, окр. оз. Лагунного 23 VIII 1953 (1 ♂, 3 ♀; Виолович); окр. Южно-Курильска 24 VII 1953 (2 ♀; Виолович); берег Тихого океана близ Южно-Курильска 30 VIII 1953 (1 ♀; Виолович); Итуруп — Курильск 6 VII 1963 (1 ♂); окр. пос. Горячие Ключи 14 VII 1963 (1 ♂; Криволуцкая).

Биология. Судя по имеющимся материалам и данным Александра для Японии, *I. itoana* летает с начала июля до конца августа и встречается на высотах до 1250 м над ур. м.

Группа «TETRACANTHA»

Для видов группы характерны двуцветные усики, членики жгутика которых темные с контрастно желтыми поясками при основании, и серая основная

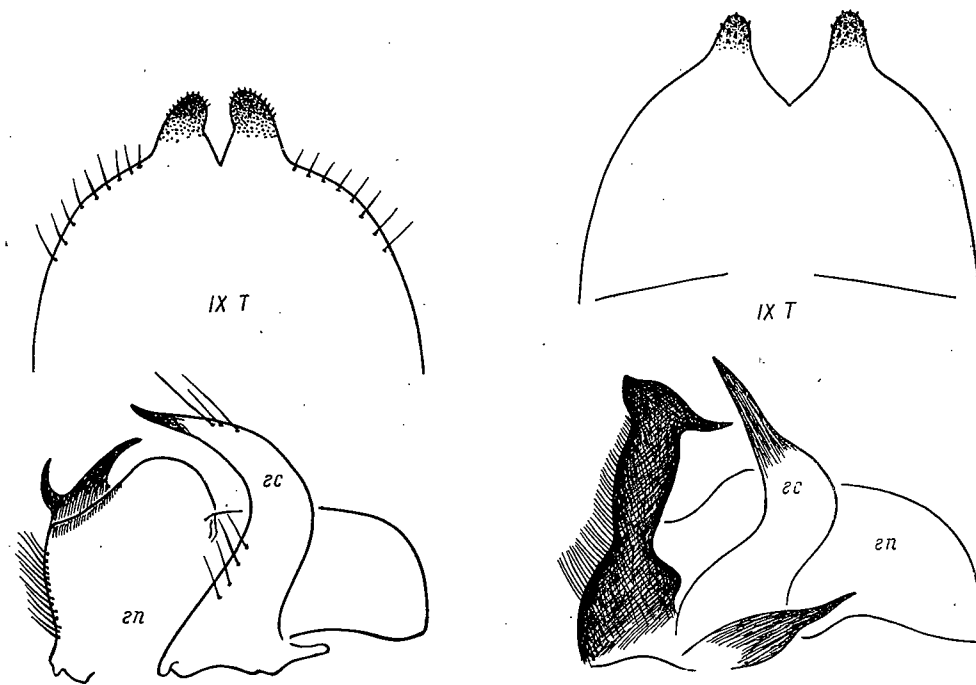


Рис. 225. Части гипопигия самца *Indotipula tetracantha*. По Александру.

Рис. 226. Части гипопигия самца *Indotipula quadrispicata*. По Александру.

окраска среднеспинки. IX стернит самцов сзади с двумя свисающими мясистыми лопастями; гоностили на вершине вытянуты в характерный черный шип; гоноплевриты сзади с двумя черными шипами, которые иногда расположены на вершине зачерненного стержневидного выступа (рис. 225, 226).

Центр. и южн. Япония.

Автору виды группы в природе не известны, описание их дается по литературным источникам.

4. *Indotipula tetracantha* (Al.).

Alexander, 1928: 457 (*Tipula*); 1933c: 334 (*Tipula*); 1953d: 73 (*Tipula*); Ishida, 1955: 61 (*Tipula*).

С а м е ц. Основная окраска, по-видимому, как у следующего вида (перво- описание было дано по обесцвеченному экземпляру из спирта). Рыльце темно- желтое с длинным носом. Основные членики усиков светлые, жгутик темно- коричневым с желтыми поясками на утолщенных основаниях отдельных чле- ников. Бедро темно-желтые с узко, но явственно затемненными вершинами, голени темно-желтые с темно-коричневыми вершинами, лапки темно-коричне- вые. Крылья желтовато-коричневые с коричневым глазком и довольно яв- ственной лункой, которая пересекает вершину R , основание дискоидальной ячейки и немного заходит сзади в основание M_3 . Брюшко в проксимальной части желтоватое, в дистальной — светло-коричневое; вершина брюшка, вклю- чая гипопигий, зачернена.

IX тергит обычной для рода формы, выемка между его вершинными высту- пами сравнительно узкая. Гоностили серповидно изогнутые назад, постепенно суживаются от основания к зачерненной острой вершине. Ганолевриты сзади с двумя черными шипами, из которых верхний почти вдвое крупнее нижнего (рис. 225). Длина тела около 13 мм, крыльев — около 17 мм.

С а м к а неизвестна.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центр. и южн. Япония (Хонсю, Сикоку, Кюсю).

Б и о л о г и я. Лёт с начала июня по конец первой декады июля.

5. *Indotipula quadrispicata* (Al.).

Alexander, 1933a: 383 (*Tipula*); Ishida, 1955: 69 (*Tipula*).

С а м е ц. Близок к самцу *I. tetracantha*, отличается главным образом строением гипопигия. Голова светло-серая с темно-желтым рыльцем и явствен- ным носом. Оба основных членика усиков желтые, жгутик коричневый с темно- желтыми поясками при основании отдельных члеников; эти пояски посте- пенно суживаются к равномерно затемненной вершине. Среднегрудь светло- серая, прескутум с 4 неявственными более темно-серыми продольными поло- сами; скутеллум темно-желтый с коричневой срединной линией. Тазики серо- ватые, вертлуги желтые, бедра желтовато-коричневые с узко зачерненными вершинами; голени коричневые, лапки бурые. Крылья и брюшко как у *I. te- tracantha*.

IX тергит с широкой выемкой между вершинными выступами. Гоностили перед вершиной расширены в виде птичьей головы. Основной отдел гано- левритов уже, чем у *I. tetracantha*, задний отдел в виде узкой интенсивно зачерненной пластинки, ее вершина с двумя шипиками (рис. 226). Размеры несколько крупнее, чем у *I. tetracantha*.

Длина тела около 16 мм, крыльев — около 17.5 мм.

С а м к а неизвестна.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центр. Япония (Хонсю).

Б и о л о г и я. Лёт в июне.

ЛИТЕРАТУРА *

- Аверин В. Г. Мероприятия, проводимые в августе. — Харьков. зем. энтомол. и фитопатол. бюро. Бюл. по вредителям сел. хоз-ва, 1913, № 5, с. 6—9.
- Ариольди К. В. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины. — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 8, с. 1155—1178.
- Банников А. Г. О зоогеографических районах Монголии и истории формирования фауны млекопитающих страны. — В кн.: Вопросы географии. М., 1954, вып. 35, с. 202—242.
- Баранов В. И. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. Часть II. — Уч. зап. Казан. гос. ун-та, 1950, т. 90, вып. 6, 237 с.
- Баргенов А. Н. О некоторых положениях истории и сложения палеарктической фауны. — Зоол. журн., 1933, т. 12, вып. 1, с. 101—129; № 3, с. 121—149.
- Бей-Биенко Г. Я. Фауна СССР (нов. сер. № 5). Насекомые кожистокрылые. М.; Л., 1936. 239 с.
- Бельшев Б. Ф. Основные подразделения Палеарктической области на основании распростра- нения стрекоз (Odonata, Insecta). — Изв. СО АН СССР, 1960, т. 10, с. 94—102.
- Бельшев Б. Ф. Голарктическая фауна стрекоз (Odonata, Insecta), ее структура, пределы распространения и вероятные пути формирования. — Изв. СО АН СССР, 1965, т. 12, вып. 3, с. 76—83.
- Берг Л. С. Современные изменения климата в сторону потепления. — Природа, 1938, № 4, с. 27—33.
- Благоვენский Г., Марков К. Ландшафты северо-запада европейской части СССР (пре- имущественно в пределах Ленинградской области) в их эволюции в позднеледнистоце- новое и послеледниковое время. Ч. II. — В кн.: Проблемы физической географии, т. 5. Л., 1938, с. 113—148.
- Бобринский Н. А., Зенкевич Л. А., Бириштейн Я. А. География животных. М., 1946. 455 с.
- * Богданов-Катьков Н. Н. Энтомологические экскурсии на овощные и бахчевые поля и ого- роды. М., 1933. 688 с.
- Васильев В. Н. О взаимоотношениях маньчжурской и «охотской» растительности и флоры. — Ботан. журн., 1944, т. 29, № 1, с. 161—170.
- Васильев В. Н. Физико-географическая среда и видообразование. М.; Л., 1966. 74 с.
- Васильев Е. М. Отчет о деятельности Энтомологической опытной станции Всероссийского Общества сахарозаводчиков в м. Смеле, Киевской губ. за 1905 г. Б. м., 1906. 14 с.
- * Васильев Е. М. Применение катков в борьбе с некоторыми вредными насекомыми. — Вестн. сахар. пром-сти, 1908, № 2, с. 1—5.
- Васильев Е. М. Отчет о деятельности Энтомологического отделения Мико-энтомологической станции за 1914 г. в Смеле, Киевской губ. Киев, 1915. 74 с.
- Васильков И. А. Экологические особенности развития сельскохозяйственных вредителей на культуре хмеля и мероприятия по борьбе с ними в условиях РСФСР. — В кн.: 2-я экол. конф. (тез. докл.), ч. 1. Киев, 1950, с. 25—33.
- Васильев И. В. Шкодликі буракоу і лубіну. Минск, 1933. 41 с.
- Верещагин Н. К. Основные черты формирования териофауны голарктики в антропогене. — Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 11, с. 1686—1698.
- Воинственский М. А. Ископаемая орнитофауна Крыма. — В кн.: Труды комплексной кар- стовой экспедиции АН УССР. Киев, 1963, с. 106—123.
- Второв П. П., Савченко Е. Н. Преимагинальные фазы развития трех видов *Vestiplex Bezzi* (Diptera, Tipulidae) с высокогорий Тянь-Шаня. — Вестн. зоологии, 1968, № 1, с. 45—63.
- Вульф Е. В. Историческая география растений. История флор земного шара. М.; Л., 1944. 545 с.
- Габуния Л. К., Трофимов Б. А. Связи третичных млекопитающих Европы и Азии. — В кн.: Третичные млекопитающие. М., 1964, с. 7—13.
- Галахов П. Н. Главнейшие вредители прядильных культур с основами общей энтомологии. М., 1931. 144 с.

* Звездочкой (*) в списке отмечены работы, содержащие сведения о мерах борьбы с вред- ными видами долгоножек.

- Гарбунова Н. Н. Шкоднікі лубіну. Минск, 1967. 115 с.
- Гейтнер В. Г. Общая зоогеография. М.; Л., 1936. 548 с.
- Гилларов М. С. Почвенная фауна и жизнь почвы. — Почвоведение, 1939, № 6, с. 3—15.
- Гилларов М. С. Кожное дыхание обитающих в почве личинок долгоножек р. *Tipula* в условиях дыхания в почве. — Докл. АН СССР, 1947, т. 56, № 8, с. 881—884.
- Гилларов М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л., 1949. 279 с.
- Гилларов М. С. Использование насекомыми почвенного яруса в сухих частях ареалов. — Успехи современ. биологии, 1951, т. 32, с. 346—351.
- Горбунова Н. Н., Турищева Н. А. Вредители кукурузы на торфяно-болотных почвах. — В кн.: Кукуруза в БССР. Минск, 1957, с. 363—371.
- Гринфельд Э. К. Питание двукрылых нектаром и пыльцой и роль их в опылении растений. — Вестн. Ленингр. ун-та, 1955, № 10, с. 15—25.
- Гринфельд Э. К. Происхождение антофилии у насекомых. Л., 1962. 185 с.
- Гринчук М. П. Верхнечетвертичная лесная фаза в истории растительного покрова Нижнего Поволжья. — Тр. Ин-та географии АН СССР, 1952, т. 52, с. 5—45.
- Дорофеев П. И. Неогеновые и четвертичные флоры юго-востока европейской части СССР. Л., 1951, с. 1—8. Цитируется по Пидопличко и Макееву (1955).
- Евлахова А. А. Энтомофторовые грибы и вызываемые ими заболевания насекомых. — Науч. тр. ин-та энтомол. и фитопатол. АН УССР. Киев, 1950, № 2, с. 309—327.
- Єфіменко М. С. Живлення крота і його народно-господарське значення в УРСР. — Збірн. праць Зоол. музею АН УРСР, 1941, № 24, с. 97—143.
- Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1950, т. 24, 176 с.
- Завадский К. М. Вид как форма существования жизни. Структура вида. — В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Л., 1967, с. 145—195, 196—242.
- Залесский Ю. М. Современное состояние изучения полета насекомых. — Успехи современ. биологии, 1955, т. 39, с. 308—327.
- *Запольская Т. І. Балотная дауганожка и меры барацьбы з ёю. — Весті АН БССР, 1964, № 1, с. 131—133.
- *Зверезомб-Зубовский Е. В. Вредители сахарной свеклы. Киев, 1957. 276 с.
- Зеров Д. К. Нарис розвитку рослинності на території Української РСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень. — Ботан. журн. АН УРСР, 1951, т. 9, № 4, с. 5—19.
- Зимин Л. С. Кубышки саранчовых. Морфология, систематика, диагностика и экология. М.; Л., 1938. 84 с. (Опред. по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН СССР, № 23).
- Зинovieв Г. А., Савченко Е. Н. Комары-долгоножки (Diptera, Tipulidae) Амуро-Зейского междуречья и их распределение по ландшафтам. — Энтомол. обозр., 1962, т. 41, вып. 3, с. 554—571.
- *Зорина Л. М. Вредные долгоножки северо-западной зоны Нечерноземной полосы СССР. Автореф. канд. дис. Л., 1955. 15 с.
- Ильинский А. И. Определитель вредителей леса. М., 1962. 392 с.
- Каспиев Б. Ф. Караганская суша в Ставрополье. — Тр. Ворошилов. гос. пед. ин-та, 1939, вып. 1, с. 59—72.
- Кипенварлиц А. Ф. Материалы к изучению биологии сем. Tipulidae (долгоножки). — Тр. АН БССР, 1939, вып. 3, с. 197—226.
- *Кипенварлиц А. Ф. Изменение почвенной фауны низинных болот под влиянием мелиорации и сельскохозяйственного использования. Минск, 1961. 197 с.
- Кістяківський О. Б. Фауна України, т. 4. Птахи. Київ, 1957. 432 с.
- Коваль Э. З., Савченко Е. М. Нові для України ентомофільні гриби на комарах-довгоногах. — Допов. АН УРСР, 1965, № 12, с. 1645—1648.
- Кожанчиков И. В. Экологические предпосылки для зоогеографического деления Евразии. — Журн. общ. биол., 1946, т. 7, с. 35—48.
- Козловская Л. С., Жданникова Е. Н. Взаимоотношения почвенной фауны и микрофлоры. Сообщение 1. — Изв. СО АН СССР, 1962, вып. 5, с. 107—117; № 7, с. 78—88.
- Колосов Ю. М., Попов Л. И. Каталог двукрылых Среднего Урала. — В кн.: Работы энтомологического отделения паразитологического отдела, вып. 1. Свердловск, 1932, с. 3—15.
- Кондаков Ю. П., Казачинская Т. Н. Эколого-географическая характеристика вредной энтомофауны лиственных сибирской в Красноярском крае. — В кн.: Лиственница. Тр. Сиб. технол. ин-та, № 39. Красноярск, 1964, с. 283—296.
- Конюка В. До питання видової специфічності райдужного вірусу довгоножки (РВД). — Допов. АН УРСР, 1965, № 6, с. 811—813.
- Кораб И. И. Свекловичная нематода. — В кн.: Свекловодство, т. 3, изд. 2-е. Киев, 1960, с. 292—300.
- Корольков Д. М. Главнейшие вредители табачных растений и меры борьбы с ними. Сухуми, 1931. 74 с.
- Красавцев Б. А. О питании травяной лягушки (*Rana temporaria* L.). — Зоол. журн., 1935, т. 14, вып. 3, с. 549—600.
- Красавцев Б. А. К биологии краснотельной жерлянки. — Природа, 1938, № 5, с. 90—95.
- Красавцев Б. А. Еще об экологии прыткой ящерицы. — Природа, 1939, № 9, с. 85—88.

- Кривошеина Н. П. О морфологических изменениях, происходящих в процессе онтогенетического развития некоторых личинок двукрылых. — В кн.: IV съезд ВЭО. Тез. докл., т. 1. 1959, с. 71—73.
- Кривошеина Н. П. Семейство Tipulidae — комары-долгоножки. — В кн.: Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М., 1964, с. 665—694.
- Кривошеина Н. П. Почвообитающие беспозвоночные основных типов леса Кадниковского лесничества Вологодской области. — В кн.: Влияние животных на продуктивность лесных биоценозов. М., 1966, с. 166—180.
- Кривошеина Н. П. Преимагинальные фазы комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Дальнего Востока. — Зоол. журн., 1972а, т. 51, вып. 4, с. 534—546.
- Кривошеина Н. П. К экологии ксплобионтных личинок типулид. — Экология, 1972б, № 3, с. 45—52.
- Кривошеина Н. П. Комплексы двукрылых насекомых, развивающихся в маакии амурской. — Тр. Биол.-почв. ин-та Дальневост. науч. центра АН СССР, 1972в, т. 7, с. 121—128.
- Кривошеина Н. П. К биологии видов рода Tipulodina Alex. (Diptera, Tipulidae), нового для фауны СССР. — Докл. АН СССР, 1972г, т. 202, № 1, с. 240—242.
- Кривошеина Н. П. Комары-долгоножки рода *Tipula* (Diptera, Tipulidae), развивающиеся в разлагающейся древесине в Южном Приморье. — Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, отд-ние биологии, 1973, т. 78, вып. 3, с. 45—465.
- Кривошеина Н. П. Ксилофильные насекомые, развивающиеся в ольхе волосистой в южном Приморье. — В кн.: Насекомые — разрушители древесины в лесных биоценозах южного Приморья. М., 1974, с. 56—64.
- Кривошеина Н. П., Мамаев Б. М. Определитель личинок двукрылых насекомых — обитателей древесины. М., 1967. 366 с.
- Криштофович А. Н. Геологический обзор стран Дальнего Востока. Л.; М., 1932. 297 с.
- Криштофович А. Н. Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода. — Сов. ботаника, 1936, № 3, с. 9—24.
- Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. — В кн.: Материалы по исследованию флоры и растительности СССР, т. II. М.; Л., 1946, с. 21—86.
- Криштофович А. Н. Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. — В кн.: Вопросы геологии Азии, т. II. М., 1955, с. 824—844.
- Крыжановский О. Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.; Л., 1965. 419 с.
- Крышталь А. Ф. К изучению динамики энтомофауны почв и подстилки в связи с половодьем в условиях долины среднего течения р. Днепра. — Зоол. журн., 1955, т. 36, вып. 1, с. 120—139.
- (Крышталь А. Ф.) Кришталь О. П. Энтомофауна грунту та підстилки в долині середньої течії р. Дніпра. Київ, 1956. 423 с.
- (Крышталь А. Ф.) Кришталь О. П. Комахи-шкідники сільськогосподарських рослин в умовах Лісостепу та Полісся. Україна. Київ, 1959. 359 с.
- Кузин А. М., Передельский А. А. Охрана природы и некоторые вопросы радиоактивно-экологических связей. — Охрана природы и заповедное дело в СССР, 1956, бюл. 1, с. 65—78.
- Кузякина В. И. Сравнительная морфология стигмального аппарата личинок Tipulidae. — Вестн. Моск. ун-та, сер. 6 (биол., почвовед.), 1971, № 1, с. 3—6.
- *Кулагин Н. М. Вредные насекомые и меры борьбы с ними, т. II, изд. 3-е. М., 1923. 275 с.
- Куренцов А. И. Вопросы зоогеографии южных частей Дальнего Востока. — Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 2, с. 153—166.
- Куренцов А. И. Зоогеография Камчатки. — В кн.: Фауна Камчатской области. М.; Л., 1963, с. 4—60.
- Куренцов А. И. Высокогорная фауна Дальнего Востока и ее происхождение. — Зоол. журн., 1964а, т. 43, вып. 11, с. 1585—1600.
- Куренцов А. И. К зоогеографической характеристике верховьев р. Бурей и долины р. Амгуни. — В кн.: Экология насекомых Приморья и Приамурья. М., 1964б, с. 5—22.
- Куренцов А. И. О зоогеографических особенностях фауны Камчатской области. — В кн.: Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатки и Магаданской области. М.; Л., 1966а, с. 63—76.
- Куренцов А. И. Итоги зоогеографических исследований северных частей Дальнего Востока за последние семь лет (1959—1965). — В кн.: Проблемы биологии на Дальнем Востоке. Владивосток, 1966б, с. 37—41.
- Курчева Г. Ф. Роль беспозвоночных животных в разложении дубового опада. — Почвоведение, 1960, № 4, с. 16—23.
- (Лавренко Е. М.) Lavrenko E. Centry «konservirovanja» tretičnych lesnych reliktiv meždu Karpatami i Altaem. — Acta Sci. natur. Moraviae, 1927, roc. 4, zoš. 2, s. 24.
- Лавренко Е. М. Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. — Журн. рус. ботан. о-ва, 1930, т. 15, с. 351—363.
- Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. — Комаровские чтения, вып. 15. М.; Л., 1962. 169 с.

- Лушова Е. П. О комарах-долгоножках (Diptera, Tipulidae) Таджикистана. — Изв. отделения естеств. наук АН ТаджССР, 1956, т. 13, с. 153—158.
- Лушова Е. П., Савченко Е. Н. Комары-долгоножки (Diptera, Tipulidae) Таджикистана. — В кн.: Фауна и зоогеография насекомых Средней Азии. Душанбе, 1966, с. 178—223.
- Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., 1959, 279 с.
- Мамаев Б. М. Зоологическая оценка стадий естественного разрушения древесины. — Изв. АН СССР (сер. биол.), 1960, № 4, с. 610—617.
- Мамаев Б. М. Деятельность крупных беспозвоночных — один из основных факторов естественного разрушения древесины. — Pedobiologia, 1961, т. 1, с. 38—52.
- Мамаев Б. М., Семенова Л. М. Особенности строения кутикулы и кутикулярных образований личинок насекомых-ксилобионтов как приспособления к условиям жизни в древесине. — Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 3, с. 351—358.
- Мамаев Б. М., Соколов Д. Ф. Участие беспозвоночных животных в естественном разрушении древесины дуба. — Почвоведение, 1960, № 4, с. 24—30.
- *Марковец А. Ф. Вредители полевых культур и меры борьбы с ними. — Изв. АН БССР, 1951, 84 с.
- Марковец А. Ф., Горбунова Н. Н. Вредители сладких люпинов в БССР. — Изв. АН БССР, 1949, № 3, с. 101—103.
- Мартьянова О. М. Филогенетические взаимоотношения мекоптероидного комплекса. — Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 1959, вып. 27, с. 221—230.
- Масловский Н. Н. Вредители сахарной свеклы в Дальневосточном крае. — Тр. Центр. науч.-исслед. ин-та сахарной пром-сти, 1934, вып. 17, с. 188—200.
- Медведев С. И. О происхождении фауны Крыма на основании изучения насекомых. — Энт. мол. обзор., 1960, т. 39, вып. 1, с. 34—51.
- Медведев С. И. Краткие сведения об энтомофауне болот Северо-восточной Украины. — Тр. биол. фак. Харьков. гос. ун-та, 1963а, вып. 36, с. 75—81.
- Медведев С. И. Распространение реликтовых видов насекомых на Восточной Украине. — В кн.: Вопросы генетики и зоологии, Харьков, 1963б, с. 75—78.
- Межжерин В. А. Биология і господарське значення бурозубки звичайної *Sorex aganeus* L. на території УРСР. — Студент. наук. праці Київ. держ. ун-та, 1958, зб. 15, біол., с. 101—107.
- *Мищенко А. И. Долгоножка *Tipula conjugata* Alex. — вредитель риса в Дальневосточном крае. — Защита растений, 1936, № 8, с. 143—147.
- *Мищенко А. И. Насекомые — вредители полевых культур Дальнего Востока. Хабаровск, 1940, 194 с.
- Мончадский А. С. Эволюция личинок и ее связь с эволюцией взрослых комаров в пределах семейства Culicidae. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1937, № 4, с. 1329—1350.
- Нейфельд И. А. Питание воробьиных птиц в южной Карелии. — Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 3, с. 416—426.
- Никитин П. А. Послепалеонтологические ископаемые флоры в Воронежской губернии и эволюция ее растительности. — Природа, 1928, № 4, с. 397.
- Новиков Г. А. Экология птиц Хибинских гор (Кольский полуостров). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1952а, т. 9, с. 1133—1154.
- Новиков А. Г. Материалы по питанию лесных птиц Кольского полуострова. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1952б, т. 9, с. 1155—1198.
- Остен-Сакен Р. Ф. Очерк современного состояния познания энтомологической фауны окрестностей С.-Петербурга. — Журн. м-ва народ. просвещ., 1857, с. 144—146.
- Павловский Е. Н. Методика ручного анатомирования насекомых. М.; Л., 1957. 81 с.
- Папанян С. Б. Данные о значении зеленой жабы в сельском хозяйстве Армянской ССР. — Изв. АН АрмССР, 1949, т. 11, с. 587—595.
- Пачоский И. К. Основы фитосоциологии. Херсон, 1921. 346 с.
- Пащенко Ю. И. Экология та господарське значення ставкової жаби (*Rana esculenta* L.) на Україні. — Тр. Зоол. музею Київ. держ. ун-та, 1959, № 6, с. 93—117.
- Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде, вып. 2. Киев, 1951. 264 с.
- Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде, вып. 3. Киев, 1954. 248 с.
- Пидопличко И. Г., Макеев П. С. О климатах и ландшафтах прошлого, вып. 1. Киев, 1952. 55 с.
- Пидопличко И. Г., Макеев П. С. О климатах и ландшафтах прошлого, вып. 2. Киев, 1955. 173 с.
- Пидопличко И. Г., Макеев П. С. О климатах и ландшафтах прошлого, вып. 3. Киев, 1959. 142 с.
- *Попов В., Николова В. Неприятели на зеленчуковите растения в България и борбата с тях. София, 1958. 225 с.
- Порфирьева Н. А. К зоогеографии планарий СССР. — Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 3, с. 454—457.
- Ревертатто В. В. Основные моменты развития флоры Средней Сибири. — Сов. ботаника, 1940, № 2, с. 48—64.
- Родендорф Б. Б. Фауна двукрылых насекомых юры Кара-Тау и значение ее для понимания путей эволюции отряда. — Докл. АН СССР, 1947, т. 55, вып. 8, с. 757—760.
- Родендорф Б. Б. Эволюция летательного аппарата насекомых. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1949, т. 16. 175 с.

- (Родендорф Б. Б.) Rohdendorf B. B. Neue Angaben über das System der Dipteren. — Verh. XI. Intern. Kongr. Entomol., 1960, Bd 1, S. 153—158.
- Родендорф Б. Б. Древнейшие инфраотряды двукрылых из триаса Средней Азии. — Палеонтол. журн., 1961, вып. 3, с. 90—100.
- Родендорф Б. Б. Отряд Diptera. Двукрылые. — В кн.: Основы палеонтологии. 9. Членистоногие трахейные и хелицерные. М., 1962, с. 307—344.
- Родендорф Б. Б. Историческое развитие двукрылых насекомых. М., 1964. 311 с.
- Рожков А. С. Вредители лиственницы сибирской. М., 1966. 219 с.
- Рубцов И. А. К морфологии наружных половых придатков двукрылых. — Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 4, с. 608—625.
- Саакян-Баранова А. А. Вредители сельскохозяйственных культур Памира. — Изв. Тадж. фил. АН СССР, 1944, № 8, с. 108—125.
- Савченко Е. Н. Новый вид комара-долгоножки (Diptera, Tipulidae) из Украинской ССР. — Энт. мол. обзор., 1952а, т. 32, с. 307—310.
- Савченко Е. Н. Новые виды комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Кавказа и северного Ирана. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1952б, т. 12, с. 321—349.
- Савченко Е. Н. Три новых вида комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) из Советской Средней Азии. — Тр. Зоол. музею Київ. держ. ун-та, 1953, № 3, с. 101—108.
- Савченко Е. Н. Новые виды комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) фауны СССР. — Тр. Зоол. музею Київ. держ. ун-та, 1954а, № 4, с. 109—132.
- Савченко Е. Н. Об отличительных признаках личинок наиболее обычных видов комаров-долгоножек. — Зоол. журн., 1954б, т. 33, вып. 3, с. 616—636.
- Савченко Е. Н. Новые виды комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) из вневосточных частей СССР. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1954в, т. 15, с. 182—198.
- Савченко Е. Н. Новые виды комаров-долгоножек из Таджикской ССР. — Докл. АН ТаджССР, 1954г, т. 12, с. 47—51.
- Савченко Е. Н. Обзор палеарктических видов комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) из группы *Tipula aino* Al. — Зоол. журн., 1955а, т. 24, вып. 6, с. 822—836.
- Савченко Е. Н. Два новых вида комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) с короткокрылыми самцами. — Энт. мол. обзор., 1955б, т. 34, вып. 2, с. 287—297.
- Савченко Е. Н. Материалы к фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Курильских островов. — Тр. Дальневост. фил. АН СССР, сер. зоол., 1956, т. 3 (6), с. 173—180.
- Савченко Е. Н. Новые палеарктические *Pales* Mg. (Diptera, Tipulidae). — Энт. мол. обзор., 1957а, т. 36, вып. 2, с. 211—223.
- Савченко Е. Н. Два новых вида комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) с Северного Кавказа. — Зоол. журн., 1957б, т. 36, вып. 10, с. 1493—1499.
- *Савченко Е. М. Порівняльна токсичність нових органосинтетичних інсектицидів для личинок комарів-довгоногів. — В кн.: Проблеми ентомології на Україні (зб. тез.). Київ, 1959, с. 213—214.
- Савченко Е. Н. Материалы по фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) юго-западного Китая. — Энт. мол. обзор., 1960а, т. 39, вып. 4, с. 885—892.
- Савченко Е. Н. Материалы по систематике палеарктических комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) подрода *Vestiplex* Bezzi рода *Tipula* L. — Тр. Всесоюз. энт. мол. о-ва, 1960б, т. 47, с. 143—216.
- Савченко Е. Н. Фауна СССР (нов. сер. № 79). Насекомые двукрылые, т. 2, вып. 3. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae), подсем. Tipulinae: род *Tipula* L. (часть 1). М.; Л., 1961а. 486 с.
- Савченко Е. Н. О фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Тувы. — Зоол. журн., 1961б, т. 41, вып. 12, с. 1893—1896.
- Савченко Е. М. До поширення та біології палеарктичних комарів-довгоногів *Tipula* (*Savtshenkia*) *benesignata* Munn. — Допов. АН УРСР, 1963, № 9, с. 1258—1261.
- Савченко Е. Н. Фауна СССР (нов. сер. № 89). Насекомые двукрылые, т. 2, вып. 4. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae), подсем. Tipulinae: род *Tipula* L. (часть 2). М.; Л., 1964а. 502 с.
- Савченко Е. Н. Комары-долгоножки (Diptera, Tipulidae) в фауне высокогорья Большого Кавказа и Грузии. — В кн.: Фауна высокогорья Большого Кавказа в пределах Грузии. Тбилиси, 1964б, с. 87—90.
- Савченко Е. М. Комари-довгоноги (Diptera, Tipulidae) нові для фауни Далекого Сходу СРСР. — Праці Ін-ту зоол. АН УРСР, 1964в, т. 20, с. 180—192.
- Савченко Е. М. Новый вид *Tipula* L. з групи «*divida*» (Diptera, Tipulidae). — Допов. АН УРСР, 1964г, № 10, с. 1394—1397.
- Савченко Е. Н. Новый вид комара-долгоножки (Diptera, Tipulidae) из Магадана. — В кн.: Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Новосибирск, 1965а, с. 29—32.
- Савченко Е. М. Экологія та преімагінальні фази розвитку комара-довгонога *Tipula* (*Savtshenkia*) *odontostyla* Sav. (Diptera, Tipulidae). — Допов. АН УРСР, 1965б, № 1, с. 124—127.
- Савченко Е. М. Фауна України, т. 14, вип. 1. Комари-довгоноги (Diptera, Tipulidae). Київ, 1966а. 528 с.
- Савченко Е. Н. О распространении, экологии и преимагинальных фазах развития комара-долгоножки *Tipula* (*Mediotipula*) *bidens* Berg. (Diptera, Tipulidae). — Энт. мол. обзор., 1966б, т. 45, вып. 2, с. 286—293.

- Савченко Е. Н. Матеріали к фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) юга Магаданской области. — В кн.: Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатка, Магаданской области. М.; Л., 1966в, с. 90—96.
- Савченко Е. М. Экология та преімагінальні фази розвитку комара-довгоногога *Tipula* (*Savtshenkia*) *gorizensis* Str. (Diptera, Tipulidae). — Допов. АН УРСР, 1966г, № 10, с. 1358—1361.
- Савченко Е. М. Матеріали до фауни комарів-довгоногів (Diptera, Tipulidae) Українських Карпат. — В кн.: Комахи Українських Карпат і Закарпаття. Київ, 1966д, с. 104—122.
- Савченко Е. М. Новый далекосхідний вид *Tipula* L. (Diptera, Tipulidae) з групи «*rigorata*». — Допов. АН УРСР, 1966е, № 8, с. 1092—1094.
- (Савченко Е. П.) *Savshenko* E. Two new east-palaeartic species of *Nephrotoma* Meig. (Diptera, Tipulidae). — *Bonn. zool. Beitr.*, 1966ж, Н. 3/4, S. 260—264.
- Савченко Е. Н. Новые и малоизвестные виды комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Закавказья. — Энтомол. обзор., 1968а, т. 47, вып. 4, с. 912—936.
- Савченко Е. Н. Новый вид комара-долгоножки (Diptera, Tipulidae) из Грузинской ССР. — Вестн. зоологии, 1968б, № 5, с. 29—32.
- Савченко Е. М. Комарі-довгоноги (Diptera, Tipulidae) нові для фауни СРСР. — Допов. АН УРСР, 1968в, № 5, с. 466—472.
- Савченко Е. М. Новый вид комара-довгоногога (Diptera, Tipulidae) з групи *Tipula* (*Yamatotipula*) *caesia* Schumm. — Допов. АН УРСР, 1968г, № 8, с. 766—768.
- Савченко Е. Н. О новом виде комара-долгоножки (Diptera, Tipulidae) с Камчатки. — Зоол. журн., 1968д, т. 47, вып. 11, с. 1667—1670.
- Савченко Е. М. Про деяких мало відомих видів комарів-довгоногів (Diptera, Tipulidae) Закавказья. — Збірн. праць Зоол. музею АН УРСР, 1969а, № 33, с. 51—60.
- Савченко Е. М. Нова *Sinotipula* Al. (Diptera, Tipulidae) з високогір'їв Середньої Азії. — Допов. АН УРСР, 1969б, № 7, с. 653—655.
- Савченко Е. Н. Дополнения к фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Южных Курил. — Энтомол. обзор., 1970а, т. 49, вып. 1, с. 108—123.
- Савченко Е. М. Комарі-довгоноги з групи *Tipula* (*Lunatipula*) *zarnigor* Sav. (Diptera, Tipulidae). — Допов. АН УРСР, 1970б, № 4, с. 371—373.
- Савченко Е. М. Дополнения до фауни комарів-довгоногів (Diptera, Tipulidae) Магаданської області РСФСР. — Збірн. праць Зоол. музею АН УРСР, 1971, № 34, с. 58—59.
- Савченко Е. М. Дополнения до фауни комарів-довгоногів (Diptera, Tipulidae) Закавказья. — Збірн. праць Зоол. музею АН УРСР, 1972, № 35, с. 29—38.
- Савченко Е. Н. Фауна СССР (нов. сер. № 105). Насекомые двукрылые, т. 2, вып. 5. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae), подсем. Tipulinae (окончание) и Flabelliferinae. М.; Л., 1973. 281 с.
- Савченко Е. Н. Дальневосточные виды комаров-долгоножек из рода *Dolichopeza* Curt. (Diptera, Tipulidae). — В кн.: Наземные членистоногие Дальнего Востока. Владивосток, 1979, с. 108—116.
- Савченко Е. Н. К фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) СССР. Подсемейство *Dolichopezinae*, род *Oropeza* Needh. — В кн.: Таксономия насекомых Дальнего Востока. Владивосток, 1980, с. 109—114.
- Савченко Е. Н., Виолович А. Н. Обзор комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Тувы. — *Ann. zool. (Warszawa)*, 1967, т. 25, с. 317—365.
- Савченко Е. Н., Виолович А. Н., Нарчук Э. П. Обзор комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Алтая. — Энтомол. обзор., 1972, т. 51, вып. 1, с. 74—95.
- Савченко Е. М., Запольська Т. І. Нові екстразональні місцезнаходження бореоальпійських видів комарів-довгоногів (Diptera, Tipulidae) на Східно-Європейській низині. — Допов. АН УРСР, 1968, № 6, с. 574—576.
- Савченко Е. Н., Криволицкая Г. О. О комарах-долгоножках (Diptera, Tipulidae) Курильских островов. — В кн.: Энтомофауна лесов Курильских островов, полуострова Камчатка, Магаданской области. М.; Л., 1966, с. 45—58.
- Савченко Е. М., Савинський П. І. Шкідники і хвороби кок-сагізу та боротьба з ними. Київ, 1950. 92 с.
- Савченко Е. Н., Шелюшко Л. А. Обзор насекомых — вредителей махорки. — Тр. Всесоюз. ин-та махороч. пром-сти. 1933, № 1, с. 202—217.
- Сакс В. Н. Климаты прошлого на севере СССР. — *Природа*, 1947, № 18, с. 19—30.
- *Селищенская А. А. Насекомые, вредящие быстрорастущим породам (ивам и тополям) в парке Лесотехнической академии. — Тр. лесотехн. акад. им. С. М. Кирова, 1938, № 51, с. 35—69.
- Семенова Л. М. Особенности строения кутикулы водных личинок насекомых как приспособление к условиям существования. — *Сas. Сeč. Společ. entomol.*, 1959, роč. 56, N 4, s. 332—337.
- Семенова Л. М. Особенности строения кутикулы почвенных насекомых (в сравнении с водными и наземными) как приспособление к условиям существования. — *Журн. общ. биологии*, 1960, т. 21, № 1, с. 34—40.

- Семенов-Тянь-Шанский А. П. Пределы и зоогеографическое подразделение Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распространения жесткокрылых насекомых. М.; Л., 1936. 16 с.
- Семенов-Тянь-Шанский А. П. Основные черты истории развития альпийских фаун. — Изв. АН СССР, отд-ние математ. и естеств. наук, 1937, № 4, с. 1211—1222.
- Серебровский П. К. Очерк третичной истории наземной фауны СССР. — В кн.: Животный мир СССР. М.; Л., 1937, с. 11—78.
- *Силантьев И. В. Материалы к монографии *Tipula olgaea* L. — Защита растений от вредителей. (1930) 1931, т. 7, с. 29—45.
- Синицын В. М. Палеогеография Азии. М.; Л., 1962. 267 с.
- Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Ч. 1: палеоген и неоген. Л., 1965. 466 с.
- Солоцько А. Вредители клевера в Тульской губ. в 1910—1914 гг. — В кн.: Тр. совещ. по вредителям клевера в центр. России. Тула, 1916, с. 115—145.
- Стебаев И. В. Роль почвенных беспозвоночных в развитии микрофлоры почв Субарктики (на примере личинок Tipulidae, Diptera). — Докл. АН СССР, 1958, т. 112, с. 720—722.
- Стебаев И. В. Зоологическая характеристика тундровых почв. — Зоол. журн., 1962, т. 41, вып. 6, с. 816—825.
- Стриганова Б. Р. Пищевая активность почвенных личинок долгоножек (Diptera, Tipulidae). — Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 3, с. 377—383.
- Таращук В. И. Птицы полевых насаждений. Киев, 1953. 123 с.
- Теленга Н. А. Происхождение и эволюция паразитизма у насекомых-наездников и формирование их фауны в СССР. Киев, 1952. 137 с.
- Толмачев А. И. О происхождении тундрового ландшафта. — *Природа*, 1927, № 9, с. 697—718.
- Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра, ч. 1. — Тр. Поляр. комис. АН СССР, вып. 8. Л., 1932. 126 с.
- Травлев А. П. Роль садовой мошки в разложении лесной подстилки в степи. — Науч. докл. высш. школы (биол. науки), 1961, № 1, с. 13—15.
- Тугаринов А. Я. О происхождении арктической орнитофауны. — *Природа*, 1929, № 7/8, с. 653—679.
- Тулашвили Н. Н. Материалы к вредной фауне полевых культур в Грузинской ССР. — Тр. Ин-та защиты растений АН ГССР, 1948, т. 5, с. 177—224.
- Федченко А. П. Список двукрылых насекомых Московского учебного округа. М., 1862, с. 45—57.
- Федченко Б. А. Diptera. — In: *Dwigubsky. Primitiae Faunae Mosquensis*, ed. II. М., 1892, с. 68—88.
- Формозов А. Н., Осоловская В. И., Благосклонов К. Н. Птицы и вредители леса. М., 1950. 181 с.
- Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин. 1. — Тр. Кольской базы АН СССР, 1936, вып. 3. 295 с.
- [Холодковский Н. А.] *Cholodkowsky N.* Über den Bau des Dipterenchoden. — *Ztschr. wiss. Zool.*, 1905, Bd 82, S. 399—410.
- Черепанов А. И. Жуки-щелкуны Западной Сибири (Coleoptera, Elateridae). Новосибирск, 1957. 380 с.
- Чернов Ю. И. Наземные беспозвоночные мезофауны в биоценозах тундровой зоны. Автореф. канд. дис. М., 1962. 19 с.
- Чернов Ю. И. Географическая зональность и животный мир суши. Сообщ. I и II. — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 8, с. 973—989, вып. 10, с. 1125—1141.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Чернов Ю. И., Савченко Е. Н. Экология и преімагінальные фази развития арктического *Tipula* (*Pterelachisus*) *carinifrons* Holm. (Diptera, Tipulidae). — Зоол. журн., 1965, т. 44, № 5, с. 777—779.
- Чернов Ю. И., Успенский С. М. Роль насекомых в питании некоторых арктических птиц. — Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, отд-ние биол., 1962, т. 67, с. 26—31.
- Шварц С. С. Эффективность критической окраски. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 1950, т. 70, вып. 4, с. 194—234.
- Шелюшко Л. А. Обзор насекомых — вредителей махорки и сигарных табаков. — В кн.: Сб. работ энтомол. отд-ния Всесоюз. ин-та махороч. пром-сти. Киев, 1935, с. 70—97.
- Штакельберг А. А. Из наблюдений над вредителями. — Петрогр. огородничество, 1920, № 11, с. 4.
- Штакельберг А. А. Комары-долгоножки. — В кн.: Список вредных насекомых СССР и сопредельных стран. I. Вредители сельского хозяйства. Тр. по защите растений, 1932, т. 1, с. 149—151.
- Штакельберг А. А. Определитель мух европейской части СССР. Л., 1933. 742 с.
- Штакельберг А. А. Фауна двукрылых восточного сектора Арктической Сибири и ее происхождение. — Изв. АН СССР, отд-ние биол. наук, 1944, № 5, с. 260—271.
- Штакельберг А. А. Долгоножки. — В кн.: Вредные животные Средней Азии. М.; Л., 1949, с. 48.
- Штакельберг А. А. Двукрылые — Diptera. — В кн.: Животный мир СССР, т. III. М.; Л., 1950, с. 162—213.

- Штакельберг А. А.** Материалы по фауне двукрылых Ленинградской обл. 1. Nematocera polyneura (Diptera). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1951, т. 9, с. 703—742.
- Штакельберг А. А.** Новые данные по фауне двукрылых (Diptera) Ленинградской обл. — Latvijas Entomologs, 1965, № 10, с. 61—71.
- Штегман Б. К.** Основы орнитогеографического деления Палеарктики. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1937, № 4, с. 1149—1164.
- Якушев М. Р.** Наблюдения над Tipula в Смоленской губернии. — Защ. раст., (1930) 1931, т. 7, № 4—6, с. 219—225.
- Alexander Ch.** Report on a collection of Japanese crane-flies (Tipulidae) with a key to the species of Pterygota. — Canad. Entomol., 1914, vol. 46, p. 157—168, 205—211, 236—242.
- Alexander Ch.** On a collection of Japanese crane-flies (Tipulidae, Diptera) in the United States National Museum. — Proc. U. S. Nat. Museum, 1915, vol. 49, p. 157—193.
- Alexander Ch.** Records of Japanese crane-flies (Diptera). — Ann. Soc. Entomol. Amer., 1918a, vol. 11, p. 443—449.
- Alexander Ch.** New species of Tipuline crane-flies from Eastern Asia (Tipulidae, Diptera). — J. N. Y. entomol. Soc., 1918b, vol. 26, p. 66—75.
- Alexander G.** The crane-flies of New York. Pt. I. Distribution and taxonomy of adult flies. — Mem. Cornell Univ. Agr. Experiment. Station, 1919a, N 25, p. 765—993.
- Alexander Ch.** The crane-flies collected by the Canadian Arctic Expedition, 1913—1918. — Rep. Canad. Arct. Expedition 1913—1918, 1919b, vol. III, Insects, Part C: Diptera, p. 3c—30c.
- Alexander Ch.** Undescribed species of Japanese crane-flies (Tipulidae, Diptera). — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1919c, vol. 12, p. 327—348.
- Alexander Ch.** The crane-flies of New York. Pt II. Biology and phylogeny. — Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Station, 1920a, N 38, p. 691—1133.
- Alexander Ch.** The crane-flies collected by Swedish expedition (1895—1896) to South Chile and Tierra del Fuego. — Ark. Zool., 1920b, bd 13, № 6, blz. 1—31.
- Alexander Ch.** New or little-known crane-flies from Formosa (Tipulidae, Diptera). — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1920c, vol. 13, p. 249—270.
- Alexander Ch.** A new species of Tipula injurious to pasture lands (Tipulidae, Diptera). — Insect. Inscit. Menstr., 1921a, vol. IX, p. 135—137.
- Alexander Ch.** Undescribed species of Japanese crane-flies (Tipulidae, Diptera). Part II. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1921b, vol. 14, p. 111—134.
- Alexander Ch.** New species of Japanese crane-flies. Part III (Diptera, Tipulidae). — Insect. Inscit. Menstr., 1922, vol. X, p. 177—188.
- Alexander Ch.** Undescribed species of Japanese crane-flies (Tipulidae, Diptera). Part IV. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1923a, vol. 16, p. 57—76.
- Alexander Ch.** Diptera of the Pribilof Islands, Alaska (Tipulidae and Rhyphidae). — North Amer. Fauna, 1923b, Bull. N 46, p. 159—169.
- Alexander Ch.** New or little-known crane-flies from Northern Japan (Tipulidae, Diptera). — Philipp. J. Sci., 1924a, vol. 24, p. 531—611.
- Alexander Ch.** Zoological result of the Swedish expedition to Central Africa 1921. Insecta, 6. Tipulidae (Diptera). — Ark. Zool., 1924b, vol. 16, N 18, p. 1—15.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae (Diptera). XXV. Palaearctic species. — Ann. Mag. Natur. Hist., 1924c, ser. 9, vol. 14, p. 457—477.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae (Diptera). XXVII. Palaearctic species. — Ann. Mag. Natur. Hist., 1925, ser. 9, vol. 15, p. 385—408.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae in the collection of the Deutsches Entomologisches Institut. — Entomol. Mitt., 1926a, Bd 15, S. 386—392.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). I. — Philipp. J. Sci., 1926b, vol. 31, p. 363—381.
- Alexander Ch.** The interpretation of the radial field of the wing in the Nematoceros Diptera, with special referenc to the Tipulidae. — Proc. Soc. New South Wales, 1927, vol. 52, p. 42—72.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia. II. — Philipp. J. Sci., 1928, vol. 35, p. 455—489.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from the Philippines (Diptera). V. — Philipp. J. Sci., 1929a, vol. 40, p. 239—273.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). IV. — Philipp. J. Sci., 1929b, vol. 40, p. 317—348.
- Alexander Ch.** A comparison of the systems of nomenclature that have been applied to the radial field of the wing in the Diptera. — In: Proc. IV. Intern. Congr. Entomol. Ithaca, 1928, vol. II. Tring Herts, 1929c, p. 700—707.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). VIII. — Philipp. J. Sci., 1930, vol. 43, p. 507—536.
- Alexander Ch.** Deutsche Linnologische Sunda-Expedition, XXXVI. The crane-flies (Tipulidae, Diptera). — Arch. Hydrobiol., 1931a, Suppl.-Bd 9, H. 1/2, S. 135—191.
- Alexander Ch.** Crane-flies of the Baltic Amber (Diptera). — Bernstein-Forschungen, 1931b, H. 2, p. 1—135.

- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from the Philippines (Diptera). XI. — Philipp. J. Sci., 1931c, vol. 46, p. 269—304.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from the Philippines (Diptera). XIII. — Philipp. J. Sci., 1932a, vol. 48, p. 21—49.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). X. — Philipp. J. Sci., 1932b, vol. 49, p. 105—136.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from the Philippines (Diptera). XII. — Philipp. J. Sci., 1932c, vol. 49, p. 232—276.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XI. — Philipp. J. Sci., 1932d, vol. 49, p. 373—406.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia. XIII. — Philipp. J. Sci., 1933a, vol. 51, p. 369—408.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XV. — Philipp. J. Sci., 1933b, vol. 52, p. 131—166.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XVI. — Philipp. J. Sci., 1933c, vol. 52, p. 305—348.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XVII. — Philipp. J. Sci., 1933d, vol. 52, p. 395—442.
- Alexander Ch.** Tipulidae. — In: Curran C. H. The families and genera of American Diptera. N. Y., 1934, p. 28—60.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia. XXIV. — Philipp. J. Sci., 1935a, vol. 56a, p. 525—562.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XXV. — Philipp. J. Sci., 1935b, vol. 57, p. 81—148.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XXVI. — Philipp. J. Sci., 1935c, vol. 57, p. 195—225.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XXVIII. — Philipp. J. Sci., 1935d, vol. 58, p. 358—426.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XXX. — Philipp. J. Sci., 1936, vol. 60, p. 165—204.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern China. Part I. — Notes d'entomol. Chinoise, Museum Heude, 1937, vol. 4, p. 1—28.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XXXVI. — Philipp. J. Sci., 1938a, vol. 66, p. 93—134.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XXXIX. — Philipp. J. Sci., 1938b, vol. 66, p. 439—478.
- Alexander Ch.** In: Carpenter F. Fossil insects from the Creede Formation Colorado, Pt. 1. — Psyche, 1938c, vol. XLV, p. 112.
- Alexander Ch.** Studies on the Tipulidae of China (Diptera). IV. New or little known crane-flies from Tien-mu-shan, Chekiang. — Lingnan Sci. J., 1940a, vol. 19, p. 121—132.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XLIII. — Philipp. J. Sci., 1940b, vol. 73, p. 375—420.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XLIV. — Philipp. J. Sci., 1941, vol. 76, p. 21—66.
- Alexander Ch.** The Oriental Tipulidae in the collection of the Indian Museum, Pt. II. — Rec. Ind. Museum, 1942a, vol. 44, p. 29—72.
- Alexander Ch.** Family Tipulidae (in: Guide to the Insects of Connecticut. Part VI. The Diptera or true flies of Connecticut, 1st Fascicle). — Bull. Connecticut Station Geol. Natur. Hist. Survey, 1942b, N 64, p. 1—509.
- Alexander Ch.** A noteworthy undescribed crane-flies from tropical America (Diptera, Tipulidae). — Bull. Brookl. Entomol. Soc., 1944a, vol. 39, p. 92—93.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae from Venezuela (Diptera). III. — Bol. Entomol. Venezolana, 1944b, vol. III, p. 35—50.
- Alexander Ch.** Undescribed species of crane-flies from Northern Korea (Diptera, Tipuloidea). — Trans. Roy. entomol. Soc. London, 1945, vol. 95, p. 227—246.
- Alexander Ch.** Undescribed species of crane-flies from the Western United States and Canada (Dipt.: Tipulidae). VII. — Entomol. News, 1947a, vol. 58, p. 61—67.
- Alexander Ch.** New or little-known Tipulidae (Diptera). LXXIX. Oriental-Australasian species. — Ann. Mag. Natur. Hist., 1947b, ser. II, vol. 14, p. 388—414.
- Alexander Ch.** The Oriental Tipulidae in the collection of the Indian Museum, Pt. III. — Rec. Ind. Museum, 1952, vol. 50, p. 321—358.
- Alexander Ch.** Records and descriptions of Japanese Tipulidae (Diptera), part I. The crane-flies of Shikoku, I. — Philipp. J. Sci., 1953a, vol. 82, p. 21—75.
- Alexander Ch.** Records and descriptions of Japanese Tipulidae (Diptera), part II. The crane-flies of Shikoku, II. — Philipp. J. Sci., 1953b, vol. 82, p. 141—178.
- Alexander Ch.** Records and descriptions of Japanese Tipulidae (Diptera). Part III. The crane-flies of Shikoku. — Philipp. J. Sci., 1953c, vol. 82, p. 263—308.
- Alexander Ch.** The insect fauna of Mt. Ishizuchi and Omoga Valley, Iyo, Japan. — Trans. Shikoku Entom. Soc., 1953d, vol. 3, N 5/6, p. 71—80.
- Alexander Ch.** Records and descriptions of Japanese Tipulidae (Diptera). Part IV. The crane-flies of Shikoku, III. — Philipp. J. Sci., 1954, vol. 83, p. 263—303.

- Alexander Ch. Undescribed species of Japanese crane-flies (Diptera, Tipulidae), part VIII. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1955, vol. 48, p. 364—374.
- Alexander Ch. Two new crane-flies from Point Barrow, Alaska. — Pan-Pacif. Entomol., 1956a, vol. 32, p. 123—125.
- Alexander Ch. Tipulidae. — In: Ruwenzori Expedition 1934—35, vol. I, fasc. 7. London, 1956b, p. 1—380.
- Alexander Ch. Diptera. In: A Century of Progress in the Natural Sciences, 1853—1953. San Francisco, (1955), 1957, p. 579—585.
- Alexander Ch. Undescribed species of crane-flies from the Himalaya mountains (Tipulidae, Diptera), IV. — J. N. Y. entomol. Soc., 1959, vol. 67, p. 223—235.
- Alexander Ch. New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XLVIII. — Philipp. J. Sci., 1961a, vol. 90, p. 97—154.
- Alexander Ch. New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). XLIX. — Philipp. J. Sci., 1961b, vol. 90, p. 155—214.
- Alexander Ch. New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). L. — Philipp. J. Sci., 1961c, vol. 90, p. 397—445.
- Alexander Ch. The crane-flies (Tipulidae, Diptera). In: Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Bolivians, XVII. Diptera. II. — Veröff. Zool. Staatssamml. München, 1962a, Bd VII, S. 9—159.
- Alexander Ch. Taxonomic studies of crane-flies of Newfoundland. — Yearbook Amer. philosoph. Soc., 1962b, p. 267—271.
- Alexander Ch. New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). LI. — Philipp. J. Sci., 1963a, vol. 92, p. 205—246.
- Alexander Ch. Some Tipulidae from Tibet and upper Burma in the British Museum (Natural History) (Diptera). — Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.). Entomol., 1963b, vol. 14, p. 349—340.
- Alexander Ch. Diptera (Nematocera) Tipulidae. — In: South African Animal Life. vol. XI, Stockholm, 1964, p. 229—441.
- Alexander Ch. New Subgenera and Species of crane-flies from California (Diptera : Tipulidae). — Pacific Insects, 1965a, vol. 7, p. 333—386.
- Alexander Ch. New or little-known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). LVI. — Philipp. J. Sci., 1965b, vol. 94, p. 235—286.
- Alexander Ch. Family Tipulidae. — In: A Catalog of the Diptera of America north of Mexico. Agric. Research Service U. S. Dep. of Agr., Agr. Handbook Bull. N 276. Washington, 1965c, p. 16—41.
- Alexander Ch. New or little known Tipulidae from Eastern Asia (Diptera). LVI. — Philipp. J. Sci., 1966a, vol. 94, p. 235—286.
- Alexander Ch. The crane-fly fauna of the Southern Kuriles (Tipulidae, Diptera). — Mushi, 1966b, vol. 39, p. 119—126.
- Alexander Ch., Alexander M. M. Family Tipulidae. — In: A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States, fasc. 4. Museu de Zoologia Universidade de São Paulo, 1970. 259 p.
- Alexander Ch., Alexander M. M. Family Tipulidae. — In: A Catalog of the Diptera of the Oriental Region, vol. I. Suborder Nematocera. Honolulu, 1973, p. 11—539.
- Allen A. The behavior of a wasp (*Vespa* sp.) with prey (Dipt., Tipulidae). — Entomol. month. Mag., 1962, vol. 98 (4), p. 88.
- Alma P. J. Parasitization of Tipula spp. (Diptera, Tipulidae) by *Siphona geniculata* (Degeer) (Diptera, Tachinidae). — Entomol. month. Mag. (1975). 1976, vol. 111, p. 105—107.
- Antho S. The larva of *Ctenophora angustipennis* Lw. — J. Morphol. 1908, vol. XIX, p. 541—560.
- Antho H. Der Kopfbau der Larven einiger Nematoceren Dipteren-Familien: Rhyphidae, Trichoceridae, Psychodidae und Ptychopteridae. — Spolia zool. Musei Hauniensis, 1943, Bd 3, S. 7—61.
- Arlt Th. Handbuch der Paläogeographie, Bd I. Palaeontologie. Leipzig, 1919. 679 S.
- Audcent H. A preliminary list of the hosts of some British Tachinidae (Diptera). — Trans. Soc. Brit. Entomol., 1942, vol. 8, p. 1—42.
- Aymard A. Reste zahlreicher Insekten in den Mergeln der Gypsformation zu Puy. — Bull. Soc. geol. France, 1835, t. 6, p. 235—236.
- Backendorf O. Description of *Oligosita tominici* n. sp. (Hym., Trichogrammatidae) and notes on the hosts of *Anagrus atomus* (L.) and *Anaphes autumnalis* Foerster (Hym., Mymaridae). — Entomophaga, 1971, vol. XVI, p. 363—366.
- *Baer W. Die Bedeutung der insektenfressenden Vögel für die Forstwirtschaft. — Aus der Natur, 1913, Jg. 9, S. 659—671.
- Baer W. Die Tachinen als Schmarotzer der schädlichen Insekten, ihre Lebensweise, wirtschaftliche Bedeutung und systematische Kennzeichnung. — Ztschr. angew. Entomol., 1920, Bd 6, S. 185—246; Bd 7, S. 349—423.
- Balachowsky A., Mesnil L. Les Insectes Nuisibles aux Plantes cultivées etc., t. 1. Paris, 1936, 1140 p. (Tipulidae — p. 862—875).
- Barnes H. On the occurrence of mites on crane-flies. — Entomol. month. Mag., 1924, ser. 3, vol. 10 (60), p. 135—137.

- Barnes H. The ecological distribution of adult crane-flies in Carnarvonshire. — J. Ecol., 1925, vol. 13, p. 138—148.
- Barnes H. Methods of investigating the bionomics of the common crane-fly, *Tipula paludosa* Meigen together with some results. — Ann. appl. Biol., 1937, vol. 24, p. 256—368.
- Barnes H. Sampling for Leather-Jackets with Orthodichlorbenzene emulsion. — Ann. appl. Biol., 1941, vol. 28, p. 23—28.
- Baudisch F. Über *Tipula crocata* Schr. — Centralbl. Dt. Ges. Forstwirtschaft., 1883, Bd 9, S. 548—549.
- Bauer H. Die Chromosomen von *Tipula paludosa* Meig. in Eibildung und Spermatogenese. — Ztschr. Zellforsch. mikroskop. Anat., 1931, Bd 14, S. 138—193.
- Bauer H. Die Histologie des Ovars von *Tipula paludosa* Mg. — Ztschr. Wiss. Zool., 1933, Bd 143, S. 53—76.
- Bauer H., Dietz R., Röbbelen C. Die Spermatocytenteilung der Tipuliden. III. Das Bewegungsverhalten der Chromosomen in Translokationsheterozygoten von *Tipula oleracea*. — Chromosoma, 1961, Bd 12, S. 116—189.
- Baylis H. A nematode parasite of tipulid larvae. — Ann. Mag. Natur. Hist., 1946, ser. 11, vol. 18, p. 53—59.
- Bayreuther K. Die Oogenese der Tipuliden. — Chromosoma, 1956, Bd 17, S. 508—557.
- Becker R. Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipteren-Larven. — Zool. Jb., Abt. Anat. Ontogenie Tiere, 1910, Bd 29, S. 281—314.
- Bekker E. Zur morphologischen Bedeutung der Pleuren bei Ateloceraten. — Zool. Anz., 1924, Bd 60, S. 169—185.
- Beling Th. Beitrag zur Naturgeschichte verschiedener Arten aus der [Familie der Tipuliden. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1873, Jg. 23, S. 575—592.
- Beling Th. Zweiter Beitrag zur Naturgeschichte (Metamorphose) verschiedener Arten aus der Familie der Tipuliden. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1878, Jg. 28, S. 21—56.
- Beling Th. Dritter Beitrag zur Naturgeschichte (Metamorphose) verschiedener Arten aus der Familie der Tipuliden. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1886, Jg. 36, S. 171—214.
- Bell A. Postglacial Insects. — Entomologist, 1888, vol. 22, p. 1—2.
- Berendt G. Die Insekten im Bernstein, ein Beitrag zur Tiergeschichte der Vorwelt, Pt I. Berlin, 1830. 38 S.
- Berendt G. Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt, Bd I. Berlin, 1845. 125 S.
- Bergold G. Viruses of Insects. — In: Hallauer C., Meyer K. Handbuch der Virusforschung. Wien, 1958, S. 60—142.
- Bergroth E. On some South African Tipulidae. — Entomol. Tidskr., 1888a, bd IX, s. 127—141.
- Bergroth E. Oesterreichische Tipuliden. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1888h, Jg. 38, S. 651—656.
- Bergroth E. Ueber einige paläarktische Tipuliden. — Wien. Entomol. Ztg, 1889, Jg. VIII, S. 113—120.
- Bergroth E. A new genus of Tipulidae from Turkestan with notes on other forms. — Ann. Mag. natur. Hist., 1913, ser. 8, vol. 11, p. 575—584.
- Berlese A. Gli Insetti. Loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti con l'uomo, vol. I. Milano, 1909. 1004 p.
- Bertrand H. La nymphe de *Stygeropsis pubescens* Loew (Dipt., Tipulidae). — Entomologiste, 1950, t. 6, p. 119—123.
- Bertrand H. Les insectes aquatiques d'Europe (genres: larves, nymphes, imagos). Vol. II. — In: Encycl. entomol., ser. A., t. 31. Paris, 1954. 547 p.
- Bezzi M. Riduzione e scomparsa delle ali negli insetti. — Natura (Milano), 1916, vol. 7, p. 85—182.
- Bezzi M. Una nuova *Tipula* della Alpi con ali ridotte anche nell' maschi (Dipt.). — Ann. Museo civ. Stor. natur. «G. Doria», 1924, vol. LI, p. 228—233.
- Bigot J. M. F. Catalogue of the Diptera of the Oriental Region. — J. Asiat. Soc. Bengal., 1891, vol. 40, p. 258—282.
- Bilsing S. Quantitative studies in the food of spiders. — Ohio J. Sci., 1920, vol. XX, p. 215—260.
- Bloch M. Beitrag zur Naturgeschichte des Kopals. — Beschäft. Berl. Ges. Naturforsch. Ver., 1776, H. II, S. 91—196.
- Bode A. Die Insektenfauna des Ostniedersächsischen oberen Lias. — Palaeontographica (Abt. A), 1953, Bd 103, S. 296—318.
- Bodenheimer F. Beiträge zur Kenntnis von *Tipula oleracea* L. Zur Schädlingsökologie. — Ztschr. angew. Entomol., 1923a, Bd 9, S. 1—80.
- Bodenheimer F. Beiträge zur Kenntnis der Kohlschnake (*Tipula oleracea* L.). — Ztschr. wiss. Zool., 1923b, Bd 121, S. 395—441.
- Bodenheimer F. Beiträge zur Kenntnis der Kohlschnake (*Tipula oleracea* L.). — Arch. Nat. (Abt. A), 1924a, Bd 90, H. 2, S. 61—108.
- Bodenheimer F. Beiträge zur Kenntnis von *Tipula oleracea* L. Zur Kenntnis der Larve. — Zool. Jb., Abt. Systematik, 1924b, Bd 48, S. 129.
- Bodenheimer F. Tipuliden. — In: Sorauer P. Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd 5. Berlin, 1932, S. 30—56.
- *Bollow H. Über das Auftreten von Wiesenschnaken (Tipuliden)-Larven in Jahre 1955/56 in Bayern. — Pflanzenschutz, 1956, Jg. 8, S. 116—119.

- *Borg Å. Harkrankshärningarna 1952. — Växtskydds-notiser, 1952, Bull. N 5—6, p. 85—92.
- Borg Å. The harkar ov släktet tillhörande *Tipula oleracea*-gruppen. — Växtskydds-notiser, 1960, Bull. N 2, p. 24—23.
- Börner C. Systematik des Hexapoden. — Zool. Anz., 1904, Bd 27, S. 511—533.
- Bouché P. Naturgeschichte der Schädlichen und nützlichen Garten-Insecten und die bewährtesten Mittel zur Vertilgung der ersten. Berlin, 1833. 176 S.
- Bovien P. Plantesynonyme i Danmark 1945 (1946). — Tidsskr. Planteavl, 1948, bd LI, s. 373—437.
- Brauer F. Beiträge zur Kenntnis des Flügelgeäders der Dipteren nach Adolph's Theorie. — Wien. entomol. Ztg. 1883a, Jg. II, S. 27—30.
- Brauer F. Die Zweiflügler des Kaiserischen Museums. — Denkschr. Kaiser. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Cl., 1883b, Bd 40, H. 7, 100 S.
- Brauns A. Zweiflüglerlarven als Holzschädlinge? — Norddt. Holzwirtsch., 1951, N 5, S. 15.
- Brauns A. Sind Schnakenlarven immer nur schädlich? — Gesunde Pflanzen, 1953a, Bd 5, S. 2.
- Brauns A. Die Typen der Stigmenverteilung bei terricolen Dipterenlarven. — Zool. Anz., 1953b, Bd 150, H. 7/8, S. 171—178.
- Brauns A. Terricole Dipterenlarven. Braunschweig, 1954a. 179 S.
- Brauns A. Puppen terricoler Dipterenlarven. Braunschweig, 1954b. 156 S.
- Brauns A. Die Beteiligung bodenlebenden Zweiflüglerlarven an Bildung coprogener Humuselements. — Ztschr. angew. Zool., 1954c, Bd 3, S. 233—241.
- Brauns A. Die Sukzession der Dipterenlarven bei der Stockhumifizierung. — Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere, 1954d, Bd 43, S. 313—320.
- Brauns A. Die terricolen Dipterenlarven im Verknüpfungsgefüge der Waldbiozönose. — Bonn. zool. Beitr., 1955, Bd 5, S. 223—231.
- Brindle A. The ecological significance of the anal papillae of *Tipula* larvae (Dipt., Tipulidae). — Entomol. month. Mag., 1957, ser. 4, vol. 93, p. 202—204.
- Brindle A. Notes on the identification of *Tipula* Larvae (Diptera—Tipulidae). Part 1. — Entomol. Gaz., 1958a, vol. 9, p. 45—52.
- Brindle A. A field key for the identification of *Tipula* larvae (Dipt., Tipulidae). — Entomol. Gaz., 1958b, vol. 9, p. 165—180 (Supplement: p. 181).
- Brindle A. Notes on the larvae of the British Tipulinae (Dipt., Tipulidae). Part 6. The larvae of the *Tipula oleracea* Group. — Entomol. month. Mag., 1959, ser. 4, vol. 95, p. 176—177.
- Brindle A. The larvae and pupae of the British Tipulinae (Diptera: Tipulidae). — Trans. Soc. Brit. Entomol., 1960, vol. 14, p. 63—114.
- Brodie P. The distribution and correlation of fossil Insects, and the supposed occurrence of Lepidoptera and Arachnidae in British and foreign strata, chiefly in the secondary rocks. — Ann. Rep. Warwick. natur. Hist., Soc., 1873, vol. 37, p. 12—28.
- Broleman H. Étude sur les hypopygium des différents espèces du genre *Pachyrhina*. — Bull. Soc. Hist. natur. Toulouse, 1923, t. 5, p. 472—521.
- Brown J. Some points in the anatomy of the larva of *Tipula maxima*. A contribution to our knowledge of the respiration and circulation in insects. — Trans. Linnean Soc., London, 1910, ser. 2, vol. 12, p. 125—137.
- Brown E. *Tipula gimmerthali* Lackschewitz (Diptera, Tipulidae) new to Britain. — Proc. Roy. entomol. Soc. London, ser. B, 1947, vol. 16, p. 120—123.
- Bruggemann P. Insects and environments of the high Arctic. — In: Proc. X Intern. Congr. entomol. (1956), vol. I, Montreal, 1958, p. 205—209.
- Brullé A. Mémoire sur un genre nouveau de Diptères de la famille des Tipulaires. — Ann. Soc. entomol. France, 1832, t. 1, p. 205—209.
- Brullé A. Notes sur le genre *Xyphura*, formé aus dépens de celui de *Ctenophora* Meigen. — Ann. Soc. entomol. France, 1833, t. 2, p. 398—402.
- Brunetti E. Revision of the oriental Tipulidae with descriptions of new species. — Rec. Ind. Museum, 1911, vol. 6, p. 231—314.
- Brunetti E. The Fauna of British India. Diptera Nematocera. London, 1912. 581 p.
- Brunetti E. New and interesting Diptera from the Eastern Himalayas. — Rec. Ind. Museum, 1913, vol. 9, p. 255—277.
- Brunetti E. Revision of the oriental Tipulidae with descriptions of new species. Part II. — Rec. Ind. Museum, 1918, vol. 15, p. 255—344.
- Brunetti E. Catalogue of Oriental and South Asiatic Nematocera. — Rec. Ind. Museum, 1920, vol. 17, p. 1—300.
- Bryce D. Notes on the life history of *Tipula cheethami* Edw. (Diptera—Tipulidae). — Entomol. month. Mag., 1956, ser. 4, vol. 42, p. 104—106.
- Buckmann J. On the occurrence of the remains of Insects in the Upper Lias of the County of Gloucester. — Proc. Geol. Soc. London, 1943, vol. IV, N 1, p. 211—212.
- Burmeister H. Handbuch der Entomologie, Bd I. Berlin, 1832. 637 S.
- Butterfield J. Effect of photoperiod on a winter and on a summer diapause in two species of crane-fly (Tipulidae). — J. Insect Physiol., 1976, vol. 22, p. 1443—1446.
- Buxton P. Resemblance between a Pholcid Spider, a Tipulid, and a Reduviid in Samoa. — Proc. Roy. entomol. Soc. London (1927), 1928, vol. 2, p. 65—66.
- Byers G. Species recognition in immature crane-flies (Diptera: Tipulidae). — In: Proc. X Intern. Congr. Entomol. (1956), vol. I, Montreal, 1958, p. 131—136.

- Byers G. The crane-fly genus *Dolichocheza* in North America. — Univ. Kansas Sci. Bull., 1961, vol. 42, N 6, p. 665—924.
- Byers G. Evolution of wing reduction in crane-flies (Diptera: Tipulidae). — Evolution, 1969, vol. 23, p. 346—354.
- Callec J. J. Contribution à l'étude du système nerveux central des insectes. Le lobe optique et les voies optiques cérébroïdes de l'imago de *Tipula oleracea* (Insecta—Diptera). — Ann. Sci. natur. (Zool. Biol. animale), 1963, ser. 12, t. 5, p. 415—426.
- Cameron A. The insect association of a local environmental complex. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 1917, vol. 52, p. 37—78.
- *Campbell R. L. Insecticidal control of European crane-fly in Washington. — J. econ. Entomol., 1975, vol. 48, p. 386—388.
- Carnes E., Newcomer E. An insect enemy of pasture-land and growing alfalfa. — California Sta. Comm. Hort. Month. Bull., 1912, N 1, p. 275—280.
- Carter J. B. A microsporidian infecting the nerve ganglia of *Tipula paludosa* larvae. — J. invertebrate Pathol., 1976a, vol. 27, p. 409—410.
- Carter J. B. A survey of microbial, insect and nematode parasites of Tipulidae (Diptera) larvae in north-east England. — J. appl. Ecol., 1976b, vol. 13, p. 103—122.
- *Cavalli L. *Straordinaria comparsa di Pachyrhina pratensis* L. nel territorio di Piacenza. — Inform. fitopatol., 1957, t. 7, p. 304.
- Chiang H., Young Hec Kim. Decapitation initiated oviposition in crane-flies. — Entomol. exper. appl., 1962, t. 5, p. 289—290.
- Child Ch. Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. — Zool. Anz., 1894, Bd 17, S. 35—38.
- Chiswell J. On the last instar larva of *Tipula livida* van der Wulp (Diptera, Tipulidae) with notes on the fronto-clypeal region of larvae Tipulinae and caterpillars. — Proc. Roy. entomol. Soc. London, 1955, ser. A, vol. 30, p. 127—136.
- Chiswell J. A taxonomic account of the last instar larvae of some British Tipulinae (Diptera: Tipulidae). — Trans. Roy. entomol. Soc. London, 1956, vol. 108, p. 409—484.
- Clausen C. Insects injurious to agriculture in Japan. — Circ. U. S. Dep. Agr. 1931, Bull. 168, p. 1—103.
- Cockerell T. Fossil Insects from Florissant, Colorado. — Bull. Amer. Museum, 1908, vol. 24, p. 59—69.
- Cockerell T. Descriptions of tertiary insects. Part 5. Some new Diptera. — Amer. J. Sci., 1909a, ser. 4, vol. 27, p. 53—58.
- Cockerell T. Descriptions of tertiary insects. Part 7. — Amer. J. Sci., 1909b, ser. 4, vol. 28, p. 283—286.
- Cockerell T. Fossil insects and a crustacean from Florissant, Colorado. — Bull. Amer. Museum, 1910, vol. 28, p. 275—288.
- Cockerell T. British fossil insects. — Proc. U. S. Nat. Museum, 1915, vol. 49, p. 469—499.
- Cockerell T. New tertiary insects. — Proc. U. S. Nat. Museum, 1917, vol. 52, p. 375—384.
- Cockerell T. Fossil Arthropods in the British Museum. V. Oligocene Hymenoptera from the Isle of Wight. — Ann. Mag. natur. Hist., 1921a, ser. 9, vol. 7, p. 1—25.
- Cockerell T. Fossil Arthropods in the British Museum. VI. Oligocene insects from Gurnet Bay, Isle of Wight. — Ann. Mag. natur. Hist., 1921b, ser. 9, vol. 7, p. 453—480.
- Cockerell T., Clark G. Tipulid fly from Baltic Amber. — Canad. Entomologist, 1918, vol. 50, p. 115—116.
- Cockerell T., Haines F. Fossil Tipulidae from the Oligocene of the Isle of Wight. — Entomologist, 1921, vol. 54, p. 81—84, 109—112.
- Coe R. Some breeding records of British Tipulidae. — Entomol. month. Mag., ser. 4, 1941, vol. 77, p. 172.
- Coe R., Freeman P., Mattingly P. Diptera 2, Nematocera: families Tipulidae to Chironomidae. — In: Handbook for the identification of British insects, vol. 9. London, 1950, 246 p.
- Coggins R. E. *Megaselia paludosa* (Wood) (Dipt., Phoridae) parasiting *Tipula paludosa* Mg. (Diptera, Tipulidae). — Canad. Entomologist, 1970, vol. 104, p. 899—902.
- *Cohen M., Steer W. The control of Leather-Jackets with DDT. — J. Research hort. Soc., 1946, vol. 71, p. 130—133.
- Cohen M. Survey of Leatherjackets populations in England and Wales, 1946—1951. — Plant Pathol., 1953, vol. 2, p. 80—82.
- Collinge W. First report on economic biology. Birmingham, 1911. 78 p.
- Comstock J. The wings of Insects. Ithaca; N. Y., 1918. 430 p.
- Comstock J. An introduction to Entomology, ed. IX. Ithaca, N. Y., 1918. 1064 p.
- Comstock J., Needham J. The wings of Insects. — Amer. Naturalist, 1898, vol. 32, p. 43—903; 1899, vol. 33, p. 118—858.
- Cook E. The morphology and musculature of the labrum and clypeus of insects. — Microentomology, 1944, vol. 9, p. 1—35.
- Coulson J. Observation on the Tipulidae (Diptera) of the Moore House Nature Reserve, Westmorland. — Trans. Roy. entomol. Soc. London, 1959, vol. 111, N 7, p. 157—174.
- *Coulson J. The biology of *Tipula subnodicornis* Zetterstedt, with comparative observations on *Tipula paludosa* Meigen. — J. animal Ecol., 1962, vol. 31, p. 1—21.

- Cramer E. Die Tipuliden des Naturschutzparkes Hoher Vogelsberg. Ein Beitrag zur Biologie, Ökologie und Entwicklung der Tipuliden sowie zur Kenntnis der Limoniidenlarven und -puppen. — Dt. Entomol. Ztschr. N. F., 1968, Bd 15, S. 133—232.
- Crampton G. The External Morphology of the Diptera. — Connecticut. Sta. Geol. Natur. Hist. Surv., 1942, Bull. N 64, p. 10—134.
- Crisp G., Lloyd M. The community of insects in a patch of woodland mud. — Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1954, vol. 105, p. 269—314.
- Curtis J. British entomology, vol. II. London, 1825, p. 51—98.
- Cuthbertson A. Studies on Clyde crane-flies, VI. Some photophilous crane-flies. — Entomologist, 1926a, vol. 59, p. 127—128.
- Cuthbertson A. Studies on Clyde crane-flies: the swarming of crane-flies. — Entomol. month. Mag., 1926b, ser. 3, vol. 42, p. 36—38.
- Cuthbertson A. Studies on Clyde crane-flies: Larval habitats of some local species. — Entomol. month. Mag., 1926c, ser. 3, vol. 42, p. 84—88.
- Cuthbertson A. Studies on Clyde crane-flies. VII. Some insect enemies. — Entomologist, 1927, vol. 60, p. 111—113.
- Cuthbertson A. The mating habits and oviposition of the crane-flies. — Entomol. month. Mag., 1929a, ser. 3, vol. 45, p. 141—145.
- Cuthbertson A. Studies on Clyde crane-flies. VIII. The seasonal prevalence of crane-flies (Tipulidae, Dipt.) in the West of Scotland. — Entomologist, 1929b, vol. 62, p. 270—273.
- Cuthbertson A. The habitats of some crane-flies (Dipt. Tipuloidea) in the West of Scotland. — Scott. Naturalist, 1929c, p. 15—23.
- Czižek K. Tipulidae Moraviae (Die mährische Schnacken). — Ztschr. Mähr. Landesmus., 1911, Bd XI, S. 193—282.
- Dahl F. Tiergeographie. Enzyklopedie der Erdkunde. Leipzig: Wien, 1925. 98 S.
- Dawson R. Leatherjackets. — J. Board Greenkeep. Research, 1932, vol. 2, p. 183—195.
- *Dawson R., Ferro R. Investigations on the control of Leather-Jackets. (1). The use of lead arsenate. — J. Board Greenkeep. Research, 1936, vol. 4, p. 239—261.
- Defrance J. In: Dictionnaire de science naturelles dans lequel on traite méthodiquement des différents êtres de la nature, considérés soit en eux-mêmes d'après l'état actuel de nos connaissances, soit relativement à l'utilité qu'en peuvent retirer la médecine, l'agriculture, etc. vol. 23, Strasbourg; Paris, 1822. 524 p.
- Deshusses J. Nervulation anormale de quelques Tipulidae. — Mitt. schweiz. entomol. Ges., 1937, Bd 17, S. 175—179.
- Désoil P. Notes biologiques sur la larve de Tipula oleracea à propos de ses ravages dans les prés de l'Avesnois, en printemps 1914. — Comptes rendus Soc. biol., 1914, t. 77, p. 126—127.
- Dewitz J. Der Apterismus bei Insekten, seine künstliche Erzeugung und seine physiologische Erklärung. — Arch. Physiol. 1902 Jg., S. 61—67.
- Dietz R. Die Spermatocytenteilungen der Tipuliden. II. Graphische Analyse der Chromosomenbewegung während der Prometaphase I im Leben. — Chromosoma, 1956, Bd 8, S. 183—211.
- Dingler M. Über das Auftreten von Tipuliden in Nonnengebieten. — Ztschr. angew. Entomol., 1924, Bd 10, S. 217—218.
- Doane R. Variations in the wing venation in some Tipulidae. — Entomol. News, 1908, vol. 19, p. 405—407.
- Dobrotvorský N. V. The Tipulidae (Diptera) of Australia. I. A review of the Genera of the Subfamily Tipulinae. — Austral. J. Zool. 1968a, vol. 18, p. 459—494.
- Dobrotvorský N. V. The Tipulidae (Diptera) of Australia. II. The Genus Clytocosmus Skuse. — Austral. J. Zool., 1968b, vol. 18, p. 495—510.
- Dobrotvorský N. V. The Tipulidae (Diptera) of Australia. III. The Genus Ptilogyna Westwood. — Austral. J. Zool., Suppl. ser., 1971a, Suppl. N 1, p. 3—41.
- Dobrotvorský N. V. The Tipulidae (Diptera) of Australia. IV. The Genus Platyphasia Skuse. V. The Genus Ischnotoma Skuse. — Austral. J. Zool., Suppl. ser., 1971b, Suppl. N 5, p. 3—45.
- Dobrotvorský N. V. Tipulidae (Diptera) of Australia. VI. The Genus Acracantha Skuse. VII. The Genus Leptotarsus Guerin; the Subgenera Leptotarsus s. str. and Pseudoleptotarsus Alexander. — Austral. J. Zool., Suppl. ser., 1972, Suppl. N 16, p. 1—43.
- Dobrotvorský N. V. The Tipulidae (Diptera) of Australia. VIII. The Genus Leptotarsus Guerin: the Subgenus Phymatopsis Skuse. IX. The Genus Leptotarsus Guerin: the Subgenus Habromastix Scuse. X. The Genus Leptotarsus Guerin: the Subgenus Macromastix Osten-Sacken. XI. The Genera Holorusia Loew, Tipula Linnaeus, Nephrotoma Meigen, Megistocera Wiedemann and Brachypremna Osten-Sacken. — Austral. J. Zool., Suppl. ser., 1974, suppl. N 25, p. 1—75.
- Dobrotvorský N. V. The Tipulidae (Diptera) of Australia. XII. The Genus Dolichocheza Curtis. — Austral. J. Zool., Suppl. ser., 1974, Suppl. N 32, p. 1—27.
- Douence A. Les tipules. — Rev. zool. agr., 1929, t. 28, p. 113—123.
- Drift J. van der. The soil animals in an oak-wood with different typus of humus formation. — In: Morphy P. W. (Ed.) Progress in soil zoology. London, 1962, p. 343—345.
- Dufour L. Recherches anatomiques et physiologiques sur les Dipteres accompagnées de considérations relatives à l'histoire naturelle de ces Insectes. — Mém. prés. par divers Savants à l'Acad., Sci. math. et phys., 1851, t. 11, p. 171—360.

- Dugès A. Recherches sur l'ordre des Acariens: Deuxième Mémoire. Remarques sur la famille des Hydrachnes. — Ann. Sci. natur. Zool., Biol. animale, 1934, t. 2, p. 18—63.
- *Dussel J. Essais de lutte contre les Tipules en Gironde. — Phytoma, 1954, vol. 7 (60), p. 17.
- Dyar H. The number of moults of Lepidoptera larvae. — Psyche, 1890, vol. 5, p. 420—422.
- Eckstein K. Beiträge zur Kenntnis einiger Nadelholzschildlinge. — Ztschr. Forst- u. Jagdwesen, 1904, Bd 36, S. 355—366.
- Eder R. Die kutikuläre Transpiration der Insekten und ihre Abhängigkeit vom Aufbau des Integuments. — Zool. Jb. (Abt. allgem. Zool. Phys. Tiere), 1940, Bd 40, H. 2, S. 203—237.
- Edwards F. New and little-known Tipulidae, chiefly from Formosa. — Ann. Mag. natur. Hist., 1916, ser. 8, vol. 18, p. 245—269.
- Edwards F. Resting positions of some Nematoceros Diptera. — Entomol. month. Mag., 1921a, ser. 3, vol. 57, p. 22—26.
- Edwards F. New and little-known Tipulidae chiefly from Formosa, pt. II. — Ann. Mag. natur. Hist., 1921b, ser. 9, vol. 8, p. 99—115.
- Edwards F. The Phylogeny of Nematoceros Diptera: a critical review of some suggestions. — In: Verh. III. Intern. Entomol. Kongr. Zürich, 19—25, Juli 1925, Bd 1, 2. Weimar, 1926, p. 111—130.
- Edwards F. Some Nematoceros Diptera from Yunnan and Tibet. — Ann. Mag. natur. Hist., 1928, ser. 10, vol. 1, p. 681—703.
- Edwards F. A survey of the Insect and other Invertebrate fauna of permanent pasture and arable land of certain soil types at Aberystwith. — Ann. appl. Biol., 1929, vol. 16, p. 299—323.
- Edwards F. Some suggestions on the classification of the genus Tipula (Diptera, Tipulidae). — Ann. Mag. natur. Hist., 1931a, ser. 10, vol. 8, p. 73—82.
- Edwards F. The Indian species of Ctenacrosclis (Diptera, Tipulidae). — Stylops, 1931b, vol. 1, p. 145—150.
- Edwards F. Meigen's «Nouvelle classification». — Entomol. month. Mag., 1932a, ser. 3, vol. 48, p. 1—3.
- Edwards F. Meigen's «Nouvelle classification»; some remarks on Dr. Hendel's paper. — Entomol. month. Mag., 1932b, ser. 3, vol. 48, p. 62—64.
- Edwards F. Results of the Questionnaire on Meigen's 1800 paper. — Entomol. month. Mag., 1932c, ser. 3, vol. 48, p. 225—258.
- Edwards F. British short-palped crane-flies. Taxonomy of Adults. — Trans. Soc. Brit. Entomol., 1938, vol. 5, p. 1—234.
- Ekman S. Indo-Westpazifik und Atlanto-Ostpazifik, eine tiergeographische Studie. — Zoogeographica, 1935, Bd 2, S. 320—374.
- Elze D. De verspreiding van virusziekten van de aardappel (Solanum tuberosum) door insecten. — Meded. Landbouwhoogeschool Wageningen, 1927, d. 21 (2), blz. 1—90.
- Emden F. von. The Male genitalia of Diptera and their taxonomic value. — In: Trans. 9th Intern. Congr. Entomol. (1951), vol. II. Amsterdam, 1953, p. 22—26.
- Emden F., Hennig W. Diptera. — In: Tuxen S. S. (ed.) Taxonomist's glossary of genitalia in insects. Copenhagen, 1956, p. 111—122.
- Engler A. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengeschichte seit der Tertiärsperiode, Bd 1, 2. Leipzig, 1879, 1882.
- Enderlein G. Studien über die Tipuliden, Limoniiden, Cyliodontomiden und Ptychopteriden. — Zool. Jb., Abt. Systematyk, 1912, Bd 32, S. 1—88.
- Enderlein G. Dipterologische Studien XVI. — Zool. Anz., 1918, Bd 49 (1917), S. 57—72.
- Enderlein G. Zweiflügler, Diptera. — In: Brohmer P., Ehrmann P., Ulmer G. Die Tierwelt Mitteleuropas. Bd VI, Lief. 2, Leipzig, 1936. 259 S.
- Erhan E. Contributii la studiul dez voltarii postembrionare a speciilor Tipula (Lunatipula) peliostigma Schum. si Tipula (Lunatipula) soosi Mannhs. (Diptera-Tipulidae). — Studi cercet. Biol. (ser. biol. anim.), 1959, vol. XI, p. 217—225.
- Erhan E., Theowald B. Die Entwicklungsstadien von Tipula (Lunatipula) soosi Mannheims und peliostigma Schummel (Diptera, Tipulidae). — Tijdschr. Entomol., 1959, d. 102, N 3/4, blz. 217—221.
- Erhan E., Theowald B. Tipulidae of Roumania (Dipt., Nematocera). — Entomol. Ber., 1961, Bd 21, S. 245—252.
- Esaki T. A peculiar type of distribution occurring among some Diptera-Nematocera in Japan and North America and a Hypothesis of its origin. — Bull. Brookl. Entomol. Soc., 1932a, vol. 27, p. 183—184.
- Esaki T. Diptera. — In: Iconographia Insectorum Japonicorum (Nippon Konchu Zukan), ed. I. Tokyo, 1932b, p. 173—187 (in Japan.).
- Esaki T. Tipulidae. — In: Iconographia Insectorum Japonicorum (Nippon Konchu Zukan), ed. II. Tokyo, 1957, p. 1528—1537 (in Japan.).
- Escherich K. Die Forstinsekten Mitteleuropas, Bd I. Berlin, 1914, 432 S.
- Escherich K. Die Forstinsekten Mitteleuropas. Bd V, Lief. 4. Berlin, 1942, S. 577—746.
- *Eseritt J. Investigations on the control of Leather-Jackets. (4). Trials with DDT and Gammaxane. — J. Board Greenkeep. Research, 1947, vol. 7, p. 80—90.
- Essig E. College Entomology. New York, 1942. 900 p.
- Ewert. Verwüstungen einiger Tipula-Arten auf Wiesen. — Ztschr. Pflanzenkrankheiten, 1898, Bd 9, S. 328—329.

- Fabricius J. Ch.** Species insectorum exhibentes eorum differentias specificas, synonyma auctorum, loca natalia etc., t. 1. Hamburgi et Kilonii, 1781. 552 S.
- Fabricius J. Ch.** Mantissa Insectorum sistens species nuper detectas. Vol. 2. Hafniae, 1787. 382 p.
- Fabricius J. Ch.** Entomologia systematica emendata et aucta. Vol. 4. Hafniae, 1794. 472 p.
- Fabricius J. Ch.** Systema Antliatorum secendum ordines, genera, species. Brunsvigae, 1804. 373 p.
- Fantham H., Pater A.** The pathogenicity of *Nosema apis* to insects other than hive bees. — Ann. tropical Med., vol. VII, 1913, p. 569—579.
- Faes H., Tonduz P.** Station fédérale d'Essais viticoles à Lausanne et Damaine de Pully. Rapport annuel. — Ann. Agr. Suisse, 1921, 1922, t. 23, p. 203—215.
- Faust R.** Untersuchungen zum Halternproblem. — Zool. Jb. (Abt. allgem. Zool. Physiol. Tiere), 1952, Bd 63, S. 325—366.
- * **Fischer W.** Die Wiesenschnake (*Tipula oleracea*) und ihre Bekämpfung. — Hannover Land-u. Forstwiss. Ztg, 1924, Bd 77, S. 731—734.
- Flint R., Brandtner F.** Climatic changes since the last interglacial. — Amer. J. Sci., 1961, vol. 259, p. 321—328.
- * **Fon H., Cheng T., Richards A.** The temperatur coefficients of DDT action in Insect. — Physiol. Zool., 1948, vol. 21, p. 48—59.
- Forbes S.** On the food relations of freshwater Fishes; a Summary and Discussion. — Bull. Illinois Sta. Lab. natur. Hist., 1888, vol. 2, N 8, p. 475—536.
- Forbes S.** The meadow maggots or Leather-Jackets. — Illinois Sta. Entomol. Rep. 1890, Bull. 16, p. 78—83.
- Förster B.** Vorläufige Mitteilung über die Insekten des plattigen Steinmergels von Brunstatt. — Mitt. Com. Geol. Elsass-Lothringen, 1882, Bd 2, S. 101—103.
- Förster B.** Die Insekten des plattigen Stemmergels von Brunstatt. — Abh. Geol. Spezialkarte Elsass-Lothringen, 1891, Bd 3, S. 334—594.
- Fox C.** Note on occurrence in Cape Breton Island of *Tipula paludosa* Mg. (Diptera: Tipulidae). — Canad. Entomologist, 1957, vol. 89, p. 288.
- Franz H.** Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege. Berlin, 1950. 316 S.
- Franz H., Leitenherger L.** Biologisch-chemische Untersuchungen über Humusbildung durch Bodentiere. — Österr. zool. Ztschr. 1948, Bd 1, S. 498—518.
- * **Franz J.** Biologische Schädlingsbekämpfung. — In: Sorauer P. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Aufl. 2, Bd 6. Pflanzenschutz. Lief. 3, Berlin; Hamburg, 1961, S. 1—302.
- Freeman B.** A subapterous species of *Tipula* (Diptera) from East Africa. — Entomologist, 1950, vol. 83, p. 61—63.
- Freeman B.** A population study of *Tipula* species (Diptera, Tipulidae). — J. animal Ecol., 1964, vol. 33, p. 129—140.
- Freeman B. E.** Studies on the ecology of larval Tipulinae (Diptera, Tipulidae). — J. animal Ecol., 1967, vol. 36, p. 123—146.
- Freeman B. E.** Studies on the ecology of adult Tipulidae (Diptera) in southern England. — J. animal Ecol., 1968, vol. 37, p. 339—362.
- Friese H.** Die arktischen Hymenopteren, mit Ausschluss der Tentrediniden. — In: Romer F., Schaudin F. Fauna Arctica, Bd 2. Jena, 1902, S. 439—498.
- Friese G.** Zoogeographische Betrachtungen zur Rhopaloceren-Fauna Mitteleuropas (Lepidoptera). — In: Proc. X Intern. Congr. Entomol. (1956), vol. I. Montreal, 1958, p. 731—736.
- Frommer S.** Gross morphological studies of the reproductive system in representative North American crane-flies (Diptera: Tipulidae). — Univ. Kansas Sci. Bull., 1963, vol. 44, p. 535—626.
- Fuchs F.** Über einige forstschädliche Tipulidenarten. — Forstwiss. Zentralbl., 1900, Bd 22, S. 134—138.
- Fuchs F.** Über einige forstschädliche Tipuliden. — Centralbl. Bakteriol. Parasitenk. (Abt. II), 1901, Bd 6, S. 573.
- * **Gasow H.** Der Grüne Eichenwickler als Forstschädling. — Arb. Biol. Reichsanstalt, 1925, Bd 12, S. 468.
- * **Gasow H.** Ergebnisse neuer Untersuchungen über die Bekämpfung des Wiesenwurms (*Tipula*). — Mitt. Dt. Landwirtschaft. Ges., 1926, Jg 41, S. 410—412.
- * **Gasow H.** Zur Bekämpfung der Schnakenlarven *T. paludosa* Mgn. und *T. oleracea* L. mit chemischen Mitteln. — Landwirtschaft. Jb. 1933, Bd 77, S. 69—112.
- * **Gasow H.** Vogelschutz als Tierschutz etc. — Grundlagen u. Fortschr. Garten- u. Weinbau, 1936, H. 27, S. 14.
- * **Gasow H.** Analysen von Mageninhalten einheimischer Vögel als Stichproben. — Ztschr. angew. Entomol., 1944, Bd 30, S. 336—363.
- Geiman Q.** The intestinal Protozoa of the larvae of the crane-fly, *Tipula abdominalis*. — J. Parasitol., 1932, vol. 19, p. 173.
- Geinitz F.** Ueber die Fauna des Dobbertiner Lias. — Ztschr. dt. geol. Ges., Bd 36, 1884, S. 566—583.
- Geinitz F.** Beiträge zur Geologie Mecklenburgs. IX: Neue Aufschlüsse der Flötzformation Mecklenburgs. — Arch. Ver. Naturg. Mecklenb., (1887) 1888, Bd 41, S. 1—74.

- George K.** A survey of Leather-Jacket populations in England and Wales 1961—1965. — Plant Pathol., 1965, vol. 15, p. 1—8.
- Gerbig F.** Über Tipuliden-Larven mit besonderer Berücksichtigung der Respirationsorgane. — Zool. Jb., Abt. Systematik, 1913, Bd 30, S. 127—184.
- Gersdorf E., Lücke K.** Untersuchungen über Einwirkung von Schutzhecken auf das Auftreten von Wiesenschnaken (*Tipula spec.*) auf nordwestdeutschen Moorweiden. — Ztschr. angew. Entomol., 1967, Bd 40, S. 60—80.
- Giard A.** Note sur l'accouplement du *Tipula rufina* Meig. (Dipt.). — Bull. Soc. entomol. France, 1895, t. 64, p. 141—142.
- Giebel Ch.** Die Insekten und Spinnen der Vorwelt mit steter Berücksichtigung der lebenden Insekten und Spinnen, monographisch dargestellt. Leipzig, 1856. 511 S.
- Girschner E.** Dipterologische Studien. V. Die ersten Stände einiger Dipteren. — Entomol. Nachr., 1883, Bd 9, S. 204.
- Girschner E.** Über die Postalar-Membran (Schüppehen, Squamula) der Dipteren. — Ill. Woch.-Schr. Entomol., 1897, Bd 2, S. 534—539, 567—571.
- Glover T.** Manuscript notes from my journal, or illustrations of insects, native and foreign. Diptera, or two-winged flies. London, 1874. 120 p.
- Gmelin J. F.** Linnaeus. Systema Naturae etc., ed. XIII reformata cura J. F. Gmelin, T. 1, vol. 5. Lipsiae, 1792.
- Gnegan J.** Myiase intestinale humaine provoquée par des larves de *T. paludosa* en Vendée. — Ann. Parasitol. hum. comparée, t. 45, 1970, p. 243—246.
- Goedaert J.** Metamorphosis et historia naturalis insectorum ofte historische beschrijvinge van den Oorspronk, aerd, eygenschappen ende vreemde veranderingen der wormen, rupzen enz. Middelburgh d. III, 1669. 159+14 p.
- Goedaert J.** Métamorphoses naturelles ou Histoire de Insectes observée très exactement suivant leur nature et leurs propriétés, vol. II. Amsterdam, 1700. 234 p.
- Goetghebuer M.** Contribution à l'étude des prémandibules chez les larves des Diptères némocères. — In: Encycl. Entomol., ser. B, t. 2, Diptera, 1. Paris, 1924, p. 143—157.
- Goetghebuer M.** Aspects de la faune entomologique de la région du Bas-Escaut. — Mém. Soc. entomol. Belg., 1930, t. 22, p. 147—162.
- Gorjaczkowski W.** Szkodniki roślin uprawnych w 1914 roku. — Roczn. t-wa Ogrodniczego Warszawskiego, 1914 (1915), S. 155—165.
- Gouin F.** Recherches sur la morphologie de l'appareil buccal des Diptères. — Mém. Museum nat. Hist. natur. (N. S.), 1949, t. 28, p. 167—269.
- Gouin F.** L'appareil buccal de *Tipula* sp. — In: Proc. VIII Intern. Congr. Entomol. (1948); Stockholm, 1950, p. 548—550.
- Grell K.** Der Genitalapparat von *Panorpa communis* L. — Zool. Jb. Abt. Anat. Ontogenie Tiere, 1942, Bd 67, S. 514—587.
- Gross J.** Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. — Zool. Jb. (Abt. Anat. Ontogenie Tiere), 1903, Bd 18, S. 71—186.
- * **Guercio G. del.** Le Tipuli ed i Tabani nocivi nelle Risae di Molinella. — Redia, 1914, t. 9, fasc. 2, p. 299—345.
- Guerin-Méneville F.** Note sur des Insectes Coléoptères du genre *Anthrene*. — Rev. Zool. (Paris), 1838, t. 5, p. 169.
- Hackmann W.** On reduction and loss of wings in Diptera. — Notulae Entomol., 1964, vol. 44, N 3, p. 73—93.
- Handlirsch A.** Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 1906—1908. 1433 S.
- Handlirsch A.** Canadian fossil insects. Insects from the tertiary lake deposits of the southern interior of British Columbia, collected by Mr. Lawrence M. Lambe in 1906. — Canad. Geol. Surv., Contrib. canad. palaeontol., 1910, vol. 2, N 3, p. 93—129.
- Handlirsch A.** Über einige Beziehungen zwischen Paläontologie, geographischer Verbreitung und Phylogenie der Insekten. — In: Trans. 2-nd Intern. Congr. Entomol., vol. 2. Oxford, 1913, p. 248—261.
- Handlirsch A.** Palaeontologie. — In: Schröder Ch. Handbuch der Entomologie, Bd 3. Jena, 1925, S. 117—306.
- Handlirsch A.** Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemeine biologische Probleme. 2. — Ann. Natur. hist. Museums Wien, 1939, Bd 49, S. 1—240.
- Hardy G. H.** The copulation and the terminal segments of Diptera. — Proc. Roy. entomol. Soc. London, Ser. A, 1944, vol. 19, p. 52—65.
- Hartig T.** Das Insektenleben im Boden der Saatt- und Pflanzkäpe. — Pfeil's krit. Bl., 1860, N 43, S. 142—151.
- * **Harukawa C.** Control measures against crane-flies with chemicals. — Ryochugai Zasshi, ser. 1, 1938, vol. 25, p. 9—14.
- * **Harukawa C., Kumashiro S.** On the rice Crane-fly. I. Life-history. — Nogaku Kenkyu, 1936, vol. 26, p. 449—490.
- * **Harukawa C., Kumashiro S.** On the rice crane-fly. III. Controlling measures: A preliminary report. — Nogaku Kenkyu, 1938, vol. 28, p. 305—332.
- Hasken W.** Der Thorax von *Panorpa communis* L. — Zool. Jb. Abt. Anat. Ontogenie Tiere, 1939, Bd 45, S. 295—338.

- Hauchecorne F.** Ökologische-biologische Studien über die wirtschaftliche Bedeutung des Maulwurfs. — Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere, 1927, Bd 9, S. 439—572.
- Heddergott H.** Kopf und Vorderdarm von *Panorpa communis* L. — Zool. Jb., Abt. Anat. Ontogenie Tiere, 1939, Bd 45, S. 230—292.
- Heer O.** Die Insektenfauna der Tertiärgedelte von Oeningen und Radoboj in Kroatien. II. Heuschrecken, Florfliegen, Aderflüger, Schmetterlinge und Fliegen. — Neuer Denkschr. allgem. Schweiz. Ges. Wissensch., 1849, Bd 11, S. 1—264.
- Heer O.** Recherches sur le climat et la végétation du pays Tertiaire. Genève, Paris, 1861. 220 p.
- Helm O.** Beiträge zur Kenntnis der Insekten des Bernsteins. — Schr. Natur. hist. Ges. Danzig, 1886 (N. F.), Bd 9, S. 198—201.
- Hemmingsen A.** The oviposition of some crane-fly species (Tipulidae) from different types of localities. — Vid. Medd. Dansk naturhist. Foren. København, 1952, bd 114, s. 365—430.
- Hemmingsen A.** The function of the peculiar processes of the 8-th sternite in the males of *Tipula* (*Oreomyza*) *staegeri* Peder Nielsen and *Tipula* (*Oreomyza*) *signata* Staeger. — Vid. Medd. Dansk naturhist. Foren. København, 1954, bd 116, s. 411—417.
- Hemmingsen A.** Deep-boring ovipository instincts of some crane-fly species (Tipulidae) of the subgenera *Vestiplex* Bezzi and *Oreomyza* Pok. and some associated phenomena. — Vid. Medd. Dansk naturhist. Foren. København, 1956a, bd 118, s. 243—315.
- Hemmingsen A.** Convergent methods of oviposition in shorthorned grasshoppers (Acridiidae) and some crane-flies (Tipulidae) compared with other types of convergent evolution: — In: Proc. XIV Intern. Zool. Congr. (1953), Copenhagen, 1956b, p. 177—178.
- Hemmingsen A.** The inheritance of terminal egg-filaments in fertile hybrids of *Tipula paludosa* Meigen and *Tipula czizeki* de Jong. — Vid. Medd. Dansk naturhist. Foren. København, 1956c, bd 118, s. 15—32.
- Hemmingsen A.** Adaptions in *Tipula* (*Lunatipula*) *lesnei* Pierre to the dry climate of Gran Canaria. — Vid. Medd. Dansk naturhist. Foren. København, 1958, bd 120, s. 207—236.
- Hemmingsen A.** A crane-fly larva (*Tipula juncea* Meigen) living in blown sand. — Entomol. Medd., 1959, vol. 29, p. 46—64.
- Hemmingsen A.** The function of some remarkable crane-fly ovipositors. — Entomol. Medd., 1960, vol. 29, p. 221—247.
- Hemmingsen A.** Copulatory adaptations of male hypopygium to female tergal ovipository valves (Cerci) in certain crane-flies (Tipulidae). — Vid. Medd. Dansk naturhist. Foren. København, 1962, bd 124, s. 135—163.
- Hemmingsen A.** The lotic crane-fly, *Tipula saginata* Bergroth, and the adaptive radiation of the Tipulinae, with test of Dyar's law. — Vid. Medd. Dansk naturhist. Foren. København, 1965, bd 128, s. 93—150.
- Hemmingsen A., Jensen B.** The occurrence of *Tipula* (*Vestiplex*) *arctica* Curtis in Greenland and its decreasing body length with increasing latitude. — Medd. Grönland, 1957, vol. 159, p. 5—20.
- Hemmingsen A., Jensen B.** Egg characteristics and body size in crane-flies (Diptera: Tipulidae) with comparative notes on birds and other organisms. — Vid. Medd. Dansk naturhist. Foren. København, 1972, bd 135, s. 85—127.
- Hemmingsen A., Mannheims B., Nielsens P.** Notes on crane-flies (Tipulidae) collected by Dr. Axel M. Hemmingsen in the Canary Islands. — Entomol. Medd., 1959, vol. 29, p. 71—77.
- Hendel F.** Zweiflügler oder Diptera. II. Allgemeiner Teil. — In: Tierwelt Deutschlands, T. 2. Jena, 1928. 135 S.
- Hendel F.** Diptera. — In: Kükenthal W., Krumbach T. Handbuch der Zoologie, Bd 4, H. 2, Lief. 9—11. Berlin, 1936—1937, S. 1729—1998.
- Henderson S., Parsons T.** The chromosomes of eleven species of Tipulid. — Caryologia, 1963, vol. 16, p. 337—346.
- Hennig W.** Die Larvenformen der Dipteren, T. 2. Berlin, 1950. 458 S.
- Hennig W.** Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. — Beitr. Entomol., 1954, Bd 4, S. 245—388.
- Hennig W.** Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. — Beitr. Entomol., 1960, Bd 9, S. 221—329.
- Henriksen K.** Eocene Insects from Denmark. — Danmarks geol. Undersøgelse, 1922, bd (II) 37, s. 1—36.
- Henriksen K.** Undersøgelser over Danmark-Skånes kvartaere Insektenfauna. — Vid. Medd. Dansk naturhist. Foren. København, 1933, bd 96, Festskr. 2, s. 77—355.
- Herting B.** Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen, Dipt., Tachinidae. — Ztschr. angew. Entomol., 1960, Monogr. Beih. N 16, S. 1—183.
- Hesse W.** Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena. 1924. 613 S.
- Heyden C.** Fossile Insekten aus der rheinischen Braunkohle. — Paleontographica, 1859, Bd 8, S. 1—15.
- Heyden C.** Gliedertiere aus der Braunkohle des Niederrheines, der Wetter und der Rhön. — Paleontographica, 1862, Bd 10, S. 62—82.
- Heyden C.** Fossile Dipteren aus der Braunkohle von Ross im Siebengebirge. — Paleontographica, 1870, Bd 17, S. 237—266.

- Höchstetter L.** Beiträge zur Biologie, Ökologie und Systematik der Tipuliden—Larven (Diptera). — Sitzungsber. Phys.-med. Erlangen, 1963, Bd 82, S. 33—112.
- Hofsvang T.** *Tipula excisa* Schum. (Diptera, Tipulidae) life cycle and population dynamics. — Norsk Entomol. Tidsskr., 1972, bd 19, s. 43—48.
- Holdhaus K.** Das Phaenomen der Massif de refuge in der Koleopterenfauna der Alpen. — In: Trans. V Congr. Intern. Entomol., 1932, t. II. Paris, 1933, p. 397—406.
- Holdhaus K., Lindroth C.** Die europäischen Koleopteren mit boreoalpiner Verbreitung. — Ann. Natur. hist. Wien, 1939, Bd 50, S. 123—293.
- *Holmes E.** Recent British developments in taint-free use of BHC. — Agr. Chem., 1951, vol. 6, N 12, p. 31—33, 113, 115.
- Holmgren A.** Insecta a viris doctissimis Nordenskiöld illum ducem sequentibus in insulis Waigath et Novaja Semlia anno 1875 collecta. — Entomol. Tidskr., 1883, bd 4, s. 139—190.
- Hope F.** Observations on the fossil Insects of Aix in Provence. — Trans. Entomol. Soc. London, 1847, vol. 4, p. 250—255.
- Hopkins D.** Cenozoic History of the Bering Land Bridge. — Scientia, 1959, vol. 129, p. 1519—1528.
- Hormuzaki C.** Die Entwicklung der europäischen Lepidopterenfauna seit der Tertiärzeit im Licht der Palaogeographie, Pflanzengeographie und Palaeontologie. — Bull. Fac. Sci. Cernauti, 1930, N 4, S. 50—135.
- Houttuyn M.** Natuurlijke Historie of uitvoerige Beschrijving van Dieren, Planten en Mineralen, volgens het Samenstel van den heer Linnaeus, d. 1. Amsterdam, 1768. 73 Taf.
- Howard L.** Report (1920—1921) of the Entomologist. Washington, 1921. 33 p.
- Howlett M.** Note on the coupling of *Empis borealis*. — Entomol. month. Mag. 1907, ser. 2, vol. 18, p. 229—232.
- Huger A.** Histological observations on the development of crystalline inclusions of the Rickettsial disease of *Tipula paludosa* Meigen. — J. invertebrate Pathol., 1959, vol. 1, p. 60—66.
- Huger A.** Licht- und Elektronenmikroskopische Untersuchungen über eine neue Haplosporidiose von *Tipula paludosa* Meigen. — In: Progress in Protozoology. Proc. 1th Intern. Congr. Parasitol. Prague, August 22—31, 1961. Prague, 1963, S. 506—509.
- Huges K.** An annotated list and bibliography of Insects reported to have virus diseases. — Hilgardia, 1957, vol. 26, p. 597—629.
- Huguenin G.** Tipulidae. — In: Fauna Insectorum, T. 8. Helvetiae, 1888. 73 S.
- Hukkinen Y.** Tiedonantoja viljelyskasveille vahingollisten eläin läjien esiintymisestä Pohjois-Suomessa. — Maatalonskoelaitos, 1925, Bull. N 25, p. 1—164.
- Hulten E.** The distribution conditions of the flora of Beringia. — In: Abstr. Sympos. Pap. X-th Pac. Sci. Congr. Honolulu, 1961, p. 218—219. Цитируется по Куренкову (1963).
- Hutson A. M., Vane-Wright R. I.** Corrections and additions to the list of British Nematocera (Diptera) since Kloet and Hincks «A check List of British Insects» (1945). Part 1. Introduction and Families Tipulidae, Trichoceridae and Anisopodidae (Tipuloidea). — Entomol. Gaz., 1969, vol. 20, p. 231—256.
- Huxley J.** Evolution. The modern synthesis. London, 1943. 646 p.
- *Hyslop J.** The smoky crane-fly (*Tipula infusca* Loew). — In: Papers on cereal and forage insects. Bull. U. S. Dep. Agr. Bureau Entomol., 1910, N 85 (7), p. 119—132.
- *Imai K.** New insecticides against crane-fly larvae in paddy nurseries. — Byochugai Zasshi, 1938, vol. 25, N 10, p. 754—761.
- Imhof E.** Punktaugen der Tipuliden. — Zool. Anz., 1900, Bd 23, S. 116.
- Imhof E.** Ocelli der Insekten. — Biol. Zentralbl., 1901, Bd 21, S. 189—192.
- Imms A.** On the constitution of the maxillae and the labium in Mecoptera and Diptera. — Quart. J. microscop. Sci., 1944, vol. 85, p. 73—96.
- Imms A.** A general textbook of entomology. ed 9. London, 1957. 886 p.
- Ishida H.** The catalogue of the Japanese Tipulidae, with the keys to the Genera and Subgenera. I. Tipulinae (Part). — Ann. Rep. Hyogo Agr. College (1954), 1955, Bull. N 4, p. 106—135.
- Ishida H.** The catalogue of the Japanese Tipulidae, with keys to the genera and subgenera. II. Tipulinae (Part) and Cylindrotominae. — Ann. Rep. Hyogo Agr. College (1955), 1956, Bull. N 5, p. 59—78.
- *Jablonowski J.** Die tierische Feinde der Zuckerrübe. Budapest, 1909. 399 S.
- Janisch E.** Eine Schwarzfleckenkrankheit bei den Larven der Wiesenschnake. — Anz. Schädlingssk., 1940, Bd 16, H. 12, S. 134—135.
- Janisch E.** Das Temperaturoptimum der Wiesenschnake *Tipula paludosa* Mg. — Mitt. Biol. Reichsanstalt Land- u. Forstwirtschaft., 1941, Bull. N 65, S. 38.
- Jeannel R.** Les Calosomes. — Mém. Museum nat. Hist. natur. (N. S.), 1940, t. 13, p. 1—240.
- Johansen O. A.** Aquatic Diptera. Part I. Nematocera exclusive of Chironomidae and Ceratopogonidae. — Cornell Univ. Agr. Exp. Station Mem., 1934, Bull. 164, p. 1—71.
- John B.** XY segregation in the crane-fly *Tipula maxima* (Diptera: Tipulidae). — Heredity, 1957, vol. 11, p. 206—215.
- Johnson C.** Notes on some dipterous larvae. — Psyche, 1906, vol. 19, p. 102—104.
- Johnson C.** New and little known Tipulidae. — Proc. Boston Soc. natur. Hist., 1909, vol. 34, p. 115—116.
- *Jong W. de.** Een Studie over emelten en hare bestrijding. — Verslagen meded. Plantenziektenkundige Dienst, 1925a, N 42, blz. 1—126.
- *Jong W. de.** De bestrijding der emelten. — Tijdschr. Plantenziekten, d. 31, 1925b, blz. 56—58.

- *Jong W. de, Elze D. Over emelten. — Verslagen meded. Plantenziektenkundige Dienst, 1922, N 25, blz.
- Kalmus H. Physiology and ecology of cuticle colour in insects. — Nature, 1941, vol. 148, p. 428—431.
- Kaltenbach J. Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insecten. Stuttgart, 1874. 848 S.
- Kapur A. High Altitude Insects of the Himalayas. — In: Proc. X Intern. Congr. Entomol. 1956, vol. 1. Montreal, 1958, p. 740—745.
- Kariya S. On the scientific name of a species of *Tipula* injurious to the rice plant in Japan. — Insects World, 1932, vol. 36, p. 195—201.
- Karny H. Über die Reduktion der Flugorgane bei den Orthopteren. Ein Beitrag zum Dollo's Irreversibilitätsgesetz. — Zool. Jb., Abt. allgem. Zool. Physiol. Tiere, 1913, Bd 33, S. 27—40.
- *Karsch F. Die Bedeutung der Tipuliden für die Landwirtschaft. — Entomol. Nachr., 1884, Bd 10, S. 190—194.
- Karsch F. Ueber das Dipterengattung *Dolichocheza* Curt. (*Leptina* Mg.). — Berl. Entomol. Ztschr., 1886a, Bd 30, S. 63—64.
- Karsch F. Die Arten der Dipterengattung *Dolichocheza* Curt. — Entomol. Nachr., 1886b, Bd 12, S. 284—285.
- Keilin D. Recherches sur les Anthomyides à larves carnivores. — Parasitology, 1917, vol. 9, p. 325—450.
- Kellog V. The mouth parts of the Nematoceros Diptera, IV. — Psyche, 1899, vol. 8, p. 355—359.
- Kellog V. Studies for students. I. The histoblasts (imaginal buds) of the wings and legs of the giant crane-fly (*Holorusia rubiginosa*). — Psyche, 1901, vol. 9, p. 246—250.
- Kertész C. Catalogus Dipterorum hucusque descriptorum. II. Cecidomyiidae, Limnobiidae, Tipulidae, Cylindrotomidae, Lipsiae, 1902. 357 p.
- Keuchenius P. The structure of the internal Genitalia of some male Diptera. — Ztschr. wiss. Zool., 1913, Bd 105, S. 501—539.
- Kieffer J. Beiträge zur Biologie und Morphologie der Dipteren. — Ill. Ztschr. Entomol., 1900, Bd 5, S. 131—133.
- Kirby W. in Parry W. E. A supplement to the appendix of Captain Parry 1st voyage for the discovery of North-West Passage in the years 1819—20. London, 1824. 240 p.
- Kirby W., Spence W. An introduction to Entomology, or Elements of the Natural History of Insects. London, 1822. 518 p.
- Kirby W. Elementary text-book of Entomology, ed. 2. London, 1892. 281 p.
- Kiriakoff S. Das Vavilovsche Gesetz, die Taxonomie und die Zoogeographie. — Zool. Anz., 1956, Bd 156, S. 277—284.
- Kirk T. The crane-fly. — New Zealand Dep. Agr., Leaflets for farmers, 1895, N 15, p. 2.
- Klebs R. H. Ueber der Fauna des Bernsteins. — Tagebl. Versamml. Dtsch. Naturf., 1889, Bd 62, S. 268—277.
- Kleiber O. Die Tierwelt des Moorgebietes von Jungholz im südlichen Schwarzwald. — Arch. Naturgesch., 1911, Jg. 77, Suppl. 3, S. 1—115.
- Kluijver H. Bydrage tot de Biologie en de Ecologie van den spreuw gedurende zyn vootplantingstud. — Verslagen meded. Plantenziektenkundige Dienst., 1933, N 69, blz. 1—146.
- Knuth P. Handbook of flower pollination, vol. 3. Oxford, 1909. 644 p.
- Kolbe H. Die Differenzierung der zoogeographischen Elemente der Kontinente. — In: Trans. 2-nd Intern. Congr. Entomol. vol. 2, Oxford, 1912, p. 433—476.
- Kolbe H. Über das Klima und die Insektenwelt Mitteleuropas während der Eiszeit und der Nacheiszeit. — Dt. entomol. Ztschr. (N. F.), Bd 1, 1923, S. 1—32.
- Kolbe H. Vergleichender Blick auf die rezente und fossile Insektenwelt Mitteleuropas und eine Erinnerung an meine Abhandlung über «Problematische Fossilien aus dem Clum». — Dt. entomol. Ztschr. (N. F.), 1925, Bd 2, S. 147—162.
- Koningsberger J. Eerste overzicht der schadelijke en nuttige insecten van Java. — Meded. Plantentuin. Batavia, 1898, d. 22, blz 1—54.
- Könemann R. Über den Darm einiger Limnobiidenlarven. — Zool. Jb. Abt. Anat. Ontogenie Tiere, 1924, Bd 46, S. 343—388.
- Kossmat F. Paläogeographie und Tektonik. Berlin, 1936. Цитируется по Геннигу (Hennig, 1960).
- Kozikowski A. Koziółki (Tipulidae — Diptera), jako szkodniki wikliny. — In: Pamiętnik XV. zjazdu lekarzy i przyrodników Polskich we Lwowie 4—7 VII 1937. Lwów, 1939, p. 169.
- *Krache J. Lehrbuch der rationellen Korbweidenkultur, 6. Limburg a. L., 1913, S. 224—227.
- Krieg A. Über einige insektenpathogene Rickettsien. — St. entomol. Ztschr. (N. F.), 1962, Bd 9, S. 465.
- Krogh A., Zeuthen E. The mechanism of flight preparation in some insects. — J. exp. Biol., 1942, vol. 18, p. 1—10.
- Kühlhorn F. Beitrag zur Kenntnis der Ernährungsbiologie unserer heimischen Amphibien. — Veröff. zool. Staatsamml. München, 1959, Bd 5, S. 145—188.
- Kuwayama S. A list of the insect injurious to agriculturae and horticulturae plants in Hokkaido. — Bull. Hokkaido Agr. Exp. Station, 1926, N 42, p. 73.
- Kuwayama S. The principal insect pest of the rice plant in Hokkaido. — Bull. Hokkaido Agr. Exp. Station, 1926, N 47, p. 17—20.

- Kuwayama S. Paddy rice pests. Insect pests and diseases of paddy rice. — Hokuno, ser. 1, 1946, p. 59—117.
- Kuwayama S. Insect Fauna of the Southern Kurile Islands. Sapporo, 1967. 225 p. (in Japan).
- Labanc F. Prispevek k poznaniu potravny skokana zeleného (*Rana esculenta* L.). — Biologia, 1959, vol. 14, N 3, p. 179—189.
- Lác J. Prispevek k poznaniu potravny kuncy ohaiveho (*Bombina bombina* L.). — Biologia, 1958, vol. 13, N 11, p. 844—853.
- Lackschewitz P. Der Formenkreis der *Tipula lateralis* Meig. (s. lat.) im Ostbaltischen Gebieten. — Arb. Naturforsch. Verein Riga, 1923, N. F., Bd 15, S. 6—7.
- Lackschewitz P. Neue Limnobiiden und Tipuliden aus dem Ostbalticum. — Arb. Naturforsch. Verein Riga, 1925, N. F., Bd 16, S. 1—15.
- Lackschewitz P. Revision der Gimmerthalschen und Sintenisschen Tipuliden. — Korrespondenzbl. Naturforsch. Verein Riga, 1927, Bd 59, H. 2, S. 1—8.
- Lackschewitz P. Die Oleracea-Gruppe des Genus *Tipula* (Dipt., Nematoc. polyn.). — Konowia, 1930, Bd 9, S. 257—278.
- Lackschewitz P. Tipuliden-Studien. II. 3. Die palaearktischen Arten des Genus *Prionocera* Lw. — Konowia, 1933, Bd 12, S. 129—143.
- Lackschewitz P. New species of *Tipula* from the Pyrenees and Madeira (Diptera, Tipulidae). — Proc. Roy. entomol. Soc. London, ser. B, 1936a, vol. 5, p. 109—112.
- [Lackschewitz P.] Лакшевиц П. Род *Tipula* (Diptera, Nematocera) в арктической и boreальной лесной областях Евразии. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1936b, т. 4, с. 245—312.
- La Greca M. Riduzione e scomparsa delle ali negli insetti Pterigoti. — Arch. Zool. Turin, 1954, t. 39, p. 361—440.
- Lakon G. Die Insektenfeinde aus der Familie der Entomophthoren. Beiträge zu einer Monographie der insektentötenden Pilze. — Ztschr. angew. Entomol., 1919, Bd 5, S. 161—216.
- *Lam A. B., Webster J. M. Effect of the DD-136 on nematode and of a R-exotoxin preparation of *Bacillus thuringiensis* var. thuringiensis on Leather-Jackets *Tipula paludosa* larvae. — J. invertebrate Pathol., 1972, vol. 20, p. 141—149.
- Lameere A. Notes pour la classification des Diptères. — Mém. Soc. Entomol. Belg., 1906, t. 12, p. 105—140.
- Lameere A. Précis de Zoologie, t. V. Liege, 1936. 536 p.
- *Lange B. Frühbekämpfung von *Tipula paludosa* Meig. — Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst, 1955, Bd 7, S. 193—198.
- Lange B. Starke *Tipula*-Gefahr in Nordwestdeutschland. — Dt. Landwirtsch. Gemeinsh., 1962, Bull. N 77, S. 1535—1537.
- Lange B. Der heutige Stand der *Tipula*-Bekämpfung im Hinblick auf die Befallslage 1962/63. — Anz. Schädlingsk., 1963, Bd 36, H. 6, S. 88—93.
- Lapouge G. de. Degré d'évolution du genre *Carabus* à l'époque du pleistocene moyen. — Bull. Soc. Sci. méd. Ouest, 1902, p. 1—17. Цитируется по Кольбе (Kolbe, 1923).
- Latreille P. Histoire naturelle générale et particulière des Crustacés et Insectes. Paris, 1802—1803, t. I, 394 p.; t. II, 380 p.; t. III, 467 p.; t. IV, 387 p.
- Latreille P. A. Genera Crustaceorum et Insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita etc., t. 4. Paris, 1809. 399 p.
- Latreille P. Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle de Déterville. Paris, 1809. 238 p.
- Laughlin R. Desiccation of eggs of the crane-fly (*Tipula oleracea* L.). — Nature, 1958a, vol. 182, p. 613—614.
- Laughlin R. The rearing of crane-flies (Tipulidae). — Entomol. exp. appl. 1958b, vol. 1, p. 241—245.
- Laughlin R. Biology of *Tipula oleracea* L.: growth of the larva. — Entomol. exp. appl., 1960, vol. 3, p. 185—197.
- Leach W. E. Entomology. — In: Brewster Edinburgh Encyclopedia, vol. 9, part 1. Edinburgh, 1815, p. 57—172.
- Léger L. Recherches sur les grégaires. — Tab. zool., 1892, t. 3, p. 1—183.
- Léger L. Essais sur la classification des coccodes et description de quelques espèces nouvelles ou peu connues. — Ann. Musee Hist. natur. Marseilles, 1898, t. 11, N 11, p. 71.
- Lehr R. Die Sinnesorgane in Innern des *Pedicellus* von *Dytiscus marginalis* mit besonderer Berücksichtigung des Johnstonschen Organes. — Ztschr. wiss. Zool., 1914, Bd 109, S. 428—444.
- Leibersperger E. Die Oxyoroides der europäischen Arthropoden. — Parasitol. Schr.-R., 1960, H. 11, S. 1—150.
- Lesne P. Les insectes de la carotte. — J. Agr. prat., 1905, N. S., t. 10, p. 16—19.
- Levander K. Beobachtungen über die Nahrung und die Parasiten der Fische des finnischen Meerbusens. — Finnland. hydrogr. biol. Unters., 1909, Bd 5, S. 1—44.
- Levy L. Contributions à l'étude des métamorphoses aquatic de Diptères. — Ann. Biol. lacustre, 1920, t. 9, N 4, p. 201—248.
- Lioy P. I Ditteri distributi secondo un nuovo methodo di classificazione naturale. — Atti Inst. Sci. Veneto, 1863, ser. 3, t. 9, p. 187—236.
- Lind J., Rostrop S., Kolpin-Ravn F. Oversikt over Landbrugsplanternes sygdomme i 1913. — 79 Beretn. Statforsög. plantekult. Beretn., 1914, Bull. N 30, p. 245—247.
- Lindner E. Zur Kenntnis der Eier der Limoniidae (Diptera, Tipuliformia). — Mitt. zool. Museum Berlin, 1958a, Bd 34, S. 113—132.

- Lindner E. Pilzbewohnende Limoniidenlarven unter besonderer Berücksichtigung von *Limonia quadrinotata* Meigen (Diptera). — Tijdschr. Entomol., 1958b, d. 101, N 3/4, blz. 263—281.
- Lindner E. Beiträge zur Kenntnis der Larven der Limoniidae (Diptera). — Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, 1959, Bd 48, S. 209—319.
- Lindner E., Mannheims B. Zur Verbreitung der Dipteren (Zweiflügler) in den Hochregionen der Alpen. — Jb. Vereins Schutze Alpenpflanzen und Tiere, 1956, Jg 5, S. 121—128.
- Lindroth C. The faunal connections between Europa and North America. N. Y., Stockholm, 1957. 344 p.
- Lindroth C. Verbindungen und Barrieren in der Zirkumpolaren Verbreitung der Insekten. — In: Verh. 11-n Intern. Kongr. Entomol. (1960), Wien, Bd 1, 1961, S. 438—445.
- Linnaeus K. Systema Naturae, ed. X. Stockholmiae, 1758. 824 p.
- Loew H. Beschreibung einiger neuen Gattungen der europäischen Dipterenfauna. — Stettin. Entomol. Ztschr., 1844, Jg V, S. 154—173.
- Loew H. Über den Bernstein und die Bernsteinfauna. — In: Programm der Königlichen Realschule zu Meseritz. Berlin, 1850, S. 3—44.
- Loew H. Diptera Americae septentrionalis indigena. — Berl. Entomol. Ztschr., 1863, Bd 7, p. 275—298.
- Loew H. Die europäischen Tipula-Arten, deren Weibchen verkümmerte Flügel haben. — Wien. Entomol. Monatschr., 1864, Bd 8, H. 4, S. 120—126.
- Loew H. Diptera Americae septentrionalis indigena, Centuria octava. — Berl. Entomol. Ztschr. 1869, Bd 13, S. 1—52.
- Lohde G. Insektenepidemien, welche durch Pilze hervorgerufen werden. — Berl. Entomol. Ztschr., 1872, Bd 16, S. 17—44.
- Loi G. Notes on Italian Tipulids (Dipt., Nematocera) of agricultural interest. 1. Observations on the biology of *Tipula (Tipula) italica* Lack. in Tuscany. — Frustula Entomol., 1972, vol. 11, p. 1—39.
- Longstaff G. Diptera taken at Mostehoe (North Devon). — Entomol. month. Mag., 1910, ser. 2, vol. 21, p. 74—79.
- Lovett A. Tipulid work in prune wood, *Ctenophora angustipennis* Loew. — Oregon Sta. bienn. crop pest a. hort. rep., vol. 2 (1913—1914), 1915, p. 166—169.
- *Lovibond B. Investigations on the control of Leather-Jackets. (2). Notes on crane-flies and their larvae. — J. Board Greenkeep. Research, 1937a, vol. 5, p. 12—17.
- *Lovibond B. Investigations on the control of Leather-Jackets. (3). Some results of breeding and sampling experiments during the current season. — J. Board Greenkeep. Research, 1937b, vol. 5, p. 107—112.
- Ludwig F. Studies on the protozoan fauna of the larvae of the crane-flies, *Tipula abdominalis*. I. Flagellates, amoebae, and gregarines. — Trans. Amer. Microscop. Soc., 1946, vol. 65, p. 189—244.
- Ludwigs K., Schmidt M. Korbweidenschädlinge. — Flugbl. 81 d. Biol. Reichsanstalt. Berlin, 1930. Aufl. 2.
- Lundbek W. Diptera groenlandica. — Vid. Medd. Dansk naturhist. foren. København, 1898, ser. 5, bd 10, s. 236—314.
- Lundström C. Beiträge zur Kenntnis der Dipteren Finlands. II. Tipulidae (Tipulidae longipalpi Ost.-Sack.) — Acta Soc. Fauna Flora Fennica, 1907, Bd 29, N 2, S. 1—27.
- Lundström C. Diptera Nematocera aus den arktischen Gegenden Sibiriens. — Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg (Phys.-Math.), 1915, ser. 8, Bd 29, S. 1—33.
- Mackinon D. Protists parasitic in the larvae of the crane-fly, *Tipula* sp. Preliminary note. — Parasitology, 1912, vol. 5, p. 175—189.
- Mackinon D. Studies of parasitic protozoa. II. *Tetratrichomastix parisi* n. subgen., n. sp. — Quart. J. Microscop. Sci., 1913, vol. 59, p. 459—470.
- Mackinon D. Observations on Amoebae from the intestine of the crane-fly larva, *Tipula* sp. — Arch. Protistenk., 1914, Bd 32, S. 267—277.
- Macquart J. Histoire naturelle des Insectes Diptères. Suites à Buffon, t. 1, Paris, 1834. 578 p.
- Macquart J. Diptères exotiques nouveaux ou peu connus, t. I, pt. 1—2. Paris, 1838. 221+207 p.
- Macquart J. Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. Suppl. 1. Paris, 1846. 238 p.
- *Maercks H. Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung schädlicher Tipuliden. — Arb. physiol. angew. Entomol. Berlin-Dahlem, 1939a, Bd 6, S. 22—257.
- *Maercks H. Die Wiesenschnaken und ihre Bekämpfung. — Die kranke Pflanze, 1939b, Bd 16, S. 107—110.
- *Maercks H. Neues über Wiesenschnaken und ihre Bekämpfung. — Mitt. dt. Landwirtschaft., 1940, Bd 55, S. 852—854.
- *Maercks H. Über die Wirkung von Kleiködern und Mineraldüngemitteln auf die Larven der Sumpfschnake (*Tipula paludosa* Meig.). — Arb. physiol. angew. Entomol. Berlin-Dahlem, 1941a, Bd 8, S. 101—112.
- Maercks H. Untersuchungen über Wiesenschnaken. — Mitt. biol. Reichsanstalt, 1941b, Bull. N 63, S. 96—97.
- Maercks H. Über Biologie und Schädlichkeit der Herbstschnake (*Tipula czizeki* de Jong). — Arb. physiol. angew. Entomol. Berlin-Dahlem, 1941c, Bd 8, S. 197—205.
- *Maercks H. Wiesenschnaken. — Mitt. Biol. Reichsanstalt, 1941d, Bull. N 65, S. 100—101.

- *Maercks H. Bekämpfung der Wiesenschnaken. — Land u. Garten, 1941e, Jg 21, S. 3—4.
- Maercks H. Das Schadaufreten der Wiesenschnaken (Tipuliden) in Abhängigkeit von Klima, Witterung und Boden. — Arb. physiol. angew. Entomol. Berlin-Dahlem, 1941f, Bd 8, S. 261—275.
- Maercks H. Über die Ursachen des Schadaufretens von *Tipula paludosa* Mg. und *T. czizeki* de J. im Jahre 1942. — Arb. physiol. angew. Entomol. Berlin-Dahlem, 1943a, Bd 10, H. 2/3, S. 73—85.
- *Maercks H. Versuche zur Bekämpfung von Wiesenschnakenlarven (*Tipula paludosa* Meig., *T. czizeki* de J.). — Arb. physiol. angew. Entomol. Berlin-Dahlem, 1943b, Bd 10, H. 4, S. 177—196.
- Maercks H. Die Voraussage des Schadaufretens von Wiesenschnaken (Tipuliden). — Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst, 1948, Bd 1, S. 96.
- *Maercks H. Über die Bekämpfung der Wiesenschnakenlarven im Grünland mit organischen Insektiziden. — Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst, 1950a, Bd 2, S. 166—168.
- *Maercks H. Bekämpfung der Wiesenschnakenlarven. — Neue Mitt. Dt. Landwirtschaft., 1950b, Bd 5, S. 160.
- *Maercks H. Lebensweise und Bekämpfung der Wiesenschnaken. — Flugbl. Biol. Bundesanst. Land- u. Forstwirtschaft. (Braunschweig), 1951, N C 17.
- *Maercks H. Über Brauchbarkeit und Dosierung einiger insektizider Wirkstoffe für die Winter- und Späthbekämpfung von *Tipula paludosa* Mg. — Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst, 1952a, Bd 4, S. 129—133.
- *Maercks H. Im Grünland schädliche Wiesenschnaken-Larven und ihre Bekämpfung. — Das Grünland, 1952b, Bd 1, S. 40.
- *Maercks H. Tipulidae, Schnaken. — In: Sorauer P. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Bd 5. Tierische Schädlinge an Nutzpflanzen, T. 2. Berlin, 1953a, S. 58—66.
- Maercks H. Über den Massenwechsel von *Tipula paludosa* Meig. in den Jahren 1918—1953 und seine Abhängigkeit von der Witterung. — Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst, 1953b, Bd 5, S. 177—181.
- *Maercks H. Weitere Untersuchungen über die Wirkung organischer Insektizide auf die Larven von *Tipula paludosa* Meig. — Nachrichtenbl. Dt. Pflanzenschutzdienst, 1954, Bd 6, S. 27—29.
- *Maercks H. Die Bekämpfung von Wiesenschnakenlarven im Grünland. — Gesunde Pflanze, 1955a, Bd 7, S. 215—219.
- *Maercks H. Weitere Versuche zur Bekämpfung von Wiesenschnakenlarven. — Ztschr. angew. Zool., 1955b, Bd 42, S. 375—391.
- *Maercks H. Gewächshausversuche zum Schutz des Saatgutes gegen *Tipula*-Frass. — Mitt. Biol. Bundesanstalt Land- u. Forstwirtschaft., 1959, N 9, S. 218—221.
- Malloch J. A preliminary classification of Diptera, exclusive of Pupipara, based upon larval and pupal characters, with keys to imagines in certain families. — Bull. Illinois Sta. Lab. Natur. Hist., 1917, N 12, p. 161—410.
- Mannheims B. Über Sammeln, Vorkommen und Flugzeiten mitteleuropäischen Tipuliden (Dipt.). — Bonn. zool. Beitr., 1950, Bd 1, S. 92—95.
- Mannheims B. Tipulidae. — In: Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region. Stuttgart. Lief. 167, 1951, S. 1—64; Lief. 170, 1952, S. 65—112; Lief. 173, 1953, S. 113—136; Lief. 238, 1963a, S. 137—176; Lief. 256, 1965a, S. 177—212; Lief. 267, 1966a, S. 213—256; Lief. 270, 1967a, S. 257—288; Lief. 275, 1965, S. 289—320.
- Mannheims B. Die Tipuliden Ostfennoskandiens (Dipt.) — Notulae Entomol., 1954a, Bd 34, S. 29—50.
- Mannheims B. Die Tipuliden Griechenlands (Dipt.). — Bonn. Zool. Beitr., 1954b, S.-Bd, T. 1, S. 149—182.
- Mannheims B. Ostafrikanische Tipuliden (Dipt.). — Stuttgart. Beitr. Naturk., 1958, N 6, S. 1—12.
- Mannheims B. Boreoalpine Tipuliden (Dipt.). — Bonn. Zool. Beitr., 1959, Bd 10, S. 398—406.
- Mannheims B. Afrikanische Tipuliden (Dipt.). — Stuttgart. Beitr. Naturk., 1961a, N 60, S. 1—6.
- Mannheims B. Ergebnisse der Deutschen Afghanistan-Expedition 1956 der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe. — Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschland, 1961b, Bd 19, S. 309—311.
- Mannheims B. Zwei für Fennoskandien neue *Tipula*-Arten (Dipt., Tipulidae). — Notulae Entomol., 1963b, Bd 43, S. 37—41.
- Mannheims B. Eine *Tipula* der ostasiatischen «Sempiterna» Gruppe in Finnland (Dipt. Tipulidae). — Notulae entomol., 1963c, vol. 43, S. 69—74.
- Mannheims B. Die Tipuliden Madeiras (Dipt. Tipulidae). — Notulae Entomol., 1963d, Bd 42, S. 130—136.
- Mannheims B. Tipuliden aus Iran (Diptera). — Stuttgart Beitr. Naturk., 1964a, N 126, S. 1—7.
- Mannheims B. Zur Synonymie der europäischen Tipuliden (Dipt.) IX. — Bonn. zool. Beitr., 1964b, Bd 15, S. 109—113.
- Mannheims B. Enumeratio Tipularum Fenniae. — Lounais-Hämeen Luonto (Suomi), 1965b, Bull. N 20, s. 1—3.

- Mannheims B. Sechzehn für Finnland neue Limoniiden mit Liste der Tipulidae, Limoniidae, Cylindrotomidae, Liriopeidae, Trichoceridae und Phryneidae (Diptera, Nematocera). — Lounais-Hämeen Luonto, 1965, Bull. N 20, s. 4—9.
- Mannheims B. Die Tipuliden Ungarns (Dipt.) aus der Sammlung des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums. — Rovartani Közlemenyek, 1966b, k. 19, old. 273—283.
- Mannheims B. Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 des Deutschen Entomologischen Institutes. 56. Beitrag. Diptera: Tipulidae. — Beitr. Entomol. 1966c, Bd 16, S. 486—502.
- Mannheims B. Tipula (Vestiplex) bo sp. n. und andere Tipuliden aus Fennoskandien (Diptera). Notulae entomol., 1967b, Bd 47, S. 147—156.
- Mannheims B. Liste der Tipuliden Ostfennoskandiens. — Notulae entomol., 1967c, Bd 47, S. 77—80.
- Mannheims B. Beiträge zur Kenntnis der Fauna Afghanistans. Tipulidae und Limoniidae, Diptera. — Časop. Moravsk. Musea, 1967d, roč. 52, s. 177—181.
- Mannheims B. Eine für Europa neue Ctenophora-Art (Diptera, Tipulidae). — Bonn. Zool. Beitr., 1967e, Bd 18, H. 1/2, S. 199—206.
- Mannheims B. Tipulidae und Cylindrotomidae. — In: Illies J. Limnofauna Europaea, 1967f, Lief. 71—72, S. 315—320.
- Mannheims B., Pechlanger E. Die Tipuliden Nordtirols (Diptera). — Stuttgart Beitr. Naturk., 1963, N 102, s. 1—29.
- Mannheims B., Savtshenko E. Tipulidae. (Diptera). Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei-Reichenbachia, 1967, Bd 9, S. 147—156.
- Mannheims B., Savtshenko E. N. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. 303. Tipulidae (Diptera) II. — Folia Entomol. Hungarica, 1973, k. 26, old. 157—186.
- Mannheims B., Theowald B. Die Tipuliden Italiens (Dipt., Tipulidae). — Mem. Soc. Entomol. Italiana, 1959, vol. 38, p. 15—54.
- Mannheims B., Theowald B. Die Tipuliden von Grönland (Diptera, Tipulidae). — Bonn. zool. Beitr., 1971, Bd 20, S. 332—342.
- Martignoni M., Langston R. Supplement to annotated list and bibliography of Insects reported to have virus diseases. — Hilgardia, 1960, vol. 40, p. 1—40.
- Martinovsky J. Beschreibung der Entwicklungsstadien von Ctenophora guttata Wied. und Übersicht der tschechoslowakischen Arten der Gattung Ctenophora (Dipt., Tipulidae). — Acta entomol. Bohemoslovaca, 1968, vol. 65, p. 319—324.
- Masaki J. Life history of Tipula aino Alexander. — Mushi, 1930, vol. 3, p. 37—38.
- Masaki J. On the Tipulinae of the Japanese Empire. — Mushi, 1933a, vol. 3, p. 74—95.
- Masaki J. On the life-history of Tipula aino Alexander (Tipulidae, Diptera). First Report. — Nogyo and Engei, 1933b, vol. 8, p. 1441—1450, 1649—1656, 1880—1888.
- *Masaki J. Studies on rice crane-fly (Tipula aino Alexander, Tipulidae, Diptera) with special reference to the ecology and its protection. — J. Kanto-Tosen agr. Exp. Station, 1959, N 3, p. 1—202.
- Matejka F. Tipulaschäden in Böhmen. — Österreich, Forst- u. Jagdztg., 1915, Jg. 33, S. 268—269.
- Matsumura S. Thousand insects of Japan, vol. 2. Tokyo, 1905. 334 p. (in Japan).
- Matsumura S. Thousand Insects of Japan. Additamenta 2. Tokyo, 1916. 474 p. (in Japan).
- Matsumura S. 6000 illustrated insects of Japanese Empire. Tokyo, 1931. 1497 p., 6768 fig. (in Japan).
- Meats A. The relation between Soil water tension and growth rate of larvae of Tipula oleracea and T. paludosa (Diptera) in Turf. — Entomol. exp. appl., 1967, t. 10, p. 312—320.
- Meigen J. Nouvelle classification des mouches a deux ailes (Diptera). Paris, 1800. 40 p.
- Meigen J. Versuch einer neuen Gattungseinteilung der europäischen zweiflügeligen Insekten. — Illiger's Mag., 1803, Bd 2, S. 259—281.
- Meigen J. W. Klassifikation und Beschreibung der europäischen zweiflügeligen Insekten (Diptera), Bd 1, T. 1. Braunschweig, 1804. 152 S.
- Meigen J. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten, Bd I. Aachen, 1818. 333 S.
- Meigen J. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten, Bd VI. Aachen, 1830. 401 S.
- Meijere J. de. Bemerkung zu der Notiz Imhof's über Punktaugen bei Tipuliden. — Zool. Anz., 1900, Bd 23, S. 200.
- Meijere J. de. Ueber die Prothorakalstigmata der Dipteren. — Zool. Jb., Abt. Anat. Ontogenie Tiere, 1902, Bd 15, S. 623—692.
- Meijere J. de. Die Dipteren der arktischen Inseln. — In: Römer F., Schaudin F. Fauna Arctica, Bd 5, Jena, 1910, S. 43—46.
- Meijere J. de. Studien über Südasiatische Dipteren. V. Ostindische Tipuliden. — Tijdschr. Entomol., 1911, d. 54, blz 21—79.
- Meijere J. de. Zur Kenntnis des Kopfbaues der Dipterenlarven und -imagines. — Zool. Anz., 1916, Bd 46, S. 241—251.
- Meijere J. de. Beiträge zur Kenntnis der Dipteren-Larven und -Puppen. — Zool. Jb., Abt. Systematik, 1917, Bd 40, S. 177—322.
- Melander A. A report on some Miocene Diptera from Florissant, Colorado. — Amer. Museum Novitates, 1949, Bull. N 4407, p. 5.

- Mesnil L. Larvaevorinae (Tachininae). — In: Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region. Lief. 219, 1961, p. 657—704.
- Meunier F. Note sur les Tipulidae fossiles de l'Ambre. — Bull. Soc. entomol. France, 1894, p. 177—178.
- Meunier F. Note sur quelques Empidae et Mycetophilidae et un curieux Tipulidae de l'Amber. — Bull. Soc. entomol. France, 1895, p. 1—15.
- Meunier F. Etudes de quelques Diptères de l'Ambre tertiaire. — Bull. Soc. entomol. France, 1899a, p. 334—335, 358—359, 392—393.
- Meunier F. Revision des Diptères fossiles. Types de Löw conservés au Musée provincial de Königsberg. — Entomol. Misc., 1899b, t. 7, p. 161—165, 169—182.
- Meunier F. Monographie des Tipulidae et des Dixidae de l'Amber de la Baltique. — Ann. Soc. nat. zool., 1906, ser. 9, t. 4, p. 349—401.
- Meunier F. Nouvelles recherches sur quelques Insectes du Saunoisien d'Aix-en-Provence. — Bull. Soc. geol. France, 1914, ser. 4, t. 14, p. 187—198.
- Meunier F. Nouvelles recherches sur quelques insectes de plâtrières d'Aix en Provence. — Verh. Akad. Amsterdam Wet. (Sect. 2), 1915, vol. 15, fasc. 5, p. 1—18.
- Meunier F. Beitrag zur Monographie der Mycetophiliden und Tipuliden des Bernsteins. — Ztschr. St. geol. Ges., 1916, Bd 68, S. 477—493.
- Meunier F. Über einige Mycetophiliden und Tipuliden des Bernsteins nebst Beschreibung der Gattung Palaeotanypeza (Tanypezinae) derselben Formation. — Neues Jb. Mineral., Geol., Paläontol., 1917, Bd 3, S. 73—106.
- Meynadier G., Ricou G., Bergoin M. Virose à corps d'inclusion chez Tipula paludosa (Diptera) en France. — Rev. Pathol. végét. Entomol. agr. France, 1964, t. 43, N 2, p. 113—118.
- Miall L. C. Dicranota, a carnivorous Tipulid larva. — Trans. entomol. Soc. London, 1893, vol. 3, p. 235—253.
- Mickoleit G. Die Thoraxmuskulatur von Tipula vernalis Meigen. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Dipteren thorax. — Zool. Jb., Abt. Anat. Ontogenie Tiere, 1962, Bd 80, S. 213—244.
- Mik J. Beiträge zur Dipteren-Fauna Oesterreichs. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1869, Bd 19, S. 19—36.
- Mik J. Beiträge zur Dipteren-Fauna Oesterreichs. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1874, Bd 24, S. 329—354.
- Mik J. Metamorphose von Tipula rufina Meig. — Wien. Entomol. Ztg., 1882, Jg 1, S. 35—39.
- Mik J. In: Heyden L. Beitrag zur Insektenfauna der östlichen Kirghisen-Steppen. — Horae Soc. Entomol. Ross., 1889, vol. 23, p. 88—111.
- Mik J. Dipterologische Miscellen — Wien. Entomol. Ztg., 1890, Jg. 9, S. 153—158.
- Mik J. Dipterologische Miscellen 3. Ueber Dolichopeza sylvicola Curt. — Wien. Entomol. Ztg., 1900, Jg 9, S. 145—147.
- Miller F. Zemedělska Entomologie. Praha, 1956. 1057 s.
- Milles H. Some important insect pest of strawberries. — J. Bath a. West a. Southern Counties Soc., 1921, 5 ser. N 16, p. 57—72.
- *Mills J. Leather-Jackets on turf. — Gardeners Chronicle, 1962, N 151, p. 201.
- Milne A. Theories of natural control of insect population. — Gold Spring Harbor Symposia on quant. Biol., 1957, vol. 22, p. 253—271.
- Milne A., Coggins R., Laughlin R. The determination of humbers of Leather-Jackets in sample turns. — J. animal Ecology, 1958, vol. 27, p. 125—146.
- *Mitono T., Horich T. Experiments on the control of crane-flies with DDT. — Noken, 1948, vol. 3, p. 6—13.
- Moniez R. Observations pour la revision des microsporidiens. — Comptes Rendus Acad. Sci. Paris, 1887, t. 104, p. 1312—1314.
- Morgan A. A contribution to the biology of mayflies. — Ann. entomol. Soc. Amer., 1913, vol. 6, p. 371—413.
- Morris A. Insect Damage to Tobacco in the Connecticut River Valley. — J. econ. Entomol. 1942, vol. 35, p. 60—62.
- Müller O. F. Zoologiae Danicae Prodrum, sen animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina et synonyma imprimis popularium. Hafniae, 1776. 282 p.
- Müller H. Types of visible variations induced by X-rays in Drosophila. — J. Genetic, 1930, vol. 22, p. 299—334.
- Müller-Kögler E. Über eine Mykose der Larven von Tipula paludosa Mg. durch Empusa sp. — Ztschr. Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz, 1957, Bd 64, S. 529—534.
- Müller-Kögler E. Eine Rickettsiose von Tipula paludosa Meig. durch Rickettsiella tipulae nov. spec. — Die Naturwissenschaften, 1958, Jg 45, S. 248—251.
- Müller-Kögler E. Tagesfragen bei Insektenkrankheiten. — Dt. entomol. Ztschr. (N. F.), 1962, Bd 9, H. 5, S. 461—464.
- Müller-Kögler E. Cordyceps militaris (Fr.) Link.: Beobachtungen und Versuche anlässlich eines Fundes auf Tipula paludosa Meig. (Dipt., Tipul.). — Ztschr. angew. Entomol., 1965, Bd 55, H. 4, S. 409—418.
- Münchberg P. Über die bisher bei einigen Nematocerenfamilien (Culicidae, Chironomidae, Tipulidae) beobachteten ektoparasitären Hydracarienlarven. — Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere, 1935, Bd 29, S. 720—749.

- Münchberg P. Über den Parasitismus der Wassermilbenlarven an Luftinsekten. — Dt. entomol. Ztschr., 1937, H. 1/2, S. 19—34.
- Münchberg P. Über die an Limoniidae und Tipulidae parasitierenden Milbenlarven. — Ztschr. Parasitenk., 1956, Bd 17, S. 330—338.
- Munz Ph. A study of the food habits of the Ithacan species of Anura during transformation. — J. entomol. zool., 1920, vol. 12, fasc. 62, p. 33—56.
- *Murata J. Report on experiments for the control of crane-flies. — Nagano agr. Exp. Station, Misc. Rep., 1924, N 1, p. 45—48.
- Murchison B. Outline of the Geology of the neighbourhood of Cheltenham, ed 2. London, 1845, 108 p.
- *Nagami T., Nokashima M., Ando S. Effect of granular insecticides on the rice crane-fly, *Tipula aino* Alexander. — Rec. Ass. Pl. Prot. Kyushu, 1968, vol. 16, p. 17—29.
- Needham J. Some new life histories of Diptera. In: Aquatic insects in N. Y. State by James G. Needham, Alex. D. MacGillivray, O. A. Johansen and K. S. Davis. — Bull. N. Y. Sta. Museum, 1903, N 68, p. 279—287.
- Needham J. Report of the Entomologic field Station conducted at Old Forge, N. Y., in the summer of 1905. In: 23d Report of the State Entomologist on injurious and other insects of the State of New York, 1907. — Bull. N. Y. Sta. Museum, 1908, N 124, p. 156—248.
- Needham J., Hart C. The dragon-flies (Odonata) of Illinois, with descriptions of the immature stages. Pt 1. — Bull. Illinois Sta. Lab. natur. Hist., 1901 (1903), N 6, p. 1—94.
- Neumann H. Der Bau und die Funktion der männlichen Genitalapparate von *Trichocera anulata* Meig. und *Tipula paludosa* Meig. (Dipt., Nematocera). — Dt. entomol. Ztschr., 1958, Bd 5, S. 235—298.
- Newman H. Mercury Vapour Light Traps. — Gardeners Chronicle, 1962, vol. 151, p. 199.
- Nielsen P. Stankelbeel Danmarks Fauna, N 28. København, 1925. 159 s.
- Nielsen P., Ringdahl O., Tuxen S. Diptera 1 (excl. of Ceratopogonidae and Chironomidae). — In: The zoology of Iceland, vol. 3, pt. 48a, Copenhagen—Reykjavik, 1954. 189 p.
- Niethamer J. Kurzflügelige Weibchen bei *Tipula* (*Lunatipula*) *modesta* Macq. (Diptera). — Zool. Anz., 1958, Bd 161, S. 55—56.
- Nördlinger H. Nachtrag zu Ratzeburgs Forstinsekten. — Stettin Entomol. Ztg., 1848, Bd 9, S. 225—271.
- Novak O. Fauna der Cyprisschiefer der Egerer Tertiärbeckens. — Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Abt. 1, 1878, Bd 76, S. 71—96.
- *Nozu R. On the barley and wheat crane-fly. — Kenchu, 1941, Bull. N 381, p. 7—10.
- Nozu R. Results of experiments on the control of crane-flies. — Kenshu, 1943, Bull. N 404, p. 1—9.
- Okland F. Einige Argumente aus der Verbreitung der nordeuropäischen Fauna mit Bezug auf Wegeners Verschiebungstheorie. — Nyt. Mag. Naturvid., 1927, Bd 65, S. 339—367.
- Olalquiaga F. Pests of edible legumes in Chile. — FAO Plant Prot. Bull., 1953, vol. 1, N 11, p. 166—168.
- Oldham J. On the larval stages of *Pedicia rivosa*. — Proc. Roy. phys. Soc. Edinburgh, 1925, vol. 25, p. 33—64.
- Oldham J. On the final larval instar of *Tipula paludosa* Meig. and *Tipula lateralis* Meig. — Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, 1928, vol. 21, p. 217—252.
- Omboni G. Di alcuni insetti fossili del Veneto. — Atti Ist. Veneto, 1886, ser. 6, vol. 4, p. 1421—1434.
- Onuki S. The crane-fly of rice. — Imp. centr. agr. exp. Station Japan, 1901, circ. 10, p. 1—18.
- Onuki S. On a crane-fly (*Tipula parva*?). — Imp. centr. agr. exp. Station Japan, 1905, Bull. N 1, p. 90—94.
- Ormerod E. A. Report of injurious insects and common farm pests during the year 1899 with methods of prevention and remedy. London, 1900, 7+152 p. Twenty-third report. Second ser., Bull. N 1. London, 1900. 8 p.
- Osten-Sacken C. Monographs of the Diptera of North America. Pt. IV. — Smithsonian misc. coll., 1869, Bull. 219, p. 1—345.
- Osten-Sacken C. Western Diptera: Descriptions of new genera and species of Diptera from the region west of the Mississippi and especially from California. — U. S. Geol. Geogr. surv. Terr., 1877, Bull. N 3, p. 189—354.
- Osten-Sacken C. Catalogue of the described Diptera of North America, 2 ed. — Smithsonian misc. coll., 1878, Bull. N 270, p. 1—276.
- Osten-Sacken C. Studies on Tipulidae. Part 1. Review of the published genera of the Tipulidae longipalpi. — Berl. entomol. Ztschr., 1886, Bd 30, S. 153—188.
- Osten-Sacken C. Studies on Tipulidae. Part 2. Reviews of the published genera of the Tipulidae brevipalpi. — Berl. entomol. Ztschr., 1887, Bd 31, S. 163—242.
- Osten-Sacken C. On the characters of the three divisions of Diptera: *Nemocera vera*, *Nemocera anomala* and *Eremochaeta*. — Berl. entomol. Ztschr., 1892, Bd 37, S. 417—465.
- *Ota J. Experiments with insecticides against the barley and wheat crane-flies. — Konchu Sekai, 1941, vol. 45, N 532, p. 363—365.
- *Packard C., Thompson B. The range crane-flies in California. — Circ. U. S. Dep. Agr. Washington, 1921, Bull. N 172, 8 p.
- Pasteřík J. *Ctenophora pectinicornis* L. — Časop. Česke Spol. Entomol., 1907, roč. 4, s. 9—14.

- Perel T. S., Karpachevsky L. O., Yegorova E. V. The role of Tipulidae (Diptera) larvae in decomposition of forest litter-fall. — Pedobiologia, 1971, vol. 11, p. 66—70.
- Petch T. Notes on entomogenous Fungi. — Trans. Brit. mycol. Soc., 1931, vol. 16, p. 55—75.
- Petch T. Notes on entomogenous Fungi. — Trans. Brit. mycol. Soc., 1942, vol. 25, p. 250—265.
- Petersen W. Über die Herkunft der Lepidopteren-Fauna Nord und Mitteleuropas. — In: Verh. III. Intern. Entomol. Kongr., Zürich, 19—25. Juli 1925. Bd 1. Weimar, 1926, S. 170—171.
- Peterson A. Head-Capsula and Mouth-Parts of Diptera. — Illinois Biol. Monogr., 1916, vol. 3, N 2, p. 1—112.
- Pettit R. Report of the section of Entomology (1929—1930). — Ann. Rep. Station agr. Michigan, 1929—1930, p. 1—49.
- Peus F. Cylindrotomidae. — In: Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region, Lief. 169, 1952, 80 S.
- Picard F. Les champignons parasites des insectes et leur utilisation agricole. — Ann. École Nat. Agr. Montpellier, 1913, vol. 13, p. 121—248.
- Pierre C. Nervulations anormales de quelques Diptères tipuliformes. — Bull. Soc. Entomol. France, 1918, p. 60—62.
- Pierre C. Tipulidae. — Faune de France, vol. 8, Paris, 1924, 160 p.
- Pierre C. Fam. Tipulidae, subf. Tipulinae. — In: Wytzman Genera Insectorum, Fasc. 186. Bruxelles, 1926, p. 1—68.
- Pierre C. Parade et ponte chez les Tipulides. — Rev. Franç. Entomol., 1934a, t. 1, p. 29—34.
- Pierre C. Ailes des Tipulides et transformisme. — Rev. Franç. Entomol., 1934b, t. 1, p. 183—190.
- Pinchin R., Anderson J. On the nocturnal activity of Tipulinae (Diptera) as measured by a light trap (1, 2). — Proc. Roy. entomol. Soc. London, ser. A, 1936, vol. 11, N 315, p. 69—75, 75—78.
- Piton L. Faune entomologique les argiles cinéritiques-mioplécènes de Varennes (Puy-de-Dôme). — Bull. Soc. Hist. natur. Auvergne, 1934, t. 20, p. 38.
- Pochon M. Flore bactérienne cellulolytique du tube digestif de larves xylophages. — Comptes Rendus Acad. Sci. France, 1939, t. 208 (21), p. 1684—1686.
- Poda N. Insecta Musei Graecensis, in quae in ordines, genera et species juxta Systema Naturae. Graecii, 1761, 127+18 p.
- Pokorny E. Beitrag zur Dipterenfauna Tirols. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1887, Bd 37, S. 381—420.
- Polak I. Een vermeldelijke Oplossing van het Emeltenvraagstuk. — Meded. Landbonehuogeschool Wageningen, 1922, bd 24 (2), p. 1—8.
- Pomeisl E. Studien von Dipterenlarven des Manerbaches. — Wetter u. Leben, 1953, S.-Bd, H. 2, S. 165—176.
- Pongrácz A. Die fossilen Insekten von Ungarn und ihre Beziehungen zur gegenwärtigen Fauna. — Palaentologia Hungarica, 1923, Bd 1, S. 63—76.
- Pongrácz A. Über die tertiäre Insektenfauna von Radoboj und deren Bedeutung für die Entstehung der rezenten Formen. — Paläontol. Ztschr., 1927, Bd 8, S. 105—110.
- Pongrácz A. Die fossilen Insekten von Ungarn mit besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der europäischen Insekten-Fauna. — Ann. Hist. natur. Musei Hungar., 1928, Bd 25, S. 91—194.
- Poulton E. Predaceous insects and their prey. — Trans. entomol. Soc. London, 1906, vol. 3 (22), p. 323—409.
- Presl J. Additamenta ad Faunam protogaeam, sistens descriptiones aliquot animalium in succino inclusorum. — Deliciae Pragenses Hist. natur. spectantes, 1882, t. 1, p. 191.
- Priesner E. Nahrungswahl und Nahrungsverarbeitung bei der Larve von *Tipula maxima*. — Pedobiologia, 1961, N 1, S. 25—37.
- Puschning R. Bemerkung zur Arbeit H. Karny's: Über die Reduktion der Flugergang bei Orthopteren. — Zool. Jb., Abt. allgem. Zool., Physiol. Tiere, 1914, Bd 24, S. 375—542.
- Rademacher B. Die Bedeutung der Schafhaltung im Pflanzenschutz. — Süddt. Schafereiztg., 1953, Bd 43 (621), S. 197—199.
- Radl E. Über rudimentäre Punktaugen bei den Tipuliden. — Bull. Intern. Acad. Sci. Prague, Sci. math. natur., 1906a, Bd 11, S. 268.
- Radl E. Studie sur les yeux doubles du genre *Tipula*. — Acta Soc. Entomol. Bohemiae, 1906b, vol. 3, p. 50—57.
- Radl E. O zakrnlých temenních očích u tipulic (Tipulidae). — Rozpravy Čes. akad. vědy, slovesnost a umění, 1906c, roč. 15, č. 45, s. 1—6.
- Ray J. Historia Insectorum. Opus posthumum. London, 1710. 15+400 p.
- Reaumur R. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, vol. 5. Mém. 1: Histoire des Tipules, Paris, 1740. 54 p.
- Rebel H. Zur Frage der europäischen Faunenelemente. — Ann. natur. Hist. Museum Wien, 1934, Bd 46, S. 49—55.
- Rees B., Ferris G. The morphology of *Tipula reesi* Alexander (Diptera: Tipulidae). — Microentomology, 1939, vol. 4 (6), p. 143—178.
- Reinig W. Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Floragebiete. Jena, 1937. 124 S.

- Reinig W. Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreisen. — In: *Syllogomena Biologica*. Wittenberg, 1970, S. 346—378.
- Rennie J. Note upon a Tachinid parasite (*Bucentes geniculatus* DeG.) of *Tipula* sp. — *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, 1912, vol. 18, p. 231—238.
- Rennie J. On the biology and economic significance of *Tipula paludosa*. Part. I. Mating and oviposition. — *Ann. appl. Biol.*, 1916, vol. 2, p. 235—240.
- Rennie J. On the biology and economic significance of *Tipula paludosa*. II. Hatching, growth and habits of the larva. — *Ann. appl. Biol.*, 1917, vol. 3, p. 116—137.
- Rennie J. Polyhedral disease in *Tipula paludosa* Meigen. — *Ann. appl. Biol.*, 1923, vol. 20, p. 265—267.
- Rennie J. Mermithid parasite of *Tipula paludosa* Meigen. — *Ann. appl. Biol.*, 1925, vol. 21, p. 1—3.
- Rennie J. Crane-fly grub and the Oat Crop. — *N. Scotland Coll. agr. Bull.*, 1927, N 32, p. 1—14.
- Rennie J., Scutherland C. On the life history of *Bucentes geniculata* Deg. (Diptera: Tachinidae), parasite of *Tipula paludosa* Mg. (Diptera) and other species. — *Parasitology*, 1920, vol. 12, p. 199—211.
- Rhonert U. Wassergefüllte Baumhöhlen und ihre Besiedlung. Ein Beitrag zur Fauna dendro-telmatica. — *Arch. Hydrobiol.*, 1950, Bd 44, S. 472—516.
- Ribaga C. Insetti nocivi all olivo ed Agli Agrumi. Portici, 1901. 142 p.
- Richter B. Ein Beitrag zur Biologie und Bekämpfung der Herbstdschnecke. — *Kranke Pflanze*, 1943, Bd 20 (11/12), S. 95—103.
- Ricou G. Enemis et protection des cultures fourageres. — *Phytoma*, 1961, N 126, p. 21—26.
- Ricou G. Recherches sur les populations de tipules. Action de certains facteurs écologiques sur *Tipula paludosa* Meig. — *Ann. épiph.* (1967) 1968, vol. 18, p. 451—481.
- Riedel M. Die paläarktischen Arten der Dipteren-Gattung *Tipula* L. (Dipt.). — *Abh. Lehrer-Ver. Nat. Krefeld*, 1913, 120 S.
- Riedel M. Sauter's Formosa-Ausbeute: Nematocera Polyneura (Dipt.). III. — *Arch. Naturg.* (A), 1917, Bd 82, H. 5, S. 109—116.
- Riedel M. Nematocera polyneura. — *Mém. Acad. Sci. Russie*, 1919, sér. 8, vol. 28, p. 1—10.
- Riedel M. Nematocera polyneura aus dem Kaukasus. — *Zool. Jb., Abt. Systematik*, 1920, Bd 43, S. 13—22.
- Robertson A. The nocturnal activity of crane-flies (Tipulinae), as indicated by captures in a light trap at Rothamsted. — *J. animal Ecol.*, 1939, vol. 8, p. 300—322.
- Robinson D. A study of crane-fly eggs (Diptera: Tipulidae) with particular reference to the micropyle and the terminal filament. — *Proc. Univ. Durham Philos. Soc.*, 1956, vol. 12 (17), p. 175—182.
- Rodriguez J. Control of tipulidae larvae (*Tipula cunctans* Say). — *J. econ. Entomol.*, 1953, vol. 46, p. 1119—1120.
- Roebuck A. The use of Poultry against farm pests. — *Eggs*, 1925, vol. 11, p. 206, 210, 418; vol. 12, p. 4—5.
- Rogers J. Some notes on the feeding habits of adults crane-flies. — *Florida Entomol.*, 1926, vol. 10, p. 5—8.
- Rogers J. The ecological distribution of crane-flies of northern Florida. — *Ecol. Monogr.* (Durham, N. C.), 1933, vol. 3; 74 p.
- Rogers J. Crane-flies. — In: *Galtsoff P., Luntz F., Welch P., Needham J.* Culture methods for invertebrate animals. Ithaca, N. Y., 1937, p. 368—376.
- Rogers J. The crane-flies (Tipulidae) of the George Reserve, Michigan. — *Misc. Publ. Museum Zool. Univ. Michigan*, 1942, Bull. N 53, 128 p.
- Rogers J. The life history of *Megistocera longipennis* (Macquart) (Tipulidae, Diptera), a member of the Neuston fauna. — *Occasional Pap. Museum Zool. Univ. Michigan*, 1949, Bull. N 521, p. 1—14.
- Rondani C. Sopra una specie di Insetto Dittero. — *Nouv. Ann. Sci. Natur. Museo Bologna*, 1841, vol. 5, p. 257—285.
- Rondani C. Dipterologiae Italicae prodromus. Genera Italica ordinis Dipteriorum etc., vol. 1. Parmae, 1856. 264 p.
- Rossi G. *Ctenophora atrata* Linné. — *Entomol. Nachr.*, 1882, Bd 8, S. 296—297.
- Roubaud E. Biologie larvaire et métamorphoses de *Siphona cristata* Fabr. Adaptation d'une Tachinaire à un hôte aquatique diptère: un nouveau cas d'éctoparasitisme interne. — *Comptes Rendus Acad. Sci. Paris*, 1906, t. 142, p. 1438—1439.
- Rudow W. Die Schmarotzer der Fliegen. — *Entomolog. Ztg.*, 1915, Bd 29, S. 1—2.
- Ruperez A. Danõs de Tipulas en pastizales artificiales de la provincia de Lugo. — *Bol. Servicio di Defensa contro Plagas. Inspeccion Fitopatologica*, 1975, vol. 1, p. 89—95.
- Saaltink G., Tischler J. De bestrijding van emelten (*Tipula* spp.). — *Tijdschr. Plantenziekten*, 1954, d. 60, blz. 193—198.
- Sachtleben H. Untersuchungen über die Nahrung des Maulwurfs. — *Arb. biol. Reichsanstalt Land- u. Forstwirtschaft.*, 1926, Bd 14, S. 77—96.
- Sakwa S. Tipulidae (Diptera) wzyzny Łódzkiej. — *Fragmenta Faunistica* (Warszawa), 1962, t. 9 (21), s. 307—329.
- Satvalta O., Tunrala O., Oura A. On the structure and photomechanical reactions of the compound eyes of crane-flies (Tipulidae, Diptera). — *Ann. Acad. Scient. Fenn.*, 1962, Ser. A, t. 4, p. 1—14.
- Saunt J. Ovipositing of *Pachyrrhina crocata* L. — *Entomol. month. Mag.*, 1921, vol. (4) 57, p. 186.
- Schaerffenberg Br. Die Nahrung des Maulwurfs (*Talpa europea* L.). — *Ztschr. angew. Entomol.*, 1940, Bd 27, S. 1—70.
- Schaller F. Biologische Beobachtungen an humusbildenden Bodentieren, insbesondere an Collembolen. — *Zool. Jb., Abt. Systematik*, 1950, Bd 78, S. 506—525.
- Schaufuss C. Zwei der Rosenschutz schädliche Dipteren. — *Insectenbörse*, 1901, Jg. 18, S. 100.
- Scherf H. Kurze Bemerkungen zur Vorkommen einiger Flabellifera-Arten (Diptera, Tipulidae). — *Mitt. Dt. entomol. Ges.*, 1958, Bd 17 (2), S. 34—35.
- Scherf H. Signalgebung bei einer Tipulidae. — *Mitt. entomol. Ges. DDR*, 1970, Jg. 29, H. 3, S. 27—29.
- Schiner J. Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera), Bd II. Wien, 1864, 658 p.
- Schlothheim E. Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Ueberreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt, Bd 1. Gotha, 1820. 437 S.
- Schmidt K. On the zoogeography of Holarctic region. — *Copeia*, 1946, N 3, p. 144—152.
- Schmitschek E. Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald. II. T. — *Ztschr. angew. Entomol.*, 1953, Bd 34, S. 513—542.
- Schmitschek E. Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald. III. — *Ztschr. angew. Entomol.*, 1954, Bd 35 (1), S. 1—54.
- Schmitz H. Parasitisme bij Phoriden. — *Natuurhist. Maandbl.*, 1938, bd. 27, p. 111—116.
- Schmitz H. Phoridae. — In: Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region, Lief. 187, 1956, S. 369—416.
- Schnauer W. Das Schadegebiet der Tipuliden in Deutschland. — *Ztschr. Wiss. Insektenbiol.*, 1930, Bd 25, S. 113—129.
- Schnauer W. Untersuchungen über *Tipula*-schäden auf den Grünlandflächen im Havelländischen- und Rhinlucht. — *Arb. Landwirtschaft. Kammer Prov. Brandenburg und Berlin*, H. 77, 1931, S. 1—48.
- Schöberling E. Der Oeninger Stinkschiefer und seine Insektenreste. — *Soc. Entomol.*, 1888, Bd 3, S. 68—69.
- Schoyen W. Beretning om skadeinsekter og Plantensygdomme i 1902. Oslo, 1903. 46 p.
- Schoyen W. Beretning om skadeinsekters optrendet i land- og havebruket i arene 1924 og 1925. Oslo, 1926. 31 p.
- Schrömmmer F. Mundteile der Brachycerenlarven und der Kopfbau der Larve von *Stratiomys chameleon* L. — *Osterr. zool. Ztschr.*, 1951, Bd 3, S. 326—397.
- Schummel T. Versuch einer genauen Beschreibung den in Schlesien einheimischen Arten der Gattung *Tipula* Meigen, Bachmücke (Beiträge zur Entomologie, H. 3). Breslau, 1833. 128 S.
- Schütte H. Die Kohl- und Wiesenschnake als Schädling. Aus der Heimat, für die Heimat. — *Jb. Veriens Naturb. Unterweser*, 1899, S. 67—75.
- Scott H. Coleoptera, Sawflies and Tipulidae drowned in the Sea. — *Entomol. month. Mag.*, 1926, vol. (3), 62, p. 165—169.
- Scudder S. The tertiary Insects of North America. — *Rep. U. S. Geol. Surv. Terr.*, 1890, vol. 13, 794 p.
- Scudder S. Tertiary Tipulidae with special reference to those of Florissant, Colorado. — *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 1894, vol. 32, p. 163—245.
- Scudder S. Miocene Insect-Fauna of Oeningen. — *Geol. Mag.* (N. S.), 1895, vol. 2, p. 116—122.
- * Sekiya H. Studies on the biology and control measures of the rice crane-fly, *Tipula aino* Alexander. — *Toyama Agr. Exp. Station*, 1950, Spec. rep., p. 1—16.
- * Sellke K. Biologische und morphologische Studien an schädlichen Wiesenschnaken (Tipulidae, Dipt.). — *Ztschr. Wiss. Zool.* (A), 1936, Bd 148, S. 465—555.
- * Sellke K. Beobachtungen über die Bekämpfung von Wiesenschnakenlarven (*Tipula paludosa* Mg. und *Tipula czizeki* de J.). — *Ztschr. angew. Entomol.*, 1937, Bd 24, S. 277—284.
- Sendel N. Historia Succinorum corpora aliena involventium et naturae opere pictorum et caelatorum ex Regiis Augustorum cimeliis Dresdae contitis seri insulptorum conscripta. Lipsiae, 1742. 328 p.
- Sensitius M. Over een recente insectenplaag op Koffiezoedbedden. — *Bull. Proefstation Madang*, 1915, N 7, p. 5—19.
- Serres P. Géognosie des Terrains tertiaires ou Tableau de principaux animaux invertébrés des terrains marins tertiaires du midi de la France. Montpellier, 1829. 277 p.
- Shiraki T. Catalogue of Injurious Insects in Japan (exclusive of animal parasites). — *Prelim. Stud. econ. sci. Sect. nat. Resources Div. G. H. Q.*, 1952, Bull. N 71, p. 1—109.
- Simpson G. Tertiary Land Bridges. — *Trans. N. Y. Acad. Sci.*, 1946, vol. 8, p. 255—258.
- Simpson G. Holarctic Mammalian faunal and continental relationships during the cenozoic. — *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1947a, vol. 58, p. 613—688.
- Simpson G. A continental tertiary time chart. — *J. Paleontol.*, 1947b, vol. 21, p. 480—483.
- Sintenis F. Unregelmässigkeiten im Aderverlauf des Tipulidenflügels. Sitzungsber. — *Natur. Ges. Dorpat*, 1888, Bd 8, S. 383.
- Skaife S. Notes on some South African Entomophthoraceae. — *Trans. Roy. Soc. South Africa*, Cape Town, 1921, vol. 9, p. 77—86.

- Skuse F. Diptera of Australia, VIII. The Tipulidae longipalpi. — Proc. Linnean Soc. N. South Wales, 1890, vol. (2) 5, p. 53—139.
- Slabý O., Slipka J. Dolluv zákon irreversibility a jeha vztach k ontogeneticke'mu vývoji. — Českoslov. Morfologie, 1959, t. 7, s. 375—389.
- Slipka J. Nekteré druhy z celedi Tipulidae, nové pro ČSR. — Časop. České Společ. entomol., 1948, roč. 45, s. 104.
- Slipka J. Redukované ocelly u imag čeledi Tipulidae. — Biol. listy, 1950a, Suppl. 2, s. 67—74.
- Slipka J. Tipula (Oreomyza) subinvenusta n. sp. (Dipt.). — Entomol. listy, 1950b, roč. 13, s. 78—82.
- Slipka J. Stavba facetových očí u imag rodu Tipula L. — Časop. České Společ. entomol., 1950c, roč. 47, s. 96—109.
- Slipka J. Tipula (Schummelia) zonaria Goetgh. femina nova. — Časop. České Společ. entom., roč. 48, 1951, p. 119—120.
- Slipka J. Das Johnston'sche Organ bei den Tipuliden. — Českoslov. Biol., 1952a, roč. 1, s. 361—366.
- Slipka J. Vzdusnicová soustava larev Dipter-Nematocer s hlediska vyvojového. — Časop. České Společ. entomol., 1952b, roč. 49, s. 6—15.
- Slipka J. Symplectomorpha stictica Meig. (Diptera-Nematocera) als fakultativer Halobiont. — Изв. на зоол. ин-т Българ. АН, т. 8, 1959, с. 105—108.
- Slobodchikoff C. N. Behavioral and morphological mimicry in a crane-fly and an ichneumonid. — Pan-Pacific Entomol., 1974, vol. 50, p. 155—159.
- Smith K. Further notes on Acari in association with Limonia tripunctata F. and other Tipulidae (Dipt.). — Entomol. month. Mag., 1955a, vol. 4 (91), p. 51—54.
- Smith K. Intranuclear changes in the polyhedrosis of Tipula paludosa (Diptera). — Nature, 1955b, vol. 174, p. 255.
- * Smith K. A study of the early stages of infection with the Tipula iridescent virus. — Parasitology, 1958a, vol. 48, p. 459—462.
- Smith K. Early stages of infection with the Tipula iridescent virus. — Parasitology, 1958b, vol. 181, p. 996—997.
- Smith K., Hills G. Further studies on the Electron Microscopy on the Tipula iridescent virus. — J. molecular Biol., 1959, vol. 1, p. 277—280.
- Smith K., Xeros N. An unusual virus disease of a dipterous larva. — Nature, 1954, vol. 173, p. 866—867.
- Snellen van Vollenhoven S. De Insecten, welke den Landbouwer schaden. Arnhem, 1852. 136 p.
- Snodgrass R. The tipulid hypopygium, a study in specific adaptations. — Psyche, 1903a, vol. 10, p. 188—189.
- Snodgrass R. The terminal abdominal segments of female Tipulidae. — J. N. Y. entomol. Soc., 1903b, vol. 41, p. 177—183.
- Snodgrass R. The hypopygium of the Tipulidae. — Trans. Amer. entomol. Soc., 1904, vol. 30, p. 199—236.
- Snodgrass R. Morphology of the insects abdomen. Pt. III. The male genitalia. — Smithsonian Misc. Coll., 1936, vol. 90 (14), p. 1—96.
- Snodgrass R. The insect cranium and the «epicranial suture». — Smithsonian Misc. Coll., 1947, vol. 107 (7), p. 1—52.
- Snodgrass R. A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. Smithsonian Misc. Coll., 1957, vol. 135 (6), p. 1—60.
- Spandel H. Die Tierwelt vorübergehender Gewässer. — Arch. Hydrobiol., 1926, Bd 16, S. 74—132.
- Stammer H. Protozoen und Würmer als Parasiten in Insekten. — Dt. Entomol. Ztschr. (N. F.), 1962, Bd 9, S. 441—460.
- Statz G. Neue Tipulidenfunde aus den Braunkohlenschiefern von Rott am Siebengebirge. — Wiss. Mitt. Ver. Natur- u. Heimat. (Köln), 1934, Bd 1, S. 90—106.
- Statz G. Neue Dipteren (Nematocera) aus dem Oberoligocän von Rott. I. II. — Palaeontographica (Abt. A), 1944, Bd 95, S. 101—107.
- Stedman J. The more important insects injurious to wheat in Missouri. — Missouri Station Board Agr. Rep., 1902, p. 55—141.
- Stein P. Zur Biologie von Ctenophora atrata L. Ein zum Teil ungelöstes Rätsel. — Zool. Jb., Abt. Systematik, 1920, Bd 43, S. 32—40.
- Stich H. An experimental analysis of the courtship pattern of Tipula oleracea (Diptera). — Canad. J. Zool., 1963, vol. 41, p. 99—109.
- Stitz H. Mecoptera. — In: Biologie der Tiere Deutschlands, Lief. 21. Berlin, 1926. 35 S.
- * Stolze K. Ergebnisse von Versuchen zur Bekämpfung der Tipula. — Oldenburg. Landwirtschaftsbl., 1932, Büll. N 80, S. 384.
- Ström H. Beskrivelse over Norske Insecter. — Norske vid. Selsk. Skr., 1768, vol. 4, p. 313—374.
- Stone A. The generic names of Meigen 1800 and their proper application (Diptera). — Ann. entomol. Soc. Amer., 1941, vol. 34, p. 404—418.

- Stubbs A. E. Why do Crane-flies have long legs? — Entomol. Rec. J. Variation, vol. 84, 1972, p. 108—111.
- Swezey O. A leaf-mining crane-fly in Hawaii. — Proc. Hawaii Entomol. Soc., vol. 3, 1915, p. 93—97.
- Szekessy V. Revision der borealpinen Coleopteren auf vergleichenden anatomischer Grundlage. T. II. — Entomol. Tidsskr., 1936, bd 57, s. 97—126.
- * Tacke B. Die Bekämpfung der Tipula Larven. — Prakt. Bl. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz, 1907, Bd 5, S. 121—122.
- Takahashi M. On the pupae of three Japanese species of the genus Oropesa Needham (Diptera, Tipulidae). — Kontyu, 1958, vol. 26, N 3, p. 118—122.
- Takahashi T., Tsumagari H. Manual of Tobacco insects of Japan. Tokyo, 1938. 131 p.
- Taschenberg E. Was da kriecht und fliegt. Berlin. Aufl. 2. 1878. 656 S.
- Theobald F. An account of British flies. London, 1891. 96 p.
- * Theobald F. First report on economic Zoology. London, 1903. 34+192 p.
- Theobald N. Les insectes fossiles des terrains oligocenes de France. Nancy, 1937. 473 p.
- Theowald B. De Nederlandse Tipulidae. III. — Entomol. Ber., 1956, d. 16, blz. 157—159.
- Theowald B. Die Entwicklungsstadien der Tipuliden (Diptera, Nematocera), insbesondere der Westpalaearktischen Arten. — Tijdschr. Entomol., 1957a, d. 100 (2), blz. 195—308.
- Theowald B. De Nederlandse Langpootmuggen (Tipulidae). — Wet. Meded. Nederl. Natuurhist. Veren., 1957b, N 24, p. 1—28.
- Theowald B. Quelques notes sur les Tipulidae des Pyrenees. — Entomol. Ber., 1958, d. 18, blz. 30—33.
- Theowald B. Faunistische en fenologische waarnemingen met betrekking tot Lanpootmuggen (Diptera, Tipulidae). — In: Fenologische faunistisch onderzoek over boomgaardinsekten. Wageningen, 1963, p. 187—202.
- Theowald B. Familie Tipulidae (Diptera, Nematocera) Larven und Puppen. — In: Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas, Lief. 7. Berlin, 1967. 100 S.
- Theowald B. Die Tipula excisa-Gruppe in den Pyrenäen (Diptera). — Beaufortia, 1968, Bd 15, S. 191—194.
- Theowald B. Die Tipuliden der Benelux-Länder (Diptera, Tipulidae). — Tijdschr. Entomol., 1971, Bd 114, blz. 217—238.
- Theowald B. Tipulidae. — In: Lindner E. Die Fliegen der Palaearktischen Region, Lief. 300. Stuttgart, 1973, S. 321—404.
- Theowald B., Mannheims B. Die Arten der Tipula (Vestiplex) excisa-Gruppe in der Paläarktischen (Diptera, Tipulidae). — Bonn. Zool. Beitr., Bd 8, 1962, S. 360—402.
- Thomas W. A crane-fly larva attacking newly set strawberry plants. — J. econ. Entomol., 1936, vol. 29, p. 1026—1027.
- Thompson W. Sur un Diptère parasite de la larve d'un Mycetophilide. — Comptes Rendus Soc. Biol. Paris, 1915, t. 78 (5), p. 87—89.
- Tietz F. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Flügelreduktion und Ausbildung des Metathorax bei Carabiden unter besonderer Berücksichtigung der Flügelmuskulatur (Coleoptera, Carabidae). — Beitr. Entomol., 1963, Bd 13 (1/2), S. 88—167.
- Tillyard R. The Panorpid complex, Pt. 1. — Proc. Linnean Soc. N. South Wales, 1918, vol. 43, p. 265—319.
- Tillyard R. Alleged Rhaetic crane-flies. — Nature, 1925, vol. 116, p. 676—677.
- Tillyard R. Permian Diptera from Warner's Bay, N. S. Wales. — Nature, 1929, vol. 123, p. 778—779.
- Tillyard R. The ancestors of Diptera. — Nature, 1937, vol. 139, p. 66—67.
- Tjeder B. The Swedish Prionocera. — Opusc. Entomol., 1948, vol. 13, p. 75—99.
- Tjeder B. Catalogus Insectorum Sueciae. XIV. Diptera i Fam. Tipulidae. — Opusc. Entomol., 1955, vol. 20, p. 229—247.
- Tjeder B. A synopsis of the Swedish Tipulidae. I. Subfam. Limoniidae: tribe Limoniini. — Opusc. Entomol., 1958, vol. 23, p. 133—152.
- Tjeder B. Faunistic notes on Norwegian Tipulidae (Dipt.). — Norsk Entomol. Tidsskr., 1965, bd 13, s. 41—45.
- Tokunaga M. The morphological and biological studies on a new marine crane-fly from Japan. — Mem. Coll. Agr. Kyoto Imp. Univ., 1930, vol. 10, p. 1—127.
- Tokunaga M. A marine crane-fly, Limonia (Dicranomyia) trifilamentosa, of the Pacific Coast of Japan, with special reference to the ecology and morphology of the immature stages. — Philipp., J. Sci., 1933, vol. 50, p. 327—344.
- Tokunaga M. Revision of marine crane-flies (Tipulidae) with descriptions of some species. — Kontyu, 1940, vol. 14, p. 133—148.
- Unger F. Fossile Insekten von Radoboj. — Acta Acad. Natur. Curios., 1841, Bd 19, S. 412—428.
- * Uzel H. Ueber die Zuckerrübe beschädigenden Arten. — Ztschr. Zuckerindustrie Böhmen, 1906, Jg. 30, 534 S.
- Vaillant F. Les Dolichopeza de France et d'Algerie (Diptera). — Bull. Inst. Roy. Sci. natur. Belg., 1953, t. 29, N 23, p. 1—4.
- Vaillant F. Recherches sur la Faune Madicole (Hygropetrique s. l.) de France, de Corse et d'Afrique du Nord. — Mem. Museum Nat. Hist. natur. (N. S.), ser. A.—Zoologie, 1956, t. II, p. 1—252.

- Vane-Wright R. I. A re-assessment of the genera *Holorusia* Loew (= *Ctenacroscelis* Enderlein), *Ischnotoma* Skuse and *Zelandotipula* Alexander (Diptera: Tipulidae), with notes on their phylogeny and zoogeography. — J. natur. Hist., vol. 1, 1967, p. 511—547.
- Verrall G. List of British Tipulidae etc. («Daddy-longlegs»), with notes. — Entomol. month. Mag., 1886, vol. 23, p. 117—125.
- Vignon P., Seguy E. Sur la présence de la nervure médiane haute chez les Diptères. — Comptes Rendus Acad. Sci. Paris, 1929, t. 188, p. 1699—1702.
- Vimmer A. *Pachyrhina iridicolor* Schummel jako skudce repy cukrové. — Časop. České Společ. entomol., 1905, roč. 2, s. 70—75.
- Vimmer A. Über die Mundwerkzeuge der Tipuliden- und Pachyrhinenlarven. — Acta Soc. Entomol. Bohemiae, 1906a, Bd 3, S. 43—49.
- Vimmer A. Srovnávací Studie o ústním ustroji larev Pachyrhin a Tipulin. — Časop. České Společ. Entomol., 1906b, roč. 3, s. 37—49.
- Vimmer A. O hypopharyngu některých larev z podřádu Orthorrhapha. — Prag. Rozpr. České Akad. Frant. Jos., 1911, roč. 20 (32), 11 S.
- Vimmer A. Ueber den Hypopharynx einiger Dipterenlarven aus der Unterordnung Orthorrhapha. — Soc. entomol. Stuttgart, 1912, Bd 27, S. 103—105, 110—112.
- Voss F. Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten. 2. Abh. — Verh. Dt. Zool. Ges. 1914, 24 Jvers. S. 59—90.
- Wahl C., Müller K. Bericht der Hauptstelle für Pflanzenschutz in Baden. Karlsruhe, 1914, 70 S.
- Wahlgren E. Det öländska alvarets djurväld. — Ark. Zool. (Stockholm), 1917, bd 11, s. 1—130.
- Walker F. *Insecta Britannica* — Diptera, vol. 3. London, 1856. 356 p.
- Wallace W. The geographical distribution of animals, vol. 1. 2. London, 1876. 503+607 p.
- Wallengren H. D. Revision of Skandnaviens Tipulidae. — Entomol. Tidskr., 1882, bd 3, s. 13—30.
- Wardle R. The respiratory system of contracting types of crane-fly larvae. — Proc. Zool. Soc. London, 1926, pt. 2, p. 25—48.
- Wardle R., Taylor E. The Cephalic skeleton of contrasting types of crane-fly larvae. — Proc. Zool. Soc. London, 1926, pt. 2, p. 1—23.
- Warnecke G. Über Konstanz der ökologischen Valenz einer Tierart als Voraussetzung für zoogeographische Untersuchungen. — Entomol. Rundschau, 1936, Bd 53, S. 203—206, 217—219, 230—232.
- Warnecke G. Über postglaziale Arealdisjunktion europäischer Macrolepidopteren. — In: Deutsche Entomologentag im Hamburg. 30.7 bis 3.8, 1953. Jena, 1954, S. 33—47.
- Warnecke G. Origin and history of the insect fauna of the Northern Palaearctic. — In: Proc. X Intern. Congr. Entomol. (1956), vol. 1. Montreal, 1958, p. 719.
- Warnecke G. Über rezente Arealvergrößerungen bei Macrolepidopteren in Mittel- und Nord-europa. — In: Verh. XI. Intern. Kongr. Entomol. (1960), Bd 1. Wien, 1961, S. 538—541.
- Webster F. Larvae of a crane-fly destroying young wheat in Indiana. — Period Bull. Dep. Agr. Entomol. (Insects life). 1891, vol. 3, p. 12—14.
- Webster F. Methods of oviposition in the Tipulidae. — Ohio Agr. exp. Station Bull. (Tech. ser.), 1893a, N 1 (3), p. 151—154.
- Webster F. Crane-flies: Leather-Jackets (in: Underground insect destroyers of the wheat plant.). — Ohio Agr. exp. Station Bull. (Tech. ser.), 1893b, N 46, p. 238—246.
- Webster F. Observations on some Entomophthorae. — J. Cincinnati Soc. natur. Hist., 1894, vol. 16, p. 173—177.
- Weinland E. Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren. — Ztschr. Zool., 1891, Bd 51, S. 55—166.
- Weisenberg R. Microsporidien aus Tipulidenlarven. — Arch. Protistenkunde, Bd 54, 1926, S. 434—467.
- Wesché W. On the microscope as an aid to the study of biology in entomology, with particular reference to the food of insects. — J. Roy. Microscop. Soc., 1908, p. 401—424.
- Wesenberg-Lund C. Fortpflanzungsverhältnisse: Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. — Fortschr. Naturwiss. Forsch., 1913, Bd 8, S. 161—286.
- Wesenberg-Lund C. Biologie der Süßwasserinsekten. Berlin, 1943. 682 S.
- Westhoff F. Ueber den Bau des Hypopygiums der Gattung *Tipula* Meig. mit Berücksichtigung seiner generischen und spezifischen Bedeutung u. s. w., Teil 1. Münster, 1882. 62 S.
- Westwood J. Contributions to fossil entomology. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1854, vol. 10, p. 378—396.
- Westwood J. *Notae Dipterologicae*. — Trans. Entomol. Soc. London, 1876, N 2, p. 501—506.
- Westwood J. *Notae Dipterologicae* N 5. Descriptions of new species of exotic Tipulidae with an annotated summary of species belonging to the same family, previously described. — Trans. Roy. Entom. Soc. London, 1881, p. 363—385.
- Weyenbergh H. Sur les insectes fossiles du calcaire lithographique de la Bavière, qui se trouvent au Musée Teyler. — Arch. Museum Teyler, 1869, t. 5, p. 247—294.
- White J. Observations on the life history and biology of *Tipula lateralis* Meig. — Ann. appl. Biol., 1951, vol. 38, p. 847—858.
- White M. Cytological evidence on the phylogeny and classification of the Diptera. — Evolution, 1949, vol. 3, p. 252—261.

- White P. The food of the common mole. — Board Agr. J. London, vol. 21, 1914, p. 401—407.
- Wiedemann C. *Aussereuropäische zweiflügelige Insekten*. Als Fortsetzung des Meigenischen Werkes. I. Hamburg, 1828. 608 S.
- Wieland P. Rhaetic crane-flies from South America. — Amer. J. Sci., 5 ser., 1925, vol. 9, p. 21—28.
- Wilkinson A., MacCarthy H. The marsh crane-fly, *Tipula paludosa* Mg., a new pest in British Columbia (Diptera, Tipulidae). — J. Entom. Soc. Brit. Columbia, vol. 64, 1967, p. 29—34.
- *Williams H., Smith K. A crystallizable insect virus. — Nature, vol. 179, 1957, p. 119—120.
- Williams R., Smith K. The polyhedral form of the *Tipula iridescent* virus. — Biochim. et Biophys. Acta, 1958, vol. 28, p. 464—469.
- Wolf B. *Animalium Cavernarum Catalogus*, vol. 3, ps 10. Gravenhage, 1936, S. 369—456.
- Wolf E. Die Chromosomen in der Spermatogenese einiger Nematoceren. — Chromosoma, 1941, Bd 2, S. 192—246.
- Wood H. G. The crane-flies of the South-West Cape Province (Diptera, Tipulidae). — Ann. Sci. Afr. Museum, Cape Town, 1952, vol. 29, p. 1—327.
- Woodward H. On the occurrence of *Branchipus* (or *Chorocephalus*) in a fossil state, associated with *Eosphaeroma* and with numerous insects-remains in the Eocene freshwater (Cambridge) limestone of Gurnet Bay, Isle of Wight. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1879, vol. 35, p. 342—350.
- Worms C. de. The Northward movement of certain species of European Lepidoptera and its relationships to climatic changes and other factors with special reference to the British Isles. — In: Proc. X Intern. Congr. Entomol. (1956), vol. 1. Montreal, 1958, p. 737—740.
- Woroniecka J. Sposterzenia nad Szkodnikami roślin uprawnych, występującymi w woj. Lubelskiem i części Kieleckiego w latach 1926 i 1927. — Mém. Inst. nat. polon. Econ., Pulawy, 1928, t. 10, s. 216—251.
- Wu C. *Catalogus Insectorum Sinensium*, vol. 5, ps. 1. Peiping, (1939), 1940. 524 p.
- Wulp F. van der. *Diptera Neerlandica*. De Tweevleugelige Insecten van Nederlands, 1. Haag, 1877. 497 p.
- Xeros N. A second virus disease of the leatherjacket, *Tipula paludosa*. — Nature, 1954, vol. 174, p. 562—563.
- Zacher F. Die Vorrats-, Speicher- und Materialschädlinge und ihre Bekämpfung. Berlin, 1927. 366 S.
- Zaćwilichowski J. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel von Schnabelfliegen (*Panorpa*). — Bull. Acad. Polon. Sci., cl. Math. et Natur., ser. B, 1933, t. 2, fasc. 2—5, p. 109—124.
- Zaćwilichowski J. Über die Innervierung und die Sinnesorgane des Flügels der Schnake *Tipula paludosa* Meig. — Bull. Acad. Polon. Sci., cl. Math. et Nat., ser. B, 1934a, t. 2, fasc. 8—10, p. 375—383.
- Zaćwilichowski J. Die Sinnesnervenelemente des Schwingers und dessen Homologie mit dem Flügel der *Tipula paludosa* Meig. — Bull. Acad. polon. Sci. cl. Math. et Nat., ser. B, 1934b, t. 2, fasc. 8—10, p. 397—413.
- Zetterstedt J. W. *Insecta Lapponica*. Lipsiae, 1838, 1140 colon.
- Zetterstedt J. W. *Diptera Scandinaviae disposita et descripta*, vol. 1. Lundae, 1842. 410 p.
- Zetterstedt J. W. *Diptera Scandinaviae disposita et descripta*, vol. 11. Lundae, 1851—1852, p. 4094—4546.
- Zeuner F. Die Insektenfauna des Mainzer Hydrobienkalks. — Paläont. Ztschr., 1938, Bd 20, S. 104—159.

Дополнительный список литературы

- Савченко Е. Н. Дополнения к фауне комаров-долгоножек (Diptera, Tipulidae) Южных Курил. — Энтом. обзор., 1969, т. 49, вып. 1, с. 108—123.
- Савченко Е. М. Нова *Sinotipula* Al. (Diptera, Tipulidae) в високогір'ях Середньої Азії. — Доп. АН УРСР, 1969, № 7, с. 653—655.
- Савченко Е. М. Комари-долгоноги з групи *Tipula* (*Lunatipula*) *zarnigor* Sav. (Diptera, Tipulidae). — Доп. АН УРСР, 1970, № 4, с. 371—373.
- Савченко Е. М. Нотатки про типолодних (Diptera, Tipulidae) Палеарктики. — Збірник праць зоол. музею, 1971, № 34, с. 53—58.
- Савченко Е. М. Доповнення до фауни комарів-долгоногів (Diptera, Tipulidae) Закавказзя. — Збірник праць зоол. музею, 1973, № 35, с. 29—38.
- Савченко Е. М. Нові для фауни СРСР види комарів-долгоногів з роду *Ctenophora* Mg. (Diptera, Tipulidae). — Доп. АН УРСР, сер. Б, 1978, № 6, с. 563—566.
- Савченко Е. М. Новый вид *Arctotipula* Al. (Diptera, Tipulidae) зі сходу СРСР. — Доп. АН УРСР, сер. Б, 1978, № 7, с. 652—665.
- Савченко Е. М., Сардіва П. Д. Новый далеосхідний вид комара-долгонога з групи *Tipula* (*Lunatipula*) *fascipennis* Mg. (Diptera, Tipulidae). — Доп. АН УРСР, сер. Б, 1972, № 1, с. 83—86.
- (Савченко Е. Н., Тайшингер Г.). Savtshenko E. N., Theisinger G. Die Arten der *Tipula* (*Lunatipula*) *recticornis* Gruppe (Diptera, Tipulidae). — Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam, 1978, vol. 6, N 16, p. 117—128.

- Boerma E. A. A world check-list of the Ctenophorinae (Diptera, Tipulidae). — Verslagen techn. Gegevens, Univ. Amsterdam, 1977, N 14, 82 p.
- Oosterbroek P. The western palaeartic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803 (Diptera, Tipulidae). — Beaufortia, pt 1, 1978, vol. 27, N 337, p. 1—137; pt. 2, 1979, vol. 28, N 346, p. 57—111; pt 3, 1979, vol. 28, N 350, p. 157—203; pt 4 (Inkluding a key to the species), 1979, vol. 29, N 354, p. 129—197; pt 5 (Phylogeny and Biogeography), 1980, vol. 29, N 358, p. 311—393.
- Oosterbroek P., Schuckard A. A world check-list of *Nephrotoma* Meigen, 1803 (Diptera, Tipulidae). — Verslagen techn. Gegevens, Univ. Amsterdam, 1976, N 9, 35 p.
- Theischenger G., Theowald B. Katalog der Untergattung *Lunatipula* Edwards, 1931, s. I. (Diptera, Tipulidae, Tipula Linnaeus) inkl. *Emodotipula* Alexander, 1965, *Eremotipula* Alexander, 1965, *Hesperotipula* Alexander, 1947, *Labiatiptula* Alexander, 1965, *Lindnerina* Mannheims, 1965, *Odonatisca* Savtshenko, 1956, *Triplicitipula* Alexander, 1965. — Verslagen techn. Gegevens, Univ. Amsterdam, 1981, N 27, 55 p.
- Theowald B. Tipulidae. A. Westpalaearktischen Arten. — In: Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region. Stuttgart, Lief. 300, 1973, S. 321—404; Lief. 318, 1978, S. 405—436; Lief. 324, 1980, S. 437—538.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ¹

- abdominalis, *Tipula* 247, 248
- abneri, *Tipula* 354
- abscondita, *Prionocera* 360, 480, 484, 485
- absentiva, *Prionocera* 480, 485, 486
- acanthophora, *Tipula* 68, 189, 332, 387
- acirostris, *Tipula* 388
- acourti, *Tipula* 265, 269, 273
- Acracantha* 468
- aculeata, *Nephrotoma* 33, 375, 382, 387
- acuminata, *Tipula* 290, 341, 344
- Acutipula* 15, 36, 42, 50, 59, 61, 67, 70—72, 91, 116, 118—121, 124, 135, 139, 176, 177—276, 297, 299—319, 323—325—340, 341, 400
- Adelphomyia* 107
- adusta, *Tipula* 354, 383, 386
- adzharolivida, *Tipula* 349, 381
- aemula, *Tipula* 265
- Aeschna* 255
- aestiva, *Tipula* 216
- affinis, *Tipula* 48*, 84, 146—148, 226, 352, 375
- afrodite, *Tipula* 347
- Afrodolichopeza* 41, 418, 420
- Afrotipula* 312
- Agrion* 256
- ahrensi, *Tipula* 380
- aino, *Tipula* 160, 161, 332, 387, 388
- albipes, *Dolichocheza* 62, 257, 278, 238, 294, 342, 355, 417, 421, 423, 424, 426
- albitibia, *Dolichocheza* 440, 447, 449
- albobstriata, *Tipula* 344
- albovittata *Pedicia* 14
- Aldrowandia* 45, 312, 466, 469
- aleutica, *Tipula* 316, 360, 361, 375, 386, 388
- algira, *Dolichocheza* 339, 342, 344, 361, 375, 386, 388, 423, 432, 433, 438
- aligera, *Tipula* subsp. 215
- allaudi, *Nephrotoma* 345
- alpina, *Amara* 370
- alpina, *Tipula* 120, 355
- alpina, *Dolichocheza* 434
- alpium, *Tipula* 126, 161, 226, 287, 353, 377
- altivagans, *Tipula* subsp. 380
- ambigua, *Tipula* 140, 212, 226, 300, 339
- amblyostyla, *Tipula* 339
- americana, *Dolichocheza* 91, 339
- ampulifera, *Tipula* 344
- amurensis, *Tipula* 331, 384
- analis, *Nephrotoma* 77, 91, 151, 227, 379, 380, 383
- Anax* 256
- anceps, *Prionocera* 389
- anceps, *Tipula* 353, 354
- anicilla, *Tipula* 347
- animula, *Tipula* 347
- Angarotipula* 29, 20, 85, 147, 176, 290, 297, 299, 307, 315, 353, 359, 389, 466
- angela, *Tipula* 349
- angelica, *Tipula* 349
- angustata, *Tipula* 265
- angustiligula, *Tipula* 265, 333
- angustipennis, *Tipula* 255, 89, 91, 255
- angustistria, *Nephrotoma* 332
- angustistyla, *Tanyptera* 332
- annulata, *Tipula* 451
- annulicornis, *Tipula* 72, 316
- annulicornula, *Tipula* 72
- anomala, *Tipula* 265
- anormalipennis, *Tipula* 52, 339, 340, 344
- Anthomyiidae* 253
- antica, *Tanyptera* 333
- antiqua, *Tipula* 265, 268
- antithrix, *Nephrotoma* 343
- Anthocha* 281
- Apeilesis* 417
- apicispina, *Tipula* 156, 289, 336—338
- apoblepta, *Tipula* 356
- appendifera, *Tipula* 356, 358
- aptera, *Tipula* 30, 216, 290, 334
- apterogyne, *Tipula* 394
- Archidiptera* 281, 279, 280
- Architipula* 280, 285
- Architipulidae* 52, 282, 410
- arctica, *Tipula* 20, 53, 68, 149, 316, 318, 359, 360, 361, 375, 386
- Arctotipula* 20, 33, 40—43, 49, 62, 86, 93, 110, 114, 116, 118—121, 147, 297, 299—467
- argentacea, *Tipula* 333
- argentostigma, *Tipula* 333
- argyrospila, *Brithura* 333, 523, 525
- ariadne, *Tipula* 26, 72, 347
- armatipennis, *Tipula* 2141
- arnoldii, *Tipula* 72, 381
- Asilidae* 257
- Asilus* 257
- astigma, *Nephrotoma* 345
- atlantica, *Tipula* 343
- atrata, *Tanyptera* 18, 56, 69, 84, 90, 91, 95, 102, 108, 118, 132, 133, 143, 144, 160, 164, 165, 171, 172, 185, 301, 350, 379, 382, 383, 385
- atrosetosa, *Tipula* 333
- aurantiocincta, *Nephrotoma* 333

¹ Жирными цифрами отмечены страницы, на которых помещено описание таксона, курсивными — страницы с рисунками. Курсивом выделены синонимы.

auricola, *Tipula* 344
 auriculata, *Tipula* 62, 349
 aurita, *Tipula* 349
 australica, *Chorista* 279
 austriaca, *Nephrotoma* 60, 354, 377
 austriaca, *Tipula* 140, 355
 Austritipula 468, 469
 autumnalis, *Nephrotoma* 388
 autumnalis, *Tipula* 52, 117, 121, 123, 151, 152, 157, 216, 323, 352, 375
 avestiva, *Tipula* 357
 aymata, *Indotipula* 37

backeri, *Nephrotoma* 355
 bactridica, *Tipula* 383
 baileyi, *Tipula* 334
 ballioptera, *Tipula* 316
 baltistanica, *Tipula* 356
 barbiger, *Nephrotoma* 332, 352, 388
 barbiger, *Oropeza* 453, 454, 455
 batraxantha, *Nigrotipula* 357
 beckeri, *Nephrotoma* 66, 348, 355
 beieri, *Tipula* 347
 Bellardina 29, 31, 41, 44, 50, 52, 66, 81, 95, 151, 164, 273, 297, 307, 315, 333—544
 benesignata, *Tipula* 231, 287, 316, 353, 377, 378, 380
 benguetensis, *Macgregoromyia* 461
 bergrothiana, *Tipula*
 Beringotipula 18, 59, 119, 134, 146, 176, 299, 345, 317, 323, 330
 bertei, *Tipula* 147, 354
 berytia, *Tipula* 349
 besselsi, *Tipula* 65, 68, 318, 360, 361, 326, 389
 besselsoides, *Tipula* 361
 bezzi, *Tipula* 346
 bhutia, *Tipula* 333
 biaculeata, *Tipula* 332, 387
 biappendiculata, *Nephrotoma* 323
 Bibionidae 48, 279
 bicompressa, *Tipula* 332, 388
 bifasciculata, *Tipula* 342
 bidens, *Tipula* 82, 90, 172, 226, 355, 358, 377, 378, 380
 bifascigera, *Nephrotoma* subsp. 342
 bifascipennis, *Tipula* 301, 332
 bifusca, *Nephrotoma* 332
 bilineata, *Tipulidea* 265
 bilobata, *Tipula* 264, 279, 337, 354
 bimaculata, *Dictenidia* 18, 95, 98, 100, 101, 122, 128, 132, 133, 137, 139, 160, 171, 172, 185, 301, 350
 bimaculata, *Tipula* 86, 211, 264, 268, 379, 387
 bipenniculata, *Tipula* 388, 389
 bispina, *Tipula* 62, 72, 347, 380
 bispinosa, *Nephrotoma scalaris* subsp. 32, 357, 370, 381, 382, 383
 bispinula, *Oropeza* 332, 453, 456, 457
 bistilata, *Tipula* 20, 317, 353, 356, 375, 377, 384, 386, 387, 389
 borealis, *Tipula* 316, 389
 bornhardti, *Macromastix* 264, 273
 borysthenica, *Tipula* 148, 340, 341, 348, 373, 378, 379
 bounati, *Tipula* 266
 Brachypremna 25, 42, 58, 64, 79, 114, 132, 138, 273, 283, 286, 293, 309, 311, 314, 323, 413, 414, 415, 416
 Braconidae 252, 334
 breviannata, *Tipula* 344
 brevicula, *Macgregoromyia* 333, 462, 463, 465
 brevifusca, *Tipula* 333
 brevipennis, *Nephrotoma* 343
 brevirostris, *Tipula* 264
 Brithura 14, 40, 44, 49, 95, 295, 313, 314, 323, 332, 333, 334, 363, 372, 410, 466, 468, 520—525
 brobdignagius, *Ctenacrosclis* 333, 508, 509, 510
 brolemanni, *Tipula* 16
 brunneinervis, *Tipula* 84
 brunnettiana, *Tipula* 65
 brunnettiella, *Tipulodina* 529
 bosnica, *Tipula* 346
 bubo, *Tipula* 332, 388
 buchholzi, *Tipula* 345, 346
 bulbosa, *Tipula* 347
 butzi, *Tipula* 346

caesia, *Tipula* 166, 355, 376
 caliginosa, *Tipula* 353, 354, 384
 callarche, *Tipula* 269
 canadensis, *Tipula* 359
 Cantharidae 256
 candidipes, *Oropeza* 451, 454, 461
 capreola, *Tipula* 347
 captiosa, *Tipula* 358
 Carabidae 256
 Carabus 256
 carinifrons, *Tipula* 36, 134, 216, 316, 317, 358, 361, 375, 386
 caroliniana, *Tipula* 265, 315
 carpenteri, *Tipula* 267
 caucasica, *Tipula* 50, 348
 caudatula, *Tipula* 72
 caudispina, *Tipula* 347
 cava, *Tipula* 62, 66, 344
 cedrophila, *Tipula* 348
 celestia, *Macgregoromyia* 333, 463, 464
 cerebranus, *Ctenacrosclis* 333
 centrasiatica, *Tipula* ssp. 361
 Cerocetena 303
 cerva, *Tipula* 346
 cervula, *Tipula* 46, 48, 346
 Chalcididae 250
 cheethami, *Tipula* 116, 148, 176, 177, 238, 287
 chervini, *Tipula* var. 267
 chimaera, *Tipula* 67, 358, 369
 Chironomidae 124, 268
 chirothecata, *Dolichozepe* 424
 chonsaniana, *Tipula* ssp. 360
 chosenicola, *Prionocera* 478, 502
 chosensis, *Nephrotoma* 332
 chumbiensis, *Tipula* 334
 ciliata, *Tipula* 359, 360
 cineracea, *Tipula* 317, 361
 cinerascens, *Tipula* 347, 386, 395
 cinerea, *Tipula* ssp. 360, 377
 cinereoabdominalis, *Tipula stackelbergiana* ssp. 386, 389
 cinerella, *Tipula* 60, 347
 cinereocincta, *Tipula* 70, 144, 238, 360, 375, 384, 386, 387, 388
 cinereicolor, *Tipula* 344
 cinifera, *Tipula* ssp. 317, 384
 circulus, *Dolichozepe* 441, 449, 450
 circumdata, *Tipula* 146, 211, 353, 375
 cisalpina, *Tipula* 55, 147, 216, 354, 355
 cladoptera, *Macromastix* 265, 274

clara, *Tipula* 285
 clauda, *Tipula* 265
 clavipes, *Ctenacrosclis* 36, 511
 clio, *Tipula* 347
 Clytocosmus 311, 468, 469
 Cnemoncosis 18, 335, 336, 349
 cockerelliana, *Tipula* 332, 388, 416
 coeruleascens, *Tipula* 146, 151, 153, 177, 353
 cognata, *Tanyptera* 333
 colarche, *Tipula* 401
 conifrons, *Brithura* 523
 conjuncta, *Tipula* 20, 21, 44, 172, 174, 176, 232, 401
 consimilis, *Tipula* 383
 consputa, *Tipulidea* 266
 convexifrons, *Tipula* 360
 coquilletiana, *Tipula* 52, 64, 354, 359
 coracina, *Tipula* ssp. 317
 cornicina, *Nephrotoma* 50, 108, 116, 139, 148, 152, 153, 324, 375, 379, 382, 387, 392
 cornicula, *Tipula* 345
 coronifera, *Tipula* 357, 358
 cossmanni, *Tipula* 266
 couckeii, *Tipula* 65, 91, 124, 148, 151, 172, 352, 376
 crassicornis, *Tipula* 353, 375, 384, 386, 388
 crassipes, *Tipula* 264, 268
 crassiventris, *Tipula* 51, 61, 141, 355, 378
 crawfordi, *Tipula* 360, 361, 386
 cressa, *Tipula* 53, 217
 cressida, *Ctenacrosclis* 508, 509, 517
 cretis, *Tipula* 340
 crocata, *Nephrotoma* 57, 139, 144, 158, 166, 168, 174, 379, 392
 Ctenacrosclis 15, 17, 18, 19, 21, 32, 33, 36, 41, 59, 89, 94, 95, 130, 140, 294, 295, 299, 309, 310, 313, 314, 323, 329, 331—334, 466, 468—471, 504, 506, 507—520
 Ctenophora 16, 17, 21, 35, 36, 38, 45, 50, 57, 66, 119, 128, 134, 144, 151, 164, 275, 276, 295, 298, 301, 303, 305, 306, 314, 322, 330, 332, 333, 335, 336, 349, 350—390, 503
 Ctenophorinae 157, 171, 276, 288, 293—295, 303, 306—310, 334, 382, 411, 413, 468
 Ctenophorini 37, 305
 Ctenopyga 45
 ctenura, *Tipula* 381
 Culicidae 48, 124, 268
 culiciformis, *Tipula* 264, 268
 cumulata, *Tipula* 333
 cunctans, *Tipula* 244, 294
 curtispennis, *Tipula* 217
 curvicauda, *Tipula* 335
 curvicornis, *Tipula* 265
 curvispina, *Tipula* 357, 383
 Cylindrotomidae 85, 89, 277, 282, 285, 410
 cypris, *Tipula* 66, 340, 341, 348
 czizeki, *Tipula* 17, 92, 94, 98, 101, 126, 147, 151, 152, 154, 157, 166, 172, 173, 174, 175, 200, 371, 375, 379, 382, 387, 392, 394, 405

dacheni, *Ctenophora* 265, 275
 decipiens, *Tipula* 91, 355
 decolor, *Tipula* 348
 dedecor, *Tipula* 347
 Dendrotipula 18, 19, 20, 31, 50, 109, 114, 146, 297, 300, 307, 313, 345, 323, 335, 336, 363, 467
 derbecki, *Tipula* 332, 352, 389

dershavini, *Tipula* 353, 381
 deserticola, *Tipula* 381
 Dicera 303
 dichroistigma, *Tipula* 332, 335
 Diceranota 107
 Dictenidia 21, 33, 36, 38, 49, 112, 128, 140, 247, 267, 275, 295, 296, 301, 303, 314, 322, 333, 372
 Dictyodiptera 279
 Dictyodipteridae 279, 280
 digitifera, *Tipula* 270
 differta, *Tipula* 358
 Dihexaclonus 468, 469
 dilatata, *Tipula* 51, 62, 352
 Diplarchitipula 280, 281
 Diptera 275, 410
 dispellens, *Brachypremna* 157
 distans, *Nephrotoma* 334
 distifurca, *Tipula* 333
 dohrnianus, *Ctenacrosclis* 504
 Dolichozepe 16, 19, 38, 45, 62, 76, 81, 89, 112, 120, 126, 138, 158, 172, 227, 286, 292, 299, 303—310, 313, 314, 324, 333, 339—400, 412, 414, 415, 416, 417—451
 Dolichozepe s. str. 342, 362, 363, 365, 372, 418, 420, 421, 422, 424, 427—436
 Dolichozepezaria 413
 Dolichozezinae 15, 19, 36, 94, 95, 111, 146, 258, 273, 283, 292—295, 303, 305, 310, 312—314, 324, 327, 334, 349, 359, 362, 363, 365, 372, 411, 413, 414, 462, 468
 Dolichozezini 37, 44
 Dolichozezinina 413
 dolores, *Tipula* 62
 dolosa, *Tipula* 357
 dorae, *Tipula* 339, 340
 dorsalis, *Nephrotoma* 17, 140, 151, 274, 350, 389, 392
 dorsopleuralis, *Ctenacrosclis* 505
 drakanae, *Nephrotoma* 357
 dulceiti, *Tipula* 351, 384
 dumetorum, *Tipula* 349
 dyrope, *Tipula* 334

ebneri, *Tipula* 217, 355
 Elateridae 256
 Electrotipula 269, 271, 288
 elegans, *Ctenophora* 141, 144, 301, 355
 Elephantomyia 15
 emiliae, *Tipula* 332
 Emidotipula 90, 98, 124, 126, 128, 148, 160, 161, 172, 176, 177, 213, 273—275, 307, 315, 316, 331, 337
 Empididae 257
 Empis 258
 engeli, *Tipula* 238, 242, 343
 cocenica, *Brachypremna* 264
 Eodiptera 280, 281
 Eomecoptera 279
 erato, *Tipula* 347
 erebus, *Nephrotoma* 147, 358, 384, 386
 erectiloba, *Tipula* 333, 334
 erectispina, *Tipula* 354, 385
 Eremotipula 315
 Eriopterinae 277
 esakii, *Nephrotoma* 388
 eucera, *Tipula* 264, 268
 Eudolichozepe 420
 euchroma, *Nephrotoma* 346
 eugeniae, *Nephrotoma* 346, 349

Eumicrotipula 312, 315, 316
 Eunesopeza 41, 418, 420
 excelsa, Tipula 354
 excerta, Tipula 333, 336
 excisa, Tipula 61, 75, 118, 147, 149, 212, 368, 384
 excisoides, Tipula 147, 149, 156, 359, 360, 369, 375, 377, 383
 exquisita, Tipula 333
 expretans, Tipula 265
 extinctus, Rhadinobrochus 266
 extinctus, Tipula 275

 falco, Tipula 264, 270, 271
 fasciculata, Tipula 347
 Fasciculatae 337, 339
 fascipennis, Tipula 69, 131, 141, 153, 171, 175, 213, 238, 376, 380
 fastuosa, Ctenophora 336, 338, 385, 387, 388
 fendleri, Tipula 335, 354
 fenestrata, Tipula 49, 335, 354, 355, 376, 380
 ferruginea, Nephrotoma 244, 394
 festiva, Ctenophora 354, 380
 filipes, Megistocera 214, 293
 finitima, Tipula 357
 fitchii, Protoplasta 48
 Flabellifera 303
 flabellifera, Tipula 383
 flaccida, Tipula 389
 flammeola, Nephrotoma 32, 332, 388
 flaveolata, Ctenophora 157, 355, 379
 flavescens, Tipula 147, 172, 318, 355, 392
 flavipalpis, Nephrotoma 137, 354
 flavocostalis, Tipula 332, 387, 388
 flavolineata, Tipula 20, 35, 103, 108, 113, 121, 122, 125, 132—134, 137, 335, 354, 355, 380, 392
 flavolutescens, Tipula 217, 339, 343
 flavus, Ctenacroscelis 323, 333, 508, 509, 519, 520
 florissanta, Tipula 266
 forcipata, Nephrotoma 344
 forcipula, Tipula 346
 Formotipula 33, 40, 50, 57, 67, 72, 86, 95, 146, 272—274, 300, 307, 313, 315, 333, 363, 467
 fortistyla, Tipula 335
 fracticosta, Brithura 333, 522, 523, 524
 fractistigma, Brithura 522, 523
 fragilicornis, Tipula 140, 217
 francki, Dolichocheza 440, 450
 franzi, Tipula 144, 217, 354, 355
 freyana, Tipula 148, 355—359, 375, 386
 friedrichi, Tipula 333
 frommeri, Tipula 359
 fulminis, Tipula 332, 388
 fulvipennis, Tipula 12, 91, 94, 113, 116, 117, 141, 153, 156, 172, 209, 238, 380, 383
 fulvolateralis, Ctenacroscelis 333
 furcula, Tipula 347, 348
 fuscicosta, Tipula 211, 347
 fuscipes, Dolichocheza 40, 342, 344, 424, 436
 futilis, Tipula 332, 338

 gardneri, Tipula 266
 geja, Tipula 381
 gemma, Tipula 388
 geniculata, Dolichocheza 388, 440, 441, 442, 443
 georgiana, Tipula 394
 gibbifera, Tipula 344

 gimmerthali, Tipula 30, 53, 142, 149, 172, 353, 375, 380
 glabrata, Dictenidia 333
 glacialis, Tipula 89, 91, 140, 147, 355
 glaucocinerea, Tipula 262, 359, 361, 386, 392
 gloriosa, Tipula 333
 goliath, Tipula 268
 Gomphus 257
 gondattii, Tipula 72, 160, 354
 Goniotipula 312, 324, 466, 468—470
 goriziensis, Tipula 176, 226, 287, 355, 377
 gracilis, Dolichocheza 439, 440, 441
 gracilis, Tanyptera 384
 gracilistyla, Prionocera 481, 501
 graciosa, Tipula 265, 269, 270, 271
 graeca, Dolichocheza 339, 342, 347, 423, 424, 428, 429, 430, 431
 graecolivida, Tipula 347
 grahami, Nephrotoma 333
 graminivora, Tipula 394
 grandis, Tipula 266
 grandissima, Tipula 265, 269
 graphiptera, Tipula 333
 grata, Tipula 316
 griesheimae, Tipula 346
 guernetensis, Brachypremna 265
 guestfalica, Tipula 355, 377
 gurkha, Tipula 333
 gurnetensis, Megistocera 274
 guttata, Ctenophora 375, 380
 gynaptera, Tipula, ssp. 216

 Habromastix 18, 45, 312, 324, 395, 466
 halteroptera, Tipula 217
 hamata, Tipula 357
 handlirschiana, Tipula 264, 269, 273
 haplorhabda, Tipula 264, 336
 Harpalus 256
 hartigi, Nephrotoma 346
 hartigi, Tipula 339, 346
 heeriana, Tipula 265, 275
 helene, Dolichocheza 339, 347
 helifera, Tipula 381
 helvetica, Nephrotoma 355
 helvola, Tipula 90, 172
 hemiptera, Tipula 52, 53, 147, 172, 217, 227, 355, 378
 hemipterandra, Tipula 52, 55, 216, 355
 herculeanus, Ctenacroscelis 323, 333, 508, 509, 511, 512
 heros, Tipula 62, 347
 Hesperotipula 63, 313, 315, 316
 hexacantha, Tipula 335
 himalayensis, Dolichocheza 333
 himalayensis, Tipula 333
 hingstoni, Tipula 334
 hirsuticauda, Dolichocheza 339, 342, 344, 349, 380, 381, 423, 424, 430, 431
 hirsuticauda, Nephrotoma 332, 385, 387
 hirsutipes, Tipula 36, 144, 149, 217, 359, 361, 386
 hirticeps, Tipula 335, 354, 359, 360, 385
 hirtitergata, Tipula 354
 hispanica, Dolichocheza 65, 231, 339, 342, 344, 423, 424, 433, 434
 hispida, Tipula 144, 217, 356
 hoi, Tipula 295, 335
 Holorusia 23, 98, 274, 309, 310, 468, 469
 holoteles, Tipula 332
 hooley, Tipula 266

Homoptera 265
 honschuiensis, Dolichocheza 423, 433, 434, 435, 436
 hopeiensis, Tipulodina 530
 hortensis, Tipula 275, 375
 hortulana, Tipula 51, 61, 80, 133, 139, 144, 151, 169, 172, 275, 231, 375
 Hovapeza 312, 420
 Hovatipula 312
 humilis, Tipula 153, 352
 hungarica, Tipula 166, 355
 hutchinsonae, Tipula 357, 358, 383, 384
 hybrida, Tipula 342, 343, 383, 384
 Hymenoptera 331
 Hypovalvata, Tipula 357, 358

 Iberica, Tipula ssp. 342
 Icriomastix 16, 312, 466
 Idiophallus, Dolichocheza 444
 Idioptera 277
 Idiotipula 41, 312, 323, 466
 ignicaudatus, Ctenacroscelis 333, 508, 514
 iliensis, Tipula 340, 348
 illinoiensis, Tipula 48, 316, 320, 322, 389
 illustris, Tipula 316, 359
 imanishii, Tipula 332
 imbecilla, Tipula 62
 imitator, Dolichocheza 441, 447, 448
 imitator, Tipula 331
 Imperfecta, Brithura 333, 522, 523
 incana, Tipula 65, 354
 incisicauda, Tipula ssp. 382
 indica, Tipula 359
 indiscreta, Tipula 354
 Indotipula 36, 42, 45, 95, 294, 295, 312, 313, 314, 324, 332, 334, 363, 372, 388, 409, 466, 471, 532—535
 Indratipula 312, 332
 Indura, Tipula 266
 infernalis, Tipula 266
 inflexa, Tipula 266, 274
 infuscata, Tipula 251, 294
 inornata, Oropesa 453, 460, 461
 insulicola, Tipula 388
 intermixta, Tipula 337, 339
 interposita, Tipula 332, 388
 interserta, Tipula 151, 152, 157, 353, 375
 invenusta, Tipula 48, 49, 148, 353, 375, 389
 irregularis, Tipula 147, 355
 irrequeta, Tipula 172, 382
 irrevocata, Nephrotoma 358, 382
 irrorata, Tipula 68, 98, 120, 123, 132, 141, 154, 352, 375
 Ishiharana, Tipula 336
 ishiharai, Ctenophora 332
 ishikii, Tipula 332, 335
 italica, Tipula 339, 392
 Itoana, Indotipula 332, 382, 533, 535, 538

 Jeckeli, Tipula 346
 jozoana, Tanyptera ssp. 385, 387
 joana, Tipulodina 530, 531
 jucunda, Tipula 332, 335, 388
 juncea, Tipula 55, 84, 91, 128, 133, 153, 172, 209, 316, 350, 375, 387, 389
 justa, Tipula 385
 jutlandica, Tipula 378

 kaisilai, Tipula 351, 360, 375, 376, 385
 kamshatkana, Tipula 217, 353, 354—360, 384, 386, 388
 kamchatkensis, Tipula 353—360, 389
 kashkarovi, Tipula 147, 216, 382
 katmaiensis, Tipula 317, 321, 360, 361, 386
 katoi, Dolichocheza 388, 423, 424, 427, 428
 kaulbackiana, Tipula 334
 Keiseromyia 312
 kiritshenkoi, Tipula 19, 140, 216, 357, 360, 385
 kiushiuensis, Tipula 216, 385
 kleinschmidti, Tipula 339, 344
 koreana, Tipula 332
 kosswigi, Tipula 346, 348
 kotan, Tanyptera nigricornis ssp. 331, 384, 387
 kozhevnikovi, Nephrotoma 349, 381
 kozlovi, Tipula 334, 359
 kumerloewi, Tipula 348
 kurilensis, Tipula 70
 kuwayamai, Tipula 331, 332, 354, 387, 388
 kuzuensis, Tipula 61, 332

 Labiotipula 307, 315
 laccata, Tipula 216, 360, 375, 384, 386, 388, 389
 lackschewitzii, Tipula 148, 375
 laetibasis, Tipula 354, 387—389
 laetipennis, Tipula 359
 laetissima, Tipula 331, 334
 lamellata, Nephrotoma 289, 336, 378, 384, 387
 lamentaria, Tipula 332, 352
 lanispina, Tipula 339, 347
 lapillescens, Tipula 266, 375
 lapponica, Prionocera 360, 375, 384, 386, 479, 480, 481, 494, 495
 latemarginata, Tipula 332, 352, 384, 389, 394
 lateralis, Tipula 9, 12, 20, 49, 55, 81, 91, 92, 108, 110, 120, 123, 124, 126, 127, 147, 154, 165, 172, 174, 177, 316, 375, 380, 382, 383, 392
 latistyla, Tipula 381
 legalis, Tipula 333
 Leptina 303, 424
 Leptotarsus 18, 55, 466, 468
 Leptotarsini 311
 Leptotarsinina 305
 Leptotipula 312, 324
 lesnei, Tipula 53, 91, 144, 158, 174, 216, 226, 343
 leucoprocta, Tipula 316, 357, 358, 382, 384
 libertus, Ctenacroscelis 332, 508, 515, 516
 ligulata, Nephrotoma 382, 383
 ligulata, Nigrotipula ssp. 331, 357
 limbata, Tipula 146, 353, 375, 389
 limi, Tipula 266, 275
 limiformis, Tipula 266
 limitata, Tipula 126, 353, 375
 Limnophila 107—109, 283
 Limonia 83, 85, 110
 Limoniidae 40, 48, 80, 81, 85, 107, 110, 119, 273, 277, 282, 285, 305, 410, 416
 lindneri, Nephrotoma 91, 147, 158, 172, 173, 174, 227, 257, 356, 380
 Lindnerina 20, 72, 290, 307, 313, 315, 317, 323, 331
 linearis, Ranatra 7
 lineata, Ormosia 48, 275
 lineata, Tipula 265
 lionota, Tipula 148, 316, 317, 360, 375, 386

lithophila, *Tipula* 66, 340, 384
 lithostrata, *Tipula* 334
 littoralis, *Tipula* 354, 388, 389
 livida, *Tipula* 49, 53, 62, 68, 84, 86, 95, 97, 98, 99, 102, 106, 108, 118, 155, 167, 171, 209, 226, 354, 355, 380
 lobeliae, *Tipula* 217
 longicornis, *Megistocera* 157, 158
 longipalpis, *Tipula* 264, 269, 270
 longipennis, *Megistocera* 167, 176
 longisetosa, *Dolichocheza* 333
 longitudinalis, *Tipula* 85, 216, 353, 354, 357, 384, 386
 longiventris, *Tipula* 316
 Longurio 16, 52, 55, 64, 122, 158, 310, 313, 314, 324, 332, 466
 lucifera, *Tipula* 65, 148, 177, 378, 384
 luctuosa, *Tipula* 340
 lugens, *Nephrotoma* 316
 luna, *Tipula* 14, 50, 90, 91, 121, 123, 137, 139, 172, 174, 238
 lunata, *Tipula* 46, 49, 81, 84, 91, 108, 139, 153, 160, 172, 175, 350, 389, 392
 Lunatipula 12, 15, 19, 22, 24, 26, 27, 28, 30, 31, 33, 43, 44—53, 54—97, 298—339, 341—347, 348, 350—362
 lundbecki, *Nephrotoma* 72, 316, 318, 359, 360, 375, 384, 386, 387
 lundbladi, *Tipula* 343
 lundstromiana, *Tipula* ssp. 387
 lunulicornis, *Nephrotoma* 49, 155, 392, 394
 luridirostris, *Tipula* 70, 78, 146, 156, 353, 375, 377, 384, 386
 luteata, *Nephrotoma* 344
 luteicostalis, *Dicthenidia* 333
 luteipennis, *Tipula* 14, 52, 74, 80, 91, 92, 114, 116, 119, 120, 121, 126, 127, 133, 134, 152, 155, 172, 175, 323, 332, 755, 382—387, 392
 luteobasalis, *Tipula* 217
 maccarta, *Tipula* 358
 maccai, *Nephrotoma* 346
 Macgregoromyia 44, 89, 95, 292, 293, 295, 312, 314, 323, 332, 333, 412, 413—417, 452, 461, 462, 463
 maclurei, *Tipula* 266
 macquartii, *Leptotarsus* 55
 macra, *Tipula* 340, 381
 macrocera, *Tipula* 151, 226, 353, 375
 macrolabis, *Tipula* 316, 320, 321, 322, 389
 Macromastinina 305
 Macromastini 19, 22, 312
 Macromastix 18, 274, 311, 312, 466
 macrophallus, *Tipula* 74
 macropyga, *Tipula* 62, 340, 341, 381
 macrostyla, *Tipula* 353, 354
 maculata, *Nephrotoma* 49, 91, 147, 157, 160, 172, 175, 227, 355, 392, 397, 401, 405
 maculipennis, *Tipula* 265, 275
 maderensis, *Tipula* ssp. 343
 magnifica, *Ctenophora* 274, 345
 magnifica, *Tipula* 266, 275, 346, 381
 magnifolia, *Tipula* 316
 majesticus, *Ctenacrosclis* 333
 major, *Tipula* 265, 269, 270, 271, 272
 malaisei, *Tipula* 317, 321, 388
 malla, *Tipula* 333
 Manapsis 265
 manca, *Tipula* 50, 332, 387, 388
 mannheimsi, *Nephrotoma* 332, 387
 mannheimsi, *Prionocera* 480, 498
 marginata, *Tipula* 19, 91, 172, 174, 355, 392
 marmorata, *Tipula* 127, 226, 131, 158, 167, 169, 177, 355
 martynovi, *Nephrotoma* 332, 387
 matsumuriana, *Tipula* 388
 maxima, *Tipula* 12, 49, 91, 113, 123, 151, 172, 174—177, 190, 265, 274, 281, 339, 340, 376, 380, 382
 maximus, *Culex* 7
 mayerduerii, *Tipula* 147, 354, 355
 Mecoptera 12, 15, 19, 24, 277
 media, *Tipula* 265, 269, 270, 272
 mediolobata, *Tipula* ssp. 331, 387
 Mediotipula 50, 62, 70, 92, 94, 110, 111, 114, 122, 130, 134, 136, 146, 177, 297, 299, 307, 313, 315, 319, 323, 467
 mediterranea, *Tipula* 339
 Megistocera 18, 42, 44, 57, 58, 64, 79, 119, 128, 132, 138, 214, 274, 283, 286, 293, 310, 311, 312, 323, 327, 413—419
 melampodia, *Tipula* 333
 melanoceros, *Tipula* 62, 116, 119, 151, 152, 156, 226, 238, 299, 323, 350, 389, 392
 mellea, *Tipula* 226, 355
 melpomene, *Tipula* 345
 membranifera, *Tipula* 333
 mendax, *Indotipula* 538
 meraca, *Tipula* 357, 358
 mesacantha, *Tipula* ssp. 360, 387
 micciana, *Tipula* 340
 Miciapsis 275
 micracantha, *Tipulodina* 527
 micropeliostigma, *Tipula* 66, 347, 348
 microphallus, *Dolichocheza* 333
 Microtipula 295, 312
 middendorffi, *Tipula* 149, 375, 385—389
 miegi, *Tipula* 274
 micado, *Ctenacrosclis* 509, 515
 mima, *Tipula* 62, 381
 minensis, *Tipula* 357
 minima, *Tipula* 266, 274
 minuscula, *Nephrotoma* 349, 355
 minuta, *Tanyptera* 332, 357
 minuticornis, *Nephrotoma* 394
 misakana, *Tipula* 335
 mitchelli, *Tipula* 19, 140, 357
 Mitopeza 312, 414, 415, 420
 mitophora, *Tipula* 15, 46, 52, 140, 141, 216, 332
 miyadai, *Tipula* 354
 miyamotoi, *Ctenophora* 289, 332, 337, 338, 369, 388
 modesta, *Oropeza* 453, 455, 456
 modesta, *Tipula* 216
 moesta, *Tipula* 148, 360, 375, 385, 386
 moivana, *Tipula* 50, 323, 353, 354, 387, 388
 monostromia, *Dicranomyia* 102
 montium, *Tipula* 61, 147, 168, 169, 171, 177, 316, 380
 montivaga, *Tipula* ssp. 216, 382, 383
 morenae, *Tipula* 344
 morigera, *Tipula* ssp. 387
 morosa, *Tipula* ssp. 380
 multibarbata, *Tipula* 332
 mutila, *Tipula* 51, 156, 300, 336, 338, 375, 377, 384
 mutiloides, *Tipula* 333, 336
 Mycetophilidae 48, 277
 mystica, *Tipula* ssp. 387

Nannochoristidae 279
 Nematocera 305, 410
 naviculifer, *Tipula* 332
 nebulipennis, *Tipula* 316
 Nephrotoma 14—16, 18, 31, 33, 40—45, 49, 50, 60, 63, 64, 66, 71—79, 97, 100—109, 112, 118—120, 123, 136, 144, 146, 166, 168, 247, 257, 271, 273, 285, 288, 294, 295, 301, 305, 310, 314, 316, 318, 324, 327, 333, 334, 343—345, 362, 363, 371, 382, 402, 466, 468, 471, 472
 neptun, *Tipula* 316
 nervosa, *Tipula* 355
 Nesopeza 91, 298, 331, 333, 363, 412, 416, 418, 420, 421, 438, 439
 nicana, *Tipula* 358
 nigrocellula, *Tipula* 358
 Nesotipula 313, 315, 316
 nigra, *Nigrotipula* 52, 66, 69, 97, 118, 122, 139, 147, 151, 153, 157, 298, 332, 379, 383, 385, 387, 388, 392, 394, 401, 405
 nigriceps, *Nephrotoma* 356
 nigricornis, *Tanyptera* 301, 350, 375, 384, 385, 387
 nigroantennata, *Tipula* 348, 349, 381
 nigroapicalis, *Tipula* 333
 nigrocellulata, *Tipula* 356
 nigrolamina, *Tipula* 289, 335, 388
 Nigrotipula 45, 50, 52, 63, 100, 111, 118, 119, 120, 121, 125, 168, 285, 294, 295, 298, 303, 313, 314, 322, 324, 363, 371, 372, 467, 468, 472, 473
 nimbus, *Ctenacrosclis* 333, 508, 513
 nipponica, *Tipulodina* 532
 Nippotipula 14, 31, 32, 41, 52, 55, 71, 79, 89, 94, 121, 130, 176, 297, 307, 313, 314, 315, 320, 321, 332, 333
 nitida, *Dolichocheza* 153, 342, 353, 423, 424, 428, 434, 435
 Nobilitipula 273, 315, 316
 nocturna, *Tipula* 380, 381
 nohirae, *Ctenophora* 144, 332
 nova, *Tipula* 65, 338, 332, 355
 novarae, *Zelandotipula* 85
 nox, *Nephrotoma* 348
 nubeculosa, *Tipula* 49, 151, 157, 158, 173, 226, 354, 355, 375
 nubila, *Tipula* 53, 66, 144, 216, 334, 359
 nudicellula, *Tipula* 332, 388
 obliterateda, *Tipula* 333
 obsoleta, *Tipula* 148, 151, 152, 155, 275, 380, 392
 obtecta, *Tipula* 265
 ochracea, *Austrolimnophila* 99, 392
 octomaculata, *Tipula* 375
 Odonatisca 18, 19, 55, 58, 72, 83, 85, 121, 122, 147, 169, 288, 297, 300, 307, 313, 315, 317, 467
 odonatisca, *Tipula* 348
 odontostyla, *Tipula* 91, 136, 172, 177, 287, 349, 379, 381
 oleracea, *Tipula* 9, 14, 36, 49, 81, 91, 114, 115, 139, 151, 154, 155, 156, 157, 158, 166, 167, 168, 172, 173, 174, 355, 378, 392, 401
 omeiana, *Nephrotoma* 333
 omeiana, *Tipula* 333
 omeiensis, *Tipula* 333
 ompoensis, *Tipula* 335
 oncerodes, *Tipula* 333
 onusta, *Tipula* 345
 opaca, *Dolichocheza* 424
 opilionimorpha, *Tipula* 215, 334
 optica, *Tipula* 316
 Oreomyza 17, 31, 33, 40, 52, 59, 71, 72, 93, 110, 121, 129, 141, 146, 149, 168, 171, 275, 288, 297, 300, 307, 315, 323, 331, 333, 336, 338
 orientalis, *Dolichocheza* 333
 orientalis, *Tipula* 147, 166, 172, 326, 339, 371, 379, 382, 392
 ornata, *Ctenophora* 18, 122, 354, 355
 Oropeza 89, 91, 108, 114, 127, 130, 131, 136, 138, 157, 159, 172, 173, 177, 188, 199, 201, 256, 283, 293—295, 314, 320, 322, 332, 412, 417, 420, 432, 451—453, 460
 osmana, *Tipula* 348
 Ozodicera 21, 275, 312
 pabulina, *Tipula* 14, 110, 111, 157, 158, 169, 376, 378, 392
 Pachyrrhina 303
 pagana, *Tipula* 125, 157, 175, 217, 238, 375
 Pales 303
 pallidicornis, *Tipula* 332, 352, 388
 pallidicosta, *Tipula* 84, 147, 212, 353, 356, 380
 pallidithorax, *Tipula* 357, 383
 pallitergata, *Tipula* 332, 387
 paludosa, *Tipula* 12, 13, 33, 39, 42, 49, 55, 67, 74, 75—77, 85, 88, 90, 94, 108, 113, 114, 115, 117, 123, 126, 128, 144, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 160, 161, 163, 164, 165, 166, 168, 172, 173, 174, 175, 182, 230, 240, 355, 392, 394, 399, 401, 403—405
 pamirensis, *Nephrotoma* 358, 382, 383
 pandora, *Tipula* 211
 Panorpa 47
 Papuatipula 311
 parapeliostigma, *Tipula* 346
 parasimurg, *Tipula* 349, 381
 Paratrachoptera 278, 279
 parjocosa, *Ctenophora* 333
 parrii, *Prionocera* 474, 503
 parrioides, *Tipula* 359
 parshleyi, *Tipula* 316
 parvincisa, *Tipula* 68, 332, 385
 parvirostra, *Nephrotoma* 69, 289, 336, 338, 376, 385, 387, 388
 patagiata, *Tipula* 332, 335, 388
 patricia, *Permotipula* 278
 pauxilla, *Tipula* 41, 49, 290, 334
 pechlaneri, *Tipula* 355
 pectinicornis, *Ctenophora* 35, 105, 157, 376
 Pectinotipula 21
 pedata, *Tipulodina* 528
 Pedicia 107, 110
 Pediciinae 110, 189, 277, 283
 Pehlkea 44, 312, 414, 415
 peliostigma, *Tipula* 46, 49, 147, 151, 156, 238, 340, 347, 376, 380—383
 pendula, *Tipula* 332
 penelope, *Tipula* 347
 perangusta, *Tanyptera* 332
 Permochoristidae 279
 Permotipula 278, 279
 Permotipulidae 279
 perobliqua, *Nephrotoma* 358
 persessilis, *Ctenacrosclis* 509, 518
 persignata ssp. tofina, *Tipula* 354, 385, 388

personatus, Reduvius 12
 persplendens, Tipula 333
 pertinax, Tipula 358
 peusi, Tipula 267, 274
 Phacelodocera 368
 phaedina, Tipula 333
 phaidra, Tipula 347
 Phalacrocer 481
 phoenissa, Tipula 340
 phoracantha, Tipula 265, 270, 271
 phorocenia, Tipula 316, 372
 Phorocenia 21, 89, 140, 144, 295, 298, 306, 313, 314, 322, 323, 329, 351
 Phymatopsis 468
 pictipennis, Dictenidia 332, 385—388
 Pilaria 107
 pilicauda, Nephrotoma 388
 pilicauda, Tipula 344
 pinetorum, Tipula 265, 269, 271, 272
 Platychoristidae 279
 Platyphasis 468, 469
 Platytipula 42, 45, 49, 50, 79, 89, 91, 116, 118, 119, 120, 124, 130, 151, 157—176, 273, 297, 298, 299, 307, 323, 324, 329, 332, 333, 334
 plitviensis, Tipula 347
 Plocimax 306, 310
 pluricoma, Dolichocheza 436, 438, 438
 Plusiomyia 21, 45
 Plusiomyini 21, 303, 305, 311, 312
 pollex, Tipula 331, 333
 pontica, Tipula 70, 172, 348
 postposita, Tipula 148, 360, 375, 382, 383
 pratensis, Nephrotoma 69, 151, 273, 380, 393
 pribilofia, Tipula 41
 pribilofensis, Tipula 69, 147, 217, 316, 320, 321, 360, 361, 389
 Prionocera 16, 17, 19, 23, 33, 60, 74, 76, 81, 112, 116, 119, 120, 121, 132, 134, 140, 147, 166, 167, 284, 294, 295, 303, 305, 314, 322, 324, 329, 350, 352, 372, 466, 467, 470, 473—481
 Prionocerini 473
 Prionota 306, 312
 procliva, Tipula 333
 protogaea, Tipula 265, 268
 Protoplasta 48
 Protanyptera 332
 proxima, Prionocera 375, 385, 478—483
 pruinosa, Tipula 59, 60, 91, 153, 154, 168, 172, 177, 332, 375, 379, 387—389
 Pselliophora 21, 33, 38, 50, 95, 144, 288, 295, 298, 305, 306, 310, 312, 313, 314, 323, 329, 332, 351, 362, 363
 pseudocinerascens, Tipula 211
 pseudoirrorata, Tipula 146, 171
 Pseudolimnophila 282
 pseudopeliostigma, Tipula 349
 pseudopruinosa, Tipula 172
 pseudotruncorum, Tipula 316
 pseudovariipennis, Tipula 70, 144, 172, 244, 238, 354, 376
 Psychodidae 48, 104, 273
 Pterelachisus 32, 33, 34, 40, 50, 51, 52, 59, 61, 63, 70, 71, 72, 76, 79, 121, 125, 141, 149, 168, 171, 177, 273, 274, 290, 297, 300, 307, 322, 323, 331, 332, 333, 338—354, 467
 Ptychopteridae 48, 104, 277, 282, 410
 Ptylogyna 36, 45, 311, 368, 369
 pubescens, Prionocera 133, 151, 375, 473, 478, 479, 480, 491, 492
 pudibunda, Tipula 353
 pullata, Nephrotoma 332, 388
 pulverosa, Longurio 332
 pustulata, Tipula 344, 345
 quadridentata, Tipula 348
 quadrifaria, Nephrotoma 148, 247, 355, 358, 377, 379, 393
 quadrifasciata, Tipula 336, 338
 quadrifasciculatus, Ctenacrosceles 333, 508, 517, 518
 quadrispicata, Indotipula 332, 535, 539, 540
 quadristriata, Nephrotoma 33, 151, 352
 quadrivittata, Tipula quadrivittata 317, 332, 350, 387
 ramulifera, Nephrotoma 351, 384
 rana, Tipula 333
 recta, Prionocera 360, 361, 479, 480, 497
 recticornis, Tipula 353
 reesi, Tipula 30
 repanda, Nephrotoma 332, 388
 repanda, Tipula 340, 344, 345
 repentina, Tipula 340, 344, 345
 replicata, Phalacrocer 481
 rhaetica, Tipuloidea 268
 Rhyphidae 104, 107
 ringdhali, Prionocera 360, 384, 386, 389, 479, 480, 481, 499
 rivertonensis, Aeshnosoma 125
 rivosia, Pedicia 14
 rivosia, Tipula 274
 rossica, Nephrotoma 126, 148, 153, 174, 301, 377, 380, 384, 386
 rubiginosa, Holorusia 98
 rubripes, Tipula 61, 121, 157, 375
 rubriventris, Nephrotoma 147, 384
 rubzovi, Tipula 19, 20, 84, 316, 353, 354—359, 360, 385, 387, 388
 ruficornis, Tanyptera 350
 rufina, Tipula 117, 343, 379
 rufizona, Tipula 333
 rufula, Dolichocheza katoi ssp. 423, 429
 rugulosa, Tipula 346
 saccai, Tipula 147, 216, 355
 sacerdotula, Tipula 346
 saghalinensis, Nephrotoma 141, 354, 389
 saginata, Tipula 90, 98, 124, 126, 128, 148, 160, 161, 172, 176, 177, 213, 353, 380
 saitamensis, Oropeza 453, 454, 459—461
 salicetorum, Tipula 148, 359, 361, 386
 saltatrix, Tipula 211, 349, 380
 sancta, Brithura 521—525
 sarajevensis, Tipula 238, 355
 sardolivida, Tipula 346
 sardosignata, Tipula 346
 satsuma, Oropeza 387, 454, 457, 458
 satyr, Tipula trispinosa ssp. 317, 361
 savtshenkia, Tipula 347
 Savtshenkia 12, 31—34, 44, 52, 53, 58, 61, 71, 73, 81, 91, 94, 109, 114, 116, 119—121, 125, 126, 136, 138, 146, 151, 164, 177, 287, 297, 299, 307, 315, 323, 324, 332, 343, 467
 scalaris, Nephrotoma 95, 101, 118, 126, 147, 153, 158, 355, 380, 393, 394, 401

Scamboneura 41, 45, 324, 414
 scandens, Tipula 217, 334
 schizorhyncha, Tipula 16, 388
 schmidti, Tipula 65
 Schummelia 19, 42, 45, 72, 109, 146, 151, 176, 177, 272—274, 290, 297, 299, 307, 313, 315
 scripta, Tipula 32, 68, 91, 108, 118, 121, 146, 151, 153, 155, 168, 375, 379, 392
 scudderiana, Tipula 265, 269, 270, 272
 scurra, Nephrotoma 350, 375, 385, 387, 388
 scurra, Pselliophora 333
 sectorialis, Tipula 275
 seguyi, Tipula bispina 62
 selene, Tipula 151, 355, 380
 selenis, Tipula 340
 semiflava, Nephrotoma 344
 semipeliostigma, Tipula 66, 347, 348
 semivittata, Tipula 337, 339, 380
 Semnotes 18, 466
 serrenicola, Prionocera 502
 serricornis, Ctenacrosceles 333, 360
 serricornis, Prionocera 479, 480, 481, 500, 501
 serrulifera, Tipula 355, 379
 serta, Tipula 316
 serta certa, Tipula 317
 serta bistilata, Tipula 317
 serta landstroemiana, Tipula 317
 serta rectangularis, Tipula 317
 seticellula, Tipula 332, 388
 setigera, Tipula 57
 setosa, Prionocera 479, 480, 484, 485
 sexspinosa, Tipula 157, 216, 355
 shikokuana, Macgregoromyia 332, 463, 464, 465
 sibirica, Ctenophora 156, 331, 354, 385—387
 sibiriensis, Tipula 332
 sicula, Tipula 334
 siebkei, Tipula 353
 signata, Tipula 68, 151, 152, 155, 167, 177, 238, 316, 355
 simplex, Tipula 175, 238
 simulans, Tipula 117, 176, 177, 287, 355, 378
 simurg, Tipula 158, 349, 381
 sindensis, Tipula 357, 358
 sinensis, Nephrotoma 388
 sinica, Tipula 333
 Sinorocheza 298, 412, 418, 420, 421, 436, 437, 439
 Sinotipula 313
 sintenisi, Tipula transbaicalica 146
 sodalis, Nephrotoma 394
 solitaria, Tipula 357, 384
 solstitialis, Tipula 14, 94, 116, 124, 139, 148, 151, 154, 168, 172, 174, 332, 350, 375, 385, 387, 388
 soosi, Tipula 58, 148, 151, 158, 348, 377, 378, 379
 spathifera, Tipula 80
 Sphaerionotus 312, 414, 415
 spinistyla, Tipula 265, 270, 271
 stackelbergi, Nephrotoma 147, 354—360, 384, 386
 stakelbergiana, Tipula 385, 386, 389
 staegeri, Tipula 71, 91, 92, 93, 124, 126, 155, 164, 238, 355, 377
 Stegagmonotus 15, 312, 414
 stejnegeri, Nephrotoma 354, 385, 389
 stenoptera, Tipula 343
 stigmatella, Tipula 133, 238, 355
 Stygeropsis 303, 473, 503
 subacuminata, Tipula 66, 340, 341, 349
 subanalis, Nephrotoma 345
 subarctica, Tipula 320, 321, 360, 389
 subaurita, Tipula 349, 380, 381
 subcava, Tipula 165, 344
 subcentralis, Tipula 316, 353, 354, 385, 386, 389
 subcognata, Tanyptera 333
 subexcisa, Tipula 48, 72, 316, 351, 375, 384, 389
 subgeniculata, Dolichocheza 440, 443, 444
 subglacialis, Tipula 355
 subhelvola, Tipula 346
 subincana, Tipula 356, 358
 subinvenusta, Tipula 149, 172
 sublinitata, Tipula 389
 sublutata, Tipula 68, 348, 349, 379
 submaculata, Nephrotoma 147, 155, 175, 355
 submarmoratipennis, Tipula 357
 submedia, Tipula 270, 271
 submutila, Tipula 333, 336
 subnodicornis, Tipula 121, 133, 134, 151—154, 158, 160, 161, 166, 172, 238, 244, 253, 375, 384, 392, 408
 subonusta, Tipula 345, 346
 subopaca, Nephrotoma 357, 358
 subprotrusa, Tipula 356, 358, 384
 subpustulata, Tipula 344, 345
 subrecticornis, Tipula 353, 354, 384
 subscripata, Tipula 316, 331, 333, 337, 339
 subselenetica, Tipula 238
 subserricornis, Prionocera 124, 126, 139, 151, 153, 247, 387, 478, 479, 480, 481, 482, 483
 subsignata, Tipula 156, 355, 377, 380
 subsulphurea, Tipula 386, 387
 subtincta, Tipula 334
 subtruncata, Tipula 346
 subturcica, Prionocera 478, 490
 subvafra, Tipula 356
 subvelox, Tipula 348, 381
 subyamata, Indotipula yamata subsp. 537
 suleika, Tipula 90, 381
 sullingtonensis, Nephrotoma 344, 355
 surcoufi, Nephrotoma 345
 sylvicola, Dolichocheza 424
 szechwanensis, Macgregoromyia 333, 463, 464
 talyshensis, Tipula 172, 348, 381
 Tanyderidae 40, 46, 48, 273, 277, 278, 282
 Tanyptera s. str. 18, 21, 33, 38, 56, 57, 63, 67, 71, 81, 95, 103, 112, 116, 122, 130, 151, 232, 239, 295, 296, 298, 301, 303, 306, 308, 313, 314, 333, 350
 tanyrhina, Tipula 333
 tarsalba, Dolichocheza 447, 441, 446
 tarsalis, Dolichocheza 440, 444, 445
 tartari, Tipula 275, 267
 Tendipedidae 48
 tenuicornis, Tipula 14, 151, 172, 222, 355, 376, 377
 tenuipes, Nephrotoma 46, 49, 78, 244, 353, 356, 375, 377, 380, 384, 389
 tetracantha, Indotipula 332, 535, 539, 540
 teyleri, Tipularia 264, 268
 thais, Tipula 347
 theia, Tipula 347
 theowaldi, Tipula 62, 72, 349, 381
 timptonensis, Tipula 354
 Tipula 7—13, 15, 16—24, 26—28, 31, 34, 43—47, 50, 53—60, 63, 67, 70, 74, 76, 79,

- 86—89, 91—96, 97—112, 113—128, 130—247, 248—269, 270—295, 319, 321, 322, 325—330, 331—337, 338—402, 466—468, 472, 473
- Tipula s. str. 13, 297, 299, 307, 312, 315, 323—326, 331, 339, 341, 344, 350, 355, 391
- Tipulariae 409, 466
- Tipulidae 7, 18, 48, 111, 244, 254, 264—267, 273, 274, 277, 282, 302, 317, 409, 416, 468
- Tipulidae longipalpes 409
- Tipulidii 409
- Tipulina 409, 469
- Tipulinac 31, 33, 37, 98, 103, 107, 157, 273, 274—276, 288, 294, 295, 297, 303, 304, 309, 312, 313, 314, 324, 327, 334, 411—414, 466, 468
- Tipulini 503
- Tipulodina 38, 42, 45, 95, 119, 120, 176, 294, 295, 309, 313, 314, 320, 323, 329, 332, 471, 526, 527—529
- Tipuloidea 145, 277, 264, 410
- tjederi Prionocera 360, 361, 478, 479, 480, 493
- tofina Tipula persignata ssp. 354, 385, 388
- transbaicalica, Tipula 212, 351
- transbaicalica sintenisi, Tipula 146, 375, 385, 387, 389
- transcaspica, Tipula 383
- transcaucasica, Tipula maxima ssp. 340
- trialbosignata, Tipula 358
- triangulifera, Tipula 339, 340—344
- Trichoceridae 42, 48, 273, 277, 282, 410, 416
- Trichodolichozeza 312, 414, 418, 420, 436
- Trichotipula 42, 49, 107, 122, 297, 298, 307, 313, 315, 320, 321, 333
- tricolor, Ctenophora 108, 385, 387
- trifasciata, Tipula 51, 156, 177, 300, 338, 384
- trigona, Tipula 346
- Triplicitipula 307, 315
- trispinosa, Tipula 72, 149, 317, 360, 361, 375, 384, 386, 389
- tristriata, Tipula 149, 361, 375
- trivittata, Tipula 256
- trunca, Tipula 84, 347
- truncata, Tipula 72, 78, 90, 226, 347, 377
- truncorum, Tipula 91, 100, 110, 156, 158, 160, 161, 171, 172, 179, 244, 316, 355, 375
- tshernovskii, Tipula 353, 354, 384
- tsioscenica, Tipula 332
- tsurugiana, Tipula 332, 335
- tumidicornis, Tipula 59, 71, 148, 359, 360, 361, 375
- tundrensis, Tipula ssp. 385, 389
- turanensis, Tipula 385, 387
- turbida, Tipula 332
- turca, Tipula 348
- turcica, Prionocera 16, 17, 127, 151, 153, 176, 178, 375, 380, 389, 478, 479, 480, 486—488
- ultima, Tipula 244
- umbripennis, Nephrotoma 244
- unca, Tipula 134, 155
- unca amurensis, Tipula 331, 350, 375, 379, 387
- unicingulata, Nephrotoma 244
- ungeri, Tipula 265
- unilineata, Tanyptera atrata 32, 385
- urania, Tipula 347
- ursulae, Tipula 347
- validicornis, Tipula 332, 387, 388
- Valdiviana 468
- vana, Tipula 332, 387
- varia, Tipula 265, 275
- variicornis, Tipula 65, 91, 108, 116, 121, 151, 158, 172, 178, 316, 379, 382, 383
- variipennis, Tipula 32, 49, 52, 70, 91, 151, 152, 155, 169, 172, 173, 375, 380
- vasifera, Holorusia 265, 274
- venerabilis, Tipula 357, 358
- verecunda, Tipula 212
- vermiculata, Tipula 57, 356, 358, 383, 384
- vernalis, Tipula 50, 51, 55, 90, 91, 126, 147, 160, 172, 175, 375, 392, 405
- Vespula 256
- Vestiplex 16, 17, 19, 20, 21, 31, 33, 34, 36, 50, 52, 53, 57, 58, 59, 63, 64, 68, 74, 76, 79, 83, 85, 86, 89, 121, 124, 125, 130, 136, 139, 141, 146, 147, 149, 151, 169, 179, 212, 272—274, 288, 290, 297, 300, 317, 315, 323, 331, 339, 333, 334, 335, 337, 339, 382
- villosa, Nephrotoma 57
- violovitshiana, Tipula 388
- virgatula, Tipula 52, 212, 216, 357, 358, 382, 383, 388
- vittata, Phoroctenia 18, 89, 91, 108, 156, 172, 178, 316, 351, 355
- vittata vittata, Phoroctenia 317
- vittata angustipennis, Phoroctenia 317, 375, 384, 385, 389
- wahlgreni, Tipula 146, 336, 375, 377
- walkeri, Indotipula 532
- westwoodiana, Tipula 335
- whitnei, Tipula carinifrons 317
- wilmatteae, Tipula 263, 267
- wolfi, Tipula 347
- wrangeli, Tipula 144, 217, 360, 361, 386
- xanthocera, Nigrotipula 357
- xanthopimpla, Pselliophora 301, 333
- xanthopleura, Tipula 334
- xanthoptera, Tipula 359
- Xenotipula 37, 41, 312, 324, 466
- Xiphura 303
- Xiphuromorpha 354
- yamata, Indotipula 332, 388, 536—537
- Yamatotipula 14, 15, 18, 19, 20, 21, 31, 42, 44, 50, 59, 60, 61, 63, 64, 70, 80, 85, 91, 110, 114, 116, 119, 120, 124, 135, 139, 147, 174, 177, 272—274, 290, 297, 299, 307, 315, 317, 323, 332, 335, 338, 468
- yerburyi, Tipula 344
- yezoana, Ctenophora ssp. 317, 332, 350, 388
- zaitzevi, Tipula 349
- zarnigor, Tipula 383
- Zelandotipula 44, 466, 504
- zernyi, Tipula 316, 355
- zignoi, Tipula 266
- zimini, Tipula 31, 357, 358, 383
- zonaria, Tipula 355

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Систематический указатель видов	4
Общая часть	7
История изучения	7
Морфология	12
Имагинальная фаза	12
(Голова и шея — 12; Грудной отдел — 26; Брюшко и гениталии — 55)	
Преимагинальные фазы	89
(Яйцо — 89; Личинка — 93; Куколка — 129)	
Половой диморфизм	139
Образ жизни	145
Имаго	145
Яйцо	173
Личинка	175
Куколка	198
Цикл развития	202
Адаптации долгоножек	205
(Имаго — 206; Яйцо — 225; Личинка — 228; Куколка — 236)	
Болезни и враги	239
(Вирусы и болезнетворные микроорганизмы — 240; Паразитические членистоногие и черви — 249; Хищники — 255)	
Палеонтологическая история	263
Филогения, эволюция и система долгоножек	277
Филогения типулоидных	277
Происхождение долгоножек	283
Филогенетические взаимоотношения внутри семейства	291
Система и классификация	302
Географическое распространение	308
Общие сведения	308
Межрегиональные связи	313
Основные зоогеографические комплексы палеарктических долгоножек	327
Пути формирования палеарктической фауны	362
Основные особенности фауны СССР	372
Хозяйственное значение	390
Систематическая часть	409
Сем. Tipulidae	409
Определительная таблица подсемейств	411
I. Подсем. Dolichopezinae — нитконогие долгоножки	413
I. Триба Dolichopezini	416
Определительная таблица родов	417
1. Род Dolichozeza	451
2. Род Ogozeza	461
3. Род Macgregoromyia	466
II. Подсем. Tipulinae — пальчато- и мутовчатоусые долгоножки	470
Определительная таблица триб и родов	473
II. Триба Prionocerini — пальчатоусые долгоножки	473
4. Род Prionocera	503
III. Триба Tipulini — мутовчатоусые долгоножки	504
5. Род Stenacrosclis	520
6. Род Brithura	526
7. Род Tipulodina	532
8. Род Indotipula	541
Литература	541
Алфавитный указатель латинских названий животных	575