

УДК 595.733:591.342.5:591.524.1(28:477-924.52)

© 2016 Е. В. ГУШТАН

## ЭКОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ЛИЧИНОК СТРЕКОЗ (INSECTA: ODONATA) УКРАИНСКИХ КАРПАТ

---

Гуштан, К. В. Экоморфологічна класифікація личинок бабок (Insecta: Odonata) Українських Карпат. *Вісник Харків. ентомол. т-ва*. 2016. Т. XXIV, вип. 1. С. 5–21.

Проаналізовано основні класифікації, в яких описано екологічні та морфо-екологічні типи личинок бабок. Указані роботи, які могли б бути покладені в основу для створення єдиної екоморфологічної класифікації Odonata. В роботі запропоновано використовувати морфометричний метод як основний для виділення категорій екоморф личинок бабок. Пропонується враховувати екологічні (просторова ніша), етологічні (спосіб переміщення, поведінкові характеристики) і морфологічні (форма тіла, тип ротового апарату, будова органів чуттів і ніг) критерії. Досліджено 20 розмірних ознак для личинок 15 родів бабок Українських Карпат. З них виділено 17 індексів, які найточніше відображають взаємозв'язок личинки з навколишнім середовищем. На основі запропонованих методів уперше розроблено ієрархічну класифікацію екоморф личинок бабок, що населяють водойми Українських Карпат. Виділено 3 типи, 6 класів і 10 підкласів. 4 рис., 2 табл., 43 назв.

**Ключові слова:** екоморфа, бабки, личинки, Odonata, екоморфологічна класифікація, Українські Карпати.

Гуштан, Е. В. Экоморфологическая классификация личинок стрекоз (Insecta: Odonata) Украинских Карпат. *Изв. Харьк. энт. о-ва*. 2016. Т. XXIV, вып. 1. С. 5–21.

Проанализированы основные классификации, описывающие экологические и морфо-экологические типы личинок стрекоз. Указаны работы, которые могли бы послужить основой для создания единой экоморфологической классификации Odonata. В работе предложено использовать морфометрический метод как основной для выделения категорий экоморф личинок стрекоз. Предлагается учитывать экологические (пространственная ниша), этологические (тип передвижения, поведенческие характеристики) и морфологические (форма тела, тип ротового аппарата, строение органов чувств и ног) критерии. Исследовано 20 размерных признаков для личинок 15 родов стрекоз, населяющих водоёмы Украинских Карпат. Из них выделены 17 индексов, которые наиболее точно отображают связь личинки с окружающей средой. На основе предложенных методов впервые разработана иерархическая классификация экоморф личинок стрекоз, населяющих водоёмы Украинских Карпат. Выделено 3 типа, 6 классов и 10 подклассов. 4 рис., 2 табл., 43 назв.

**Ключевые слова:** экоморфа, стрекозы, личинки, Odonata, экоморфологическая классификация, Украинские Карпаты.

Hushtan, K. V. The ecomorphological classification of dragonflies larvae (Insecta: Odonata) of the Ukrainian Carpathians. *The Kharkov Entomol. Soc. Gaz.* 2016. Vol. XXIV, iss. 1. P. 5–21.

The main classifications of the ecological and morpho-ecological types of dragonflies' larvae have been analyzed. The papers that could be the basis for creation the unified ecomorphological classification of Odonata are analyzed. Morphological method is suggested as the main for selecting the categories for ecomorphs of dragonflies' larvae. It is suggested to take into account ecological (spatial niche), ethological (the type of movement, behavioral characteristics) and morphological (body shape, type of mouthparts, structure of sense organs and legs) criteria. Twenty dimensional features have been analyzed for larvae of 15 genera of water dragonflies from the Ukrainian Carpathians. Seventeen indicators have been selected, which exactly characterize relations of larvae with environment. On the base of suggested approach, hierarchical classification for dragonflies' larvae from the Ukrainian Carpathians has been developed. It includes 3 types, 6 classes, and 10 subclasses. 4 figs, 2 tabs, 43 refs.

**Keywords:** ecomorph, dragonflies, larvae, Odonata, ecomorphological classification, Ukrainian Carpathians.

---

**Введення.** Вопросы охраны окружающей среды и биоресурсного потенциала природных гидроэкосистем в течение последних десятилетий привлекли значительное внимание специалистов-гидробиологов. Даже незначительные изменения в гидробиоценозах отражаются на качественном и количественном составе таксономических групп макрозообентоса и его экоморфологической структуре. Именно экоморфы в любой экосистеме выступают в качестве необходимых звеньев конкретной пищевой цепи, тогда как виды или другие таксоны заполняют её в ходе сезонных и исторических изменений экосистемы и биотопа. Каждому биотопу соответствует свой, совершенно определённый спектр экоморф. Любые антропогенные изменения приводят к нарушению этой системы. Исследование экоморф позволяет понять способы взаимоотношений организма и внешней среды.

Под экоморфой, вслед за Ю. Г. Алеевым (Aleev, 1980), мы подразумеваем целостную систему взаимоотношений эколого-морфологических адаптаций, определяющую общую конструкцию тела организма в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях биотопа.

В общем, мы разделяем на несколько групп известные подходы к классификации экоморф, жизненных форм, экологических и трофических ниш, биогеоценотического распределения и экологических групп.

Первая попытка классификации личинок стрекоз по гидробиологическим параметрам их биотопов была предпринята К. Везенберг-Лундом (Wesenberg-Lund, 1913). Биотопическую приуроченность личинок стрекоз исследовали: А. Н. Бартенев для европейской части бывшего Советского Союза (Bartenev, 1930), А. Н. Попова для восточных областей Украины (Popova, 1953), В. В. Полищук в бассейнах рек Десна и Дунай (Polishchuk, 1964, 1974), А. И. Олигер в Донецкой области (Oliker, 1975), Л. А. Хрокало в Центральной и Восточной Украине (Khrokalo, 2001).

Более подробную классификацию личинок стрекоз предложили в 1948 году Е. Н. Павловский и С. Г. Лепнева (Pavlovskiy and Lepneva, 1948), выделив 3 морфологических типа личинок, при этом распределение было осуществлено на основе анализа морфологических особенностей видов и гидрологических особенностей водоёмов и стаций, которые они населяют. Подобный подход нашёл продолжение в работе Р. Р. Аскью (Askew, 1988).

Попытки систематизации данных об экологической приуроченности стрекоз прослеживаются в работе А. Н. Поповой (Popova, 1953). В ней автор рассмотрела приуроченность видов к конкретным гидрологическим параметрам водоёмов (солёность воды, скорость течения и т. д.), с указанием наиболее характерных водных объектов для каждого из родов и видов. Этот принцип распределения получил дальнейшее развитие в работе Б. Ф. Бельшева (Belyshev, 1963), в которой классификация осуществляется соответственно экологическим особенностям личинок стрекоз. На основе последней все виды разделяют на 4 группы: 1 — развивающиеся исключительно в проточных водоёмах, 2 — развивающиеся преимущественно в проточных водоёмах, 3 — развивающиеся преимущественно в непроточных водоёмах, 4 — развивающиеся исключительно в непроточных водоёмах.

В представленном распределении не были учтены морфологические особенности отряда, и указаны только типичные представители выделенных экосистем с присущими для них гидрологическими характеристиками. Экоморфа представляет собой комплекс реакций на условия внешней среды, а экологические группы отражают только один аспект «реакции» (Aleev, 1986).

Классификация Б. Е. Райкова основывается на системе отряда Odonata (Raykov and Rimskiy-Korsakov, 1956). При создании классификации не были учтены направления исторического развития отряда и экологической эволюции стрекоз. Распределение предложенных экологических типов на отдельные экоморфы при таком подходе невозможно, потому что новообразованные группы не соответствовали бы самому представлению об экоморфе как адаптивной реакции на весь комплекс условий среды (Aleev, 1986). Например, авторы цитируемой работы объединяют в один тип *Libellula* следующие роды: *Cordulia* Leach, 1815, *Leucorrhinia* Brittinger, 1850, *Epiptera* Burmeister, 1893, *Sympetrum* Newman, 1833 и *Libellula* Linnaeus, 1758. Личинки представителей первых четырёх родов ползают, имеют короткое брюшко и живут в непроточных водоёмах; последний род представлен роющими личинками с длинными и густыми щетинками, которые могут жить как в заиленных озёрах, так и в реках с быстрым течением, скрываясь под камнями. По такому же принципу построена классификация личинок стрекоз, предложенная Е. Б. Яковлевым и М. П. Лобковой (Yakovlev and Lobkova, 1989). Данная классификация не соответствует нашим представлениям об экоморфе, поскольку таксон может быть представлен различными экоморфами, а экоморфа может объединять несколько видов (или таксонов более высокого ранга), которые часто принадлежат к разным (не родственным) филогенетическим линиям. Таким образом, нет оснований сводить специфику экоморф к специфике вида или иного таксона филогенетической системы.

Ещё один способ деления основан на трофическом поведении личинок. Соответственно ему стрекозы относятся к следующим группам: альпинисты (Zygoptera, Aeshnidae), «растянутые» (Macromiidae, Corduliidae и Libellulidae) и роющие личинки (Cannings and Stuart, 1977; Westfall and May, 1996; Corbet, 1999; Corbet and May, 2008; Needham, Westfall and May, 2000).

Первую морфо-экологическую классификацию личинок стрекоз опубликовала Л. Н. Притыкина (Pritykina, 1965). В работе рассмотрено распространение стрекоз в различных типах водоёмов, приведено описание приспособлений видов отряда и выделены основные морфологические группы. Было предложено семь морфо-экологических типов личинок стрекоз.

Общий обзор состояния изученности проблематики экоморф у стрекоз показал, что на сегодняшний день не существует единой экоморфологической классификации Odonata, которая бы имела чёткую иерархическую структуру и отвечала представлениям об экоморфе как системе эколого-морфологических адаптаций организма к конкретным условиям среды. Несмотря на то, что морфо-экологическая классификация личинок стрекоз Л. Н. Притыкиной является наиболее подробной, она также имеет ряд недостатков. Основным из них является то, что при создании данной классификации основное внимание

сосредоточено на морфологическом строении, а экологическим аспектам не уделено должного внимания (Antoniuk, 2011).

Для территории Украинских Карпат зарегистрировано 49 видов стрекоз из 24 родов и 9 семейств (Gorb, Pavljuk and Spuris, 2000; Gorb and Pavlyuk, 1993; Matushkina and Khrokalo, 2002; Martynov and Martynov, 2010; Holuša, 2009; Mykitchak et al., 2014). Несмотря на относительно небольшое количество видов, ввиду значительного разнообразия водных объектов и абсолютных высот, на которых они расположены, фауна стрекоз региона имеет значительное разнообразие высших таксономических рангов (родов и семейств), что делает регион крайне удобным для проведения подобного рода исследований.

**Цель исследования** — установить экоморфологические критерии распределения личинок стрекоз между экоморфами и разработать иерархическую классификацию экоморф личинок стрекоз для территории Украинских Карпат.

**Материалы и методы.** Материалом для данной работы послужили результаты морфометрических промеров личинок и экзювиев стрекоз из собственной коллекции, а также коллекций Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (г. Киев). Исследованы морфометрические характеристики личинок стрекоз, распространённых на территории Украинских Карпат (преимущественно типичных представителей). Обследовано от 15 до 30 экз. личинок последних возрастов 15 видов из разных родов региональной фауны. В связи с тем, что межвидовые отличия пропорций тела в пределах рода зачастую незначительны, морфометрические параметры снимали только с одного вида каждого рода фауны Украинских Карпат, а именно с представителей *Cordulegaster* Leach, 1815, *Gomphus* Leach, 1815, *Brachytron* Evans, 1854, *Ophiogomphus* Selys, 1854, *Onychogomphus* Selys, 1854, *Anax* Leach, 1815, *Aeshna* Fabricius, 1775, *Coenagrion* Kirby, 1890, *Calopteryx* Leach, 1815, *Platycnemis* Charpentier, 1840, *Libellula* Linnaeus, 1758, *Epitheca* Burmeister, 1893, *Cordulia* Leach, 1815, *Sympetrum* Newman, 1833 и *Lestes* Leach, 1815. Исследованные представители перечисленных родов дают представления о разнообразии одонатофауны, но не исчерпывают весь её состав.

Промеры личинок проводили по 20 размерным признакам с использованием бинокляров МБС-9 и МБС-10 с окуляр-микрометром. При выборе материала для морфометрии предпочтение отдавали неповреждённым экземплярам. Данные собственных промеров дополнялись сведениями из литературы.

Статистическая обработка результатов выполнена с помощью компьютерной программы Statistica 8.0 for Windows 7.

Выделение категорий личинок экоморф проводили с использованием экологических (пространственные ниши, тип передвижения, поведенческие характеристики) и морфологических критериев (форма тела, тип ротового аппарата, строение органов чувств, ног).

В основу морфометрических исследований положены разработки И. Х. Шаровой (Sharova, 1981) для представителей семейства Sarabidae (Coleoptera). Ширину головы (*Lh*) — от переднего к заднему краю. Ширину тела (*Sb*) вычисляли как среднее арифметическое ширины головы, переднегруди, среднегруди, заднегруди и брюшка. Длина тела (*Lb*) — сумма длины головы, переднегруди, среднегруди, заднегруди и брюшка, измеренных по средней линии между границами их сочленения. Длину глаза (*Loc*) измеряли от переднего до заднего края. Высоту тела (*Hb*) измеряли в самом высоком месте груди. Общую длину ног (*Llg<sub>1</sub>*, *Llg<sub>2</sub>* и *Llg<sub>3</sub>*) определяли попарно как среднее арифметическое длины бедра + голени + лапки (с коготком) на границах их сочленения. Ширину бедра (*Sfm*) и голени (*Stb*) измеряли в самом широком месте. Впервые предложены следующие показатели: длина трахейных жабр (*Ltg*) — среднее арифметическое длин среднего и двух боковых жаберных лепестков; ширина трахейных жабр (*Stg*) — среднее арифметическое ширины среднего и двух боковых жаберных лепестков. Также рассчитывали показатель длины усика (*Lant*).

На основании методики И. Х. Шаровой (Sharova, 1974), адаптированной для морфометрического исследования личинок стрекоз, предложено 17 индексов пропорций тела и конечностей, при расчёте которых использовали линейные размеры 15–30 экз. каждого вида. При этом рассчитывали средние значения индексов (табл. 1):

$Sh/Lh$  — отношение ширины к длине головы;

$Sb/Lb$  — отношение среднего арифметического ширины тела к длине тела;

$Hb/Lb$  — отношение высоты тела к длине тела;

$Loc/\sqrt{Lb}$  — отношение длины глаза к корню квадратному длины тела;

$Llg_{(1+2+3)}/Sb Lb$  — отношение средней арифметической длины трёх пар ног (бедро + голень + лапка) во второй степени к произведению длины и ширины тела;

$Llg_1/Llg_3$  — отношение длины первой к длине третьей пары ног;

$Sfm_1/Lfm_1$  — отношение ширины к длине бедра первой пары ног;  
 $Stb_1/Ltb_1$  — отношение ширины к длине голени первой пары ног;  
 $Lh/Lb$  — отношение длины головы к длине тела;  
 $Lant/\sqrt{Lb}$  — отношение длины усика к корню квадратному длины тела.

Таблица 1. Морфометрическая характеристика личинок стрекоз Украинских Карпат

Виды	Индексы	Sh/ Lh	Sb/ Lb	Hb/ Lb	Loc/ $\sqrt{Lb}$	Llg <sup>(1+2+3)²</sup> / Sb·Lb	Llg <sub>1</sub> / Lg <sub>3</sub>	Sfm <sub>1</sub> / Lfm <sub>1</sub>	Stb <sub>1</sub> / Ltb <sub>1</sub>	Lh/ Lb	Lant/ $\sqrt{Lb}$
<i>Aeshna juncea</i> (Linnaeus, 1758)		0,71 ± 0,14	0,13 ± 0,03	0,17 ± 0,03	0,29 ± 0,06	1,17 ± 0,23	0,66 ± 0,13	0,20 ± 0,04	0,10 ± 0,02	0,12 ± 0,02	0,31 ± 0,06
<i>Anax parthenope</i> (Selys, 1839)		0,63 ± 0,13	0,12 ± 0,02	0,18 ± 0,04	0,28 ± 0,06	1,04 ± 0,21	0,67 ± 0,13	0,21 ± 0,04	0,11 ± 0,02	0,13 ± 0,03	0,19 ± 0,04
<i>Brachytron pretense</i> (Müller, 1764)		1,53 ± 0,39	0,15 ± 0,04	0,17 ± 0,04	0,16 ± 0,04	0,57 ± 0,15	0,76 ± 0,20	0,24 ± 0,06	0,12 ± 0,03	0,11 ± 0,03	—
<i>Calopteryx splendens</i> (Harris, 1782)		0,89 ± 0,16	0,13 ± 0,02	0,14 ± 0,03	0,15 ± 0,03	3,82 ± 0,70	0,69 ± 0,13	0,13 ± 0,02	0,07 ± 0,01	0,12 ± 0,02	0,71 ± 0,13
<i>Coenagrion puella</i> (Linnaeus, 1758)		0,82 ± 0,16	0,12 ± 0,02	0,11 ± 0,02	0,19 ± 0,04	1,72 ± 0,34	0,68 ± 0,14	0,21 ± 0,04	0,11 ± 0,02	0,12 ± 0,02	0,41 ± 0,08
<i>Cordulegaster bidentatus</i> (Selys, 1843)		0,85 ± 0,22	0,18 ± 0,05	0,23 ± 0,06	0,27 ± 0,07	0,88 ± 0,23	0,79 ± 0,20	0,31 ± 0,08	0,19 ± 0,05	0,17 ± 0,04	—
<i>Cordulia aenea</i> (Linnaeus, 1758)		1,41 ± 0,32	0,23 ± 0,05	0,25 ± 0,06	0,15 ± 0,03	3,48 ± 0,78	0,59 ± 0,13	0,13 ± 0,03	0,06 ± 0,01	0,17 ± 0,04	0,69 ± 0,15
<i>Epitheca bimaculata</i> (Charpentier, 1825)		1,37 ± 0,35	0,20 ± 0,05	0,20 ± 0,05	0,12 ± 0,03	2,42 ± 0,62	0,54 ± 0,14	0,15 ± 0,04	0,06 ± 0,02	0,13 ± 0,03	0,48 ± 0,12
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus, 1758)		1,08 ± 0,20	0,19 ± 0,03	0,17 ± 0,03	0,16 ± 0,03	0,89 ± 0,16	0,52 ± 0,10	0,44 ± 0,08	0,22 ± 0,04	0,16 ± 0,03	0,30 ± 0,05
<i>Lestes barbara</i> (Fabricius, 1798)		0,69 ± 0,13	0,10 ± 0,02	0,13 ± 0,02	0,21 ± 0,04	3,19 ± 0,58	0,58 ± 0,11	0,10 ± 0,02	0,08 ± 0,01	0,12 ± 0,02	0,51 ± 0,09
<i>Libellula quadrimaculata</i> (Linnaeus, 1758)		0,58 ± 0,15	0,23 ± 0,02	0,24 ± 0,06	0,17 ± 0,04	1,21 ± 0,47	0,56 ± 0,15	0,31 ± 0,08	0,22 ± 0,06	0,21 ± 0,05	0,33 ± 0,09
<i>Ophigomphys cecilia</i> (Fourcroy, 1785)		0,81 ± 0,18	0,23 ± 0,19	0,25 ± 0,06	0,19 ± 0,04	1,39 ± 0,35	0,68 ± 0,15	0,23 ± 0,05	0,12 ± 0,03	0,20 ± 0,04	0,51 ± 0,12
<i>Onychogomphus forcipatus</i> (Linnaeus, 1758)		1,53 ± 0,4	0,22 ± 0,06	0,22 ± 0,06	0,15 ± 0,04	0,71 ± 0,18	0,60 ± 0,15	0,38 ± 0,10	0,20 ± 0,05	0,15 ± 0,04	0,25 ± 0,07
<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)		0,99 ± 0,20	0,16 ± 0,03	0,19 ± 0,04	0,19 ± 0,04	3,17 ± 0,63	0,66 ± 0,13	0,16 ± 0,03	0,10 ± 0,02	0,14 ± 0,03	0,49 ± 0,10
<i>Sympetrum flaveolum</i> (Linnaeus, 1758)		0,75 ± 0,14	0,18 ± 0,03	0,23 ± 0,04	0,23 ± 0,04	2,09 ± 0,38	0,60 ± 0,11	0,17 ± 0,03	0,10 ± 0,02	0,20 ± 0,04	0,34 ± 0,06

Примечания: «—» — показатель не определяли; □ — наименьшее значение; ■ — наибольшее значение.

Впервые нами предложены следующие индексы пропорциональности тела и органов чувств (табл. 2):

$Lprtr/Lb$  — отношение длины переднегруди к длине тела;

$Lmstr+mtt/Lb$  — отношение суммы длины среднегруди и заднегруди к длине тела;

$Lab/Lb$  — отношение длины брюшка к длине тела;

$Sprtr/Lprt$  — отношение ширины к длине переднегруди;

$Smstr+mtt/Lmstr+mtt$  — отношение среднего арифметического ширины к сумме длин среднегруди и заднегруди;

$Sab/Lab$  — отношение ширины к длине брюшка;

$Stg/Ltg$  — отношение ширины к длине трахейных жабр (измеряли только для представителей подотряда Zygoptera).

**Таблица 2. Морфометрическая характеристика личинок стрекоз Украинских Карпат**

Индексы Виды	Lprtr/ Lb	Lmstr+mtt/ Lb	Lab/ Lb	Sprtr/ Lprtr	Smstr+mtt/ Lmstr+mtt	Sab/ Lab	Stg/ Ltg
<i>Aeshna juncea</i> (Linnaeus, 1758)	0,05 ± 0,01	0,02 ± 0	0,80 ± 0,16	2,67 ± 0,53	6,57 ± 1,31	0,26 ± 0,05	–
<i>Anax parthenope</i> (Selys, 1839)	0,06 ± 0,01	0,03 ± 0,01	0,78 ± 0,16	2,22 ± 0,44	5,11 ± 1,02	0,27 ± 0,05	–
<i>Brachytron pretense</i> (Müller, 1764)	0,06 ± 0,01	0,16 ± 0,04	0,67 ± 0,17	2,33 ± 0,60	0,94 ± 0,24	0,25 ± 0,06	–
<i>Calopteryx splendens</i> (Harris, 1782)	0,08 ± 0,01	0,06 ± 0,01	0,74 ± 0,14	1,67 ± 0,31	2,52 ± 0,46	0,16 ± 0,03	–
<i>Coenagrion puella</i> (Linnaeus, 1758)	0,07 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,76 ± 0,15	1,67 ± 0,33	3,20 ± 0,64	0,16 ± 0,03	0,27 ± 0,05
<i>Cordulegaster bidentatus</i> (Selys, 1843)	0,08 ± 0,02	0,03 ± 0,01	0,72 ± 0,18	2,78 ± 0,72	5,32 ± 1,37	0,41 ± 0,11	–
<i>Cordulia aenea</i> (Linnaeus, 1758)	0,08 ± 0,02	0,17 ± 0,04	0,65 ± 0,14	2,45 ± 0,55	1,68 ± 0,38	0,58 ± 0,13	–
<i>Epithea bimaculata</i> (Charpentier, 1825)	0,05 ± 0,01	0,22 ± 0,06	0,60 ± 0,16	3,82 ± 0,99	1,11 ± 0,29	0,60 ± 0,16	–
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus, 1758)	0,09 ± 0,02	0,16 ± 0,03	0,60 ± 0,11	2,04 ± 0,37	1,30 ± 0,24	0,56 ± 0,10	–
<i>Lestes barbara</i> (Fabricius, 1798)	0,06 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,78 ± 0,14	1,81 ± 0,33	2,34 ± 0,43	0,15 ± 0,03	0,20 ± 0,04
<i>Libellula quadrimaculata</i> (Linnaeus, 1758)	0,10 ± 0,02	0,05 ± 0,01	0,64 ± 0,17	2,60 ± 0,67	6,28 ± 1,62	0,60 ± 0,15	–
<i>Ophigomphus cecilia</i> (Fourcroy, 1785)	0,08 ± 0,02	0,13 ± 0,03	0,69 ± 0,15	3,09 ± 0,69	7,68 ± 1,72	0,57 ± 0,13	–
<i>Onychogomphus forcipatus</i> (Linnaeus, 1758)	0,08 ± 0,02	0,10 ± 0,03	0,67 ± 0,17	2,23 ± 0,58	2,44 ± 0,63	0,51 ± 0,13	–
<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)	0,11 ± 0,02	0,06 ± 0,01	0,70 ± 0,14	1,50 ± 0,30	3,29 ± 0,66	0,22 ± 0,04	0,14 ± 0,03
<i>Sympetrum flaveolum</i> (Linnaeus, 1758)	0,08 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,68 ± 0,12	2,21 ± 0,40	5,13 ± 0,94	0,52 ± 0,10	–

**Примечания:** «←» — показатель не определяли; □ — наименьшее значение; ■ — наибольшее значение.

Индексы стабильнее, чем абсолютные размеры, и потому объективно характеризуют габитус личинки. В этом случае можно определить возможную амплитуду адаптивной изменчивости признаков (Hushtan, 2016).

**Результаты и обсуждение.** На основании полученных результатов предложена иерархическая классификация экоморф личинок стрекоз. Высшие категории экоморфы (типы) выделены на основании гидрологических предпочтений, обуславливающих общую габитуальную конструкцию тела. Низшие категории (классы и подклассы) выделены на основании морфологических (более конкретные черты габитуса, типы конечностей, трофическая специализация, строение ротовых органов и органов чувств) адаптаций к конкретным экологическим условиям микростадий биотопа. Более мелкие категории в пределах классификации не выделяли.

При образовании названий экоморф личинок стрекоз использованы общие подходы, предложенные Ю. Г. Алеевым (Aleev, 1986). Названия типов образованы как производные от основных гидрологических предпочтений и привязанности к типу субстрата, которые определяют общие характерные особенности габитуса. Сложные названия классов и подклассов образованы путём добавления к соответствующему названию типа признаков, указывающих на важные гидрологические предпочтения, привязанность к типу субстрата, экологические и/или морфологические особенности конкретных экоморф.

В настоящей работе предлагается следующая классификация экоморф личинок стрекоз для территории Украинских Карпат.

## ТИП I. РЕОФИЛЫ

### Класс 1. Зарывающиеся

*Подкласс 1. Псаммо-калькулобионты*

*Подкласс 2. Псаммо-аргилобионты*

### Класс 2. Скрытноживущие

*Подкласс 1. Детрито-фитобионты*

*Подкласс 2. Псаммо-пилобионты*

*Подкласс 3. Псаммо-литобионты*

## ТИП II. РЕО-СТАГНОФИЛЫ

### Класс Подвижные

*Подкласс 1. Фито-сапробионты*

*Подкласс 2. Фито-аргилобионты*

## ТИП III. СТАГНОФИЛЫ

### Класс 1. Плавающие

*Подкласс Фитобионты*

### Класс 2. Роющие

*Подкласс Фито-криптобионты*

### Класс 3. Ползающие

*Подкласс Фито-пилобионты*

## ТИП I. РЕОФИЛЫ

К типу реофильных личинок в Украинских Карпатах мы относим обитателей преимущественно проточных водоёмов с разными типами донного субстрата — представителей родов *Cordulegaster* Leach, 1815, *Gomphus* Leach, 1815, *Brachytron* Evans, 1854, *Ophiogomphus* Selys, 1854, *Onychogomphus* Selys, 1854.

### Класс 1. Зарывающиеся

К данному классу относятся личинки, которые ведут придонный способ жизни, зарывшись в субстрат. Предпочитают глинистый, песчаный или галечниковый донный субстрат. Относим следующие роды: *Cordulegaster* Leach, 1815 и *Gomphus* Leach, 1815. Личинки этого типа имеют продолговатое, массивное тело, которое покрыто волосообразными хетами. Ноги крепкие. Брюшко массивное, покрытое щетинками.

#### *Подкласс 1. Псаммо-калькулобионты*

Личинки представителей данного подкласса живут на песчаных и галечниковых субстратах.

**Морфологическая характеристика.** Личинка с крепким удлинённым телом, покрытым волосообразными хетами. Голова короткая, широкая. Маска в состоянии покоя достигает основания средней пары ног. Подбородочные и боковые щетинки имеются в небольшом количестве. Ноги крепкие, толстые, несколько уплощённые, покрытые волосообразными хетами разной длины, шиповатые. Задние ноги не достигают конца брюшка. Грудные дыхальца чёткие, большие. Брюшко массивное, удлинённое, очень выпуклое, покрытое щетинками разной длины (рис. 4а) (Porova, 1953).

**Морфометрическая характеристика.** Исследован один представитель подкласса — *Cordulegaster bidentata* Selys, 1843 (табл. 1, 2). Личинки зарывающиеся, поэтому имеют удлинённое массивное брюшко ( $Sb/Lb$  — 0,16–0,21,  $Lab/Lb$  — 0,71–0,71). Голова сравнительно короткая и широкая (рис. 1а). Значение коэффициента  $Sh/Lh$  — от 0,80 до 0,90. Личинки ведут придонный образ жизни, ползают по поверхности дна или зарываются в него глубоко, поэтому органы чувств развиты слабо: глаза маленькие (0,25–0,29), антенны короткие и тонкие. В связи с таким образом жизни отмечены изменения и в строении конечностей. Ноги роющего типа. Бедра и голени выражено уплощённые ( $Sfm_1/Lfm_1$  — 0,28–0,35;  $Stb_1/Ltb_1$  — 0,19–0,20). Показатель соотношения длины 1-й и 3-й пар ног (0,72–0,85) имеет наибольшее значение среди всех обследованных видов, это свидетельствует об увеличении длины первой пары относительно длины третьей пары ног в результате перехода к жизни в быстром течении (табл. 1).

**Экология.** Встречается преимущественно в неглубоких небольших речках и ручьях (крутые и обрывистые каньоны, карстовые родники и даже скальные ванны с просачивающейся водой) с быстрым и умеренным течением (Dijkstra, 2006). В Украинских Карпатах поднимается до 1700 м н. у. м. Как уже отмечалось, тело личинки сплющено для лучшего расположения на илистых и песчаных субстратах. Способны к маскировке благодаря покровам тела, соответствующему цвету и щетинкам, на которых

накапливается ил. Способность личинки закапываться в донный субстрат позволяет ей избежать сноса течением, а также способствует пространственному распределению личинок разных возрастов и снижению вероятности каннибализма со стороны личинок старших возрастов. Вид проявляет довольно высокую пластичность в отношении мест обитания личинок. Вид может развиваться как в мелких пересыхающих с незначительной площадью зеркала, так и в заболоченных родниках, ручьях и небольших горных реках со скоростью течения до 1,5 м/с. Крупные реки со стремительным течением, берега и дно которых сложены из валунов и гальки, мало пригодны для развития личинок (Martynov and Martynov, 2010).

Исследование близкородственного *C. boltonii* (Donovan, 1807) показало прямую зависимость между возрастом личинок и размером частичек донных отложений на участках, где они обитают. По мере роста личинок возрастает их способность закапываться в отложения, состоящие из более крупных частиц (Corbet, 1999).

Для фауны Украинских Карпат характерен вид *Cordulegaster bidentata* Selys, 1843, который встречается исключительно в горных и предгорных районах. Для других регионов Украины приведены ещё два вида из этого рода — *C. boltonii* (Donovan, 1807) (Matushkina, Khrokalo, 2002) и *C. heros* Theischinger, 1979 (Bernard and Daraž, 2015).

### **Подкласс 2. Псаммо-аргилобионты**

Личинки включённых форм живут на песчаных и глинистых субстратах.

Морфологическая характеристика. Личинки с продолговатым плоским массивным телом, поверхность которого покрыта волосообразными хетами. Голова довольно плоская, сердцевидная, антенны сильно опушены (рис. 1b). Маска в состоянии покоя достигает основания передних ног. Ноги крепкие, сплюснутые. Задние ноги широко расставлены у основания; бедра и голени слабо изогнуты вперёд; передние и средние голени у дистального конца с большими копательными зубцами. Брюшко широкое, густо и равномерно покрыто волосообразными хетами, включая всю заднюю часть (Skvortsov, 2010).

Морфометрическая характеристика. Было детально исследовано внешнее строение вида *Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus, 1758). Значение коэффициента относительной ширины головы — 0,89–1,24; на ней размещены довольно большие глаза ( $Loc/\sqrt{L_b}$  — 0,16) и небольшие антенны ( $Lant/L_b$  — 0,30). Ширина переднегруди превышает её длину ( $Sprtr/Lprtr$  — 2,04) (рис. 2b). Среднегрудь и заднегрудь короткие и широкие ( $Smstr+mtt/Lmstr+mtt$  — 1,30), и это наименьшее значение данных индексов среди всех морфометрически исследованных нами видов (табл. 2). Приспособления к закапыванию в субстрат проявляются в уменьшении высоты тела (0,14–0,20) и длины ног (0,72–1,17). Кроме того, увеличиваются индексы относительной ширины бедра (0,33–0,71) и голени (0,14–0,30) — наибольшие значения среди всех исследованных видов стрекоз (табл. 1). Личинка полностью закапывается в донный субстрат с помощью передних ног.

Экология. Личинки живут в литоральной зоне проточных водоёмов, в прибрежной зоне с редкими зарослями водных растений на незначительных глубинах (до 1–1,5 м). Поджидая добычу, личинки лежат, зарывшись в песок или ил, высовывая только антенны и постоянно поднятую вверх анальную пирамиду, или медленно шевелятся в грунте, передвигаясь при помощи ног на новое место (Porova, 1953). Личинки предпочитают глинистый и песчаный субстраты. Личинки вида могут переносить даже пересыхание водоёма. В Украинских Карпатах подкласс представлен родом *Gomphus* Leach, 1815 и одним видом — *G. vulgatissimus* (Linnaeus, 1758) (Gorb, Pavljuk and Spuris, 2000).

### **Класс 2. Скрытноживущие**

К этому классу относятся личинки, которые используют субстрат для укрывания от сноса течением, а также для маскировки. Предпочитают песчано-илистый и каменисто-гравийный донные субстраты (*Ophiogomphus* Selys, 1854, *Onychogomphus* Selys, 1854). Обитатели водоёмов, в которых имеется большое количество отмерших частей или зарослей растений (*Brachytron* Evans, 1854). Голова небольшого размера. Глаза маленькие, функцию органа чувств исполняют антенны. Ноги короткие, крепкие.

#### **Подкласс 1. Детрито-фитобионты**

Личинки живут среди отмерших частей растений или среди густых зарослей.

Морфологическая характеристика. Тело длинное, узкое, несколько сжатое у основания груди. Голова довольно маленькая, глаза небольшие, шарообразные, выпуклые. Маска в состоянии покоя достигает места прикрепления средней пары ног. Брюшко длинное, тонкое. Ноги короткие, крепкие (Porova, 1953).

Морфометрическая характеристика. Относительно длины тела голова очень короткая ( $Lh/L_b$  — 0,10–0,12 — наименьшее значение), и очень широкая (1,31–1,85 — наибольший показатель среди всех исследованных видов стрекоз) (табл. 1). Переднегрудь небольшая (0,15–0,18), брюшко тонкое (0,24–

0,26) (рис. 4с). Следует особо выделить индекс длины третьей пары конечностей (которые играют роль дополнительной опоры), значение которого составляет от 0,70 до 0,88. Бёдра широкие, приспособленные к быстрому перемещению по илистому субстрату ( $Sfm/Lfm = 0,17-0,29$ ), голени относительно тонкие (0,09–0,15) (рис. 3с). Э. Джакомини и П. Де Марко (Giacomini and DeMarco, 2008) указывали на то, что в группе видов, живущих на донном субстрате, увеличение ширины бедра служит для усиления тактильного контакта.

**Экология.** Личинки населяют водоёмы с очень слабым или средним течением. Встречаются также в старицах, каналах, заливах и местах разлива рек, где живут среди отмерших частей растений или среди густых зарослей (Askew, 1988). Вид выдерживает умеренную солёность водоёмов. Были даже находки в прибрежной зоне Балтийского моря, что обусловлено низкой солёностью последнего (Boudot, 2014). Встречаются иногда в водоёмах с кислой средой. Солнечные места в лесных районах являются предпочтительными для личинок. Вид способен развиваться как в равнинных, так и горных водоёмах (на высотах до 1100 м н. у. м.) (Aguilar and Dommanget, 1998). К подклассу относится род *Brachytron*, представленный в фауне Украины единственным видом *B. pratense* (Müller, 1764) (Gorb, Pavljuk and Spuris, 2000).

### **Подкласс 2. Псаммо-пилобионты**

Личинки живут на песчано-илистых субстратах.

**Морфологическая характеристика.** Голова маленькая; глаза небольшие, слабо выступающие в стороны. Третий членик антенн длинный, у основания узкий, к вершине постепенно расширяющийся, сильно опушён. Передний край средней лопасти маски сильно выпуклый. Переднегрудь большая, выпуклая и широкая, с прямым задним краем, округлая по бокам (рис. 2d). Средне- и заднегрудь тоже выпуклые. Ноги вооружены щетинками; голени передней и средней пар ног у дистального конца с большими копательными тупо закруглёнными зубцами (Porova, 1953). Брюшко овальное, с дорсальной стороны выпуклое, широкое. Ширина 10-го сегмента значительно превышает его ширину, начиная от 7-го сегмента, брюшко суживается постепенно к дистальному концу; дорсальные шипы находятся на 2–9-м сегментах. На 4–9-м сегментах они большие, широкие, сильно выдаются вперёд (Belyshev, 1963).

**Морфометрическая характеристика.** При переходе к жизни в быстрых потоках увеличивается значение коэффициента ширины тела (0,58–0,79), а также ширина среднегрудки и заднегрудки ( $S_{mstr}+mtl/L_{mstr}+mit = 7,0-8,0$ ). Это значение является наибольшим среди всех исследованных карпатских видов стрекоз (табл. 2). Индекс длины первой пары ног — 0,63–0,73, ширины бедра — 0,20–0,28 (рис. 3d). Ноги короткие, что, очевидно, увеличивает контакт тела с субстратом и предотвращает снос личинок потоком воды ( $Ll_{g1}/Ll_{g3} = 0,38-0,64$ ). Личинки ведут скрытый образ жизни, в связи с чем уменьшаются размеры глаз (0,16–0,23); главным органом чувств являются антенны (0,59–0,95).

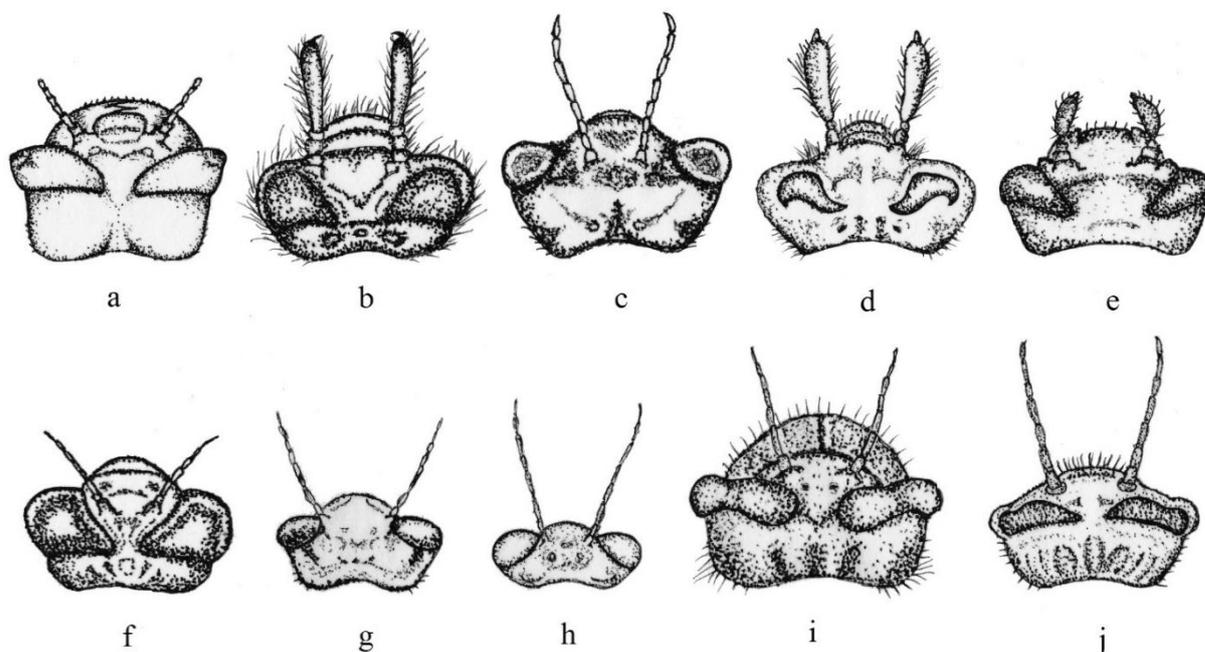
**Экология.** Личинки встречаются преимущественно в реках с чистой и проточной водой на участках с относительно быстрым течением. Обитают на субстратах, для которых характерно преобладание песчано-илистых фракций. Личинки обычно прячутся в углублениях дна или под камнями, где происходит обратная циркуляция воды, которая препятствует вымыванию личинок сильным течением. Чувствительны к колебаниям содержания растворенного в воде кислорода (Porova, 1953). Исследовали морфометрические характеристики вида — *Ophiogomphus cecilia* (Fourcroy, 1785) (Matushkina and Khrokalo, 2002).

### **Подкласс 3. Псаммо-литобионты**

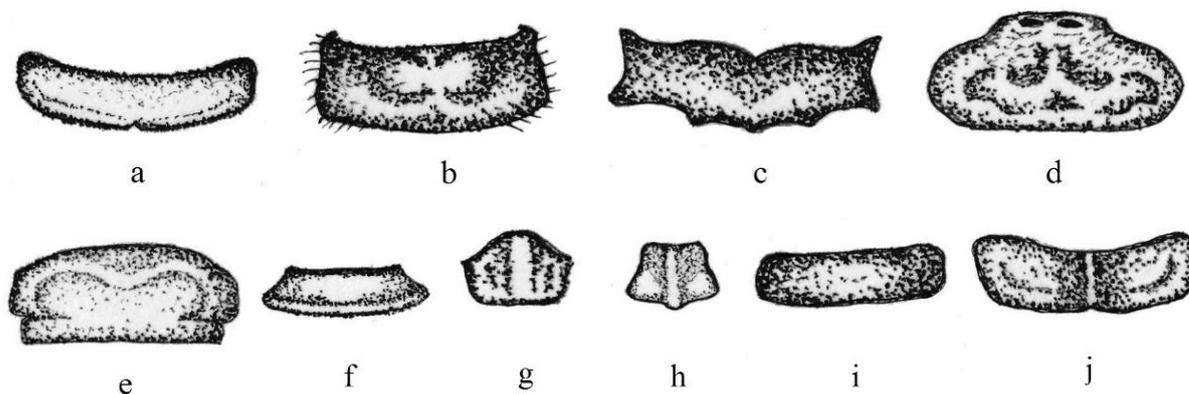
Личинки живут на каменистом и гравийном дне.

**Морфологическая характеристика.** Личинки по внешнему виду и окраске похожи на представителей рода *Ophiogomphus* Selys, 1854, но короче их, отличаются маленькими и низкими дорсальными шипами и наличием латеральных шипов. Третий членик антенн длинный, сильно выпуклый с наружной стороны. Маска большая, широкая, несколько удлинённая, у основания слабо суженная; передний край лопасти маски сильно выпуклый, несёт ряд маленьких притупленных зубчиков; внешний край боковой лопасти слабо выпуклый. Ноги короткие, сильно опушённые; бедра последней пары не достигают конца 4-го сегмента, голени с небольшими тупыми копательными шипами на дистальном конце; задняя пара ног широко расставлена у основания. Брюшко, начиная с 7-го сегмента, постепенно суживается к дистальному концу (Porova, 1953).

**Морфометрическая характеристика.** В связи с жизнью в условиях умеренного и быстрого течения, у видов, составляющих подкласс, отмечены изменения в строении головы и конечностей. Голова и тело, широкие и уплощённые, значения индексов  $Sh/Lh = 1,44-1,63$  и  $Sb/Lb = 0,20-0,25$  соответственно. Глаза маленькие ( $Loc/\sqrt{Lb} = 0,11-0,19$  и  $Lant/\sqrt{Lb} = 0,16-0,31$ ). Ноги короткие ( $Ll_{g(1+2+3)}/Sb-Lb = 0,54-0,88$ ), бедра сплюснутые дорзо-вентрально, и широкие (0,32–0,45), ширина голени колеблется от 0,18 до 0,33 (табл. 1).



**Рис. 1. Внешний вид экоморф личинок стрекоз (голова) (ориг.):** а — Подкласс Псаммо-калькулобионты (*Cordulegaster bidentata* Selys, 1843); б — Подкласс Псаммо-аргилобионты (*Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus, 1758)); в — Подкласс Детрито-фитобионты (*Brachytron pratense* (Müller, 1764)); д — Подкласс Псаммо-пилобионты (*Ophiogomphus cecilia* (Fourcroy, 1785)); е — Подкласс Псаммо-литобионты (*Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758)); ф — Подкласс Фито-сапробионты (*Aeshna juncea* (Linnaeus, 1785)); г — Подкласс Фито-аргилобионты (*Calopteryx splendens* (Harris, 1782)); г — Подкласс Фитобионты (*Lestes barbara* (Fabricius, 1793)); и — Подкласс Фито-криптобионты (*Libellula quadimaculata* (Linnaeus, 1758)); ж — Подкласс Фито-пилобионты (*Cordulia aenea* (Linnaeus, 1758)).



**Рис. 2. Внешний вид экоморф личинок стрекоз (переднегрудь) (ориг.):** а — Подкласс Псаммо-калькулобионты (*Cordulegaster bidentata* Selys, 1843); б — Подкласс Псаммо-аргилобионты (*Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus, 1758)); в — Подкласс Детрито-фитобионты (*Brachytron pratense* (Müller, 1764)); д — Подкласс Псаммо-пилобионты (*Ophiogomphus cecilia* (Fourcroy, 1785)); е — Подкласс Псаммо-литобионты (*Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758)); ф — Подкласс Фито-сапробионты (*Aeshna juncea* (Linnaeus, 1785)); г — Подкласс Фито-аргилобионты (*Calopteryx splendens* (Harris, 1782)); г — Подкласс Фитобионты (*Lestes barbara* (Fabricius, 1793)); и — Подкласс Фито-криптобионты (*Libellula quadimaculata* (Linnaeus, 1758)); ж — Подкласс Фито-пилобионты (*Cordulia aenea* (Linnaeus, 1758)).

Экология. Личинки предпочитают различные типы проточных водоёмов (реки, ручьи), часто с каменистым дном, а также чистые озёра с подводным течением и гравийным дном (Skvortsov, 2010). В Украинских Карпатах подкласс представлен одним родом *Onychogomphus* Selys, 1854 и одним видом *O. forcipatus* (Linnaeus, 1758) (Gorb, Pavljuk and Spuris, 2000).

## ТИП II. РЕО-СТАГНОФИЛЫ

К типу рео-стагнофильных личинок в Украинских Карпатах мы относим роды *Anax* Leach, 1815, *Aeshna* Fabricius, 1775, *Coenagrion* Kirby, 1890, *Calopteryx* Leach, 1815, *Platycnemis* Charpentier, 1840. Это обитатели преимущественно проточных водоёмов, которые могут встречаться и в малопроточных.

### Класс Подвижные

Представители класса — типичные фитофилы, жизнь которых непосредственно связана с водной растительностью (под- и надводной, а также отмершими её частями). Личинки характеризуются значительной длиной конечностей и высотой тела.

#### Подкласс 1. Фито-сапробионты

Личинки представителей подкласса живут на водных растениях и растительном мусоре.

Морфологическая характеристика. Тело удлинённое, длина в 4–6 раз превосходит ширину, массивное, гладкое. Голова широкая, приплюснутая. Глаза большие, выпуклые, антенны короткие, тонкие, первые два членика вздутые, следующие — цилиндрические. Маска в состоянии покоя достигает основания средней пары ног или немного заходит за него (*Anax* Leach, 1815). Передний край средней лопасти маски выпуклый, посередине раздвоенный, обрамлённый короткими щетинками; подбородочные щетинки отсутствуют (*Aeshna* Fabricius, 1775). Боковые лопасти маски широкие, большие; конечные крючки острые, клювообразные (*Anax* Leach, 1815). Переднегрудь маленькая; ноги тонкие, короткие, задняя пара не достигает конца брюшка. Бедра и голени практически равной длины. Брюшко удлинённое, сильновыпуклое с дорсальной стороны, гладкое; дорсальные шипы отсутствуют (Porova, 1953).

Морфометрическая характеристика. Обследовано два вида, которые принадлежат этому подклассу: *Aeshna juncea* (Linnaeus, 1785) и *Anax parthenope* (Selys, 1839) (табл. 1, 2). Личинки подкласса имеют очень длинное брюшко ( $Lab/Lb$  — 0,74–0,82). При плавании личинки с силой выбрасывают из прямой кишки струю воды, благодаря чему тело продвигается вперёд. Обтекаемая форма гладкого продолговатого тела способствует такому способу передвижения. Ноги ходильного типа. С переходом к жизни на поверхности субстрата и в толще воды, возрастает относительная длина ног. У личинок, которые живут в густых скоплениях водных растений, бёдра узкие (0,15–0,30), голени неширокие, удлинённые (0,08–0,14) (рис. 3г). Антенны короткие и тонкие ( $Lant/\sqrt{Lb}$  — 0,10–0,32). Ведущим органом чувств у личинок этого подкласса выступают, несомненно, глаза, с помощью которых они находят добычу. Значение индекса размеров глаз является самым большим среди всех придонных личинок.

Экология. Личинки преобладают в стоячих водоёмах (пруды, старицы, заливы рек, болота и озёра), богатых водной растительностью, значительно реже встречаются в слаботекущих водоёмах с богатой водной растительностью, а также в различных видах болот и луж, преимущественно с открытой водной поверхностью. Личинки *Anax* Leach, 1815 предпочитают заросли с обилием элодеи, лилии, камыша (Samways, 2008). Здесь они активно плавают или ползают по водным растениям и растительному мусору на дне, иногда останавливаясь, чтобы подкараулить жертву. Личинка плавает благодаря способности к «реактивному движению». Благодаря своей способности к быстрому активному движению, личинки этого типа питаются подвижными животными (Pavlovskiy and Lepneva, 1948). В Украинских Карпатах представители выделенной экоморфы встречаются на высотах до 1750 м н. у. м. (Martynov and Martynov, 2008; Mykitchak et al., 2014).

На территории Украины зафиксировано три вида из рода *Anax* Leach, 1815: измерения проводили для *A. parthenope* (Selys, 1839). Род *Aeshna* (Linnaeus, 1785) в пределах Украины представлен 8 видами, морфометрически исследован вид *Ae. juncea* (Linnaeus, 1785) (Oliger, 1985; Gorb, Pavljuk and Spuris, 2000).

#### Подкласс 2. Фито-аргилобионты

Личинки живут на водных растениях, растущих преимущественно на глинистом субстрате.

Морфологическая характеристика. Тело удлинённое, тонкое, гладкое. Голова широкая, глаза большие (*Coenagrion* Kirby, 1890, *Platycnemis* Charpentier, 1840) или умеренных размеров (*Calopteryx* Leach, 1815). Маска плоская, удлинённая. Антенны 6- или 7-члениковые. Переднегрудь большая, относительно широкая. Ноги длинные, тонкие, часто покрыты шипиками. Задняя пара ног в развёрнутом состоянии достигает конца 10-го сегмента брюшка; бедра немного короче голеней, коготки короткие,

острые, изогнутые. Брюшко цилиндрическое, удлинённое, обычно постепенно суживающееся к дистальному концу. Хвостовые жаберные пластинки достаточно длинные и прочные (Popova, 1953).

**Морфометрическая характеристика.** Личинка стройная ( $Sb/Lb = 0,12-0,16$ ;  $Hb/Lb = 0,11-0,19$ ). Голова широкая ( $Sh/Lh = 0,82-0,99$ ) (рис. 7h). Среди трёх исследованных нами представителей подкласса высота и ширина тела и головы возрастает в ряду *Coenagrion* → *Platycnemis* → *Calopteryx* (0,16, 0,19 и 0,99 соответственно). Это, скорее всего, объясняется тем, что личинки последнего рода наиболее реофильны среди представителей подкласса. Хорошо развитые органы чувств: глаза ( $Loc/\sqrt{L_b} = 0,14-0,24$ ) у *Coenagrion* и *Platycnemis*, а у *Calopteryx* — антенны (0,48–0,85 — наибольшее значение среди исследованных видов) (рис. 2h). Крепкие и длинные ноги помогают личинкам удерживаться на субстрате в условиях течения ( $Llg_1/Llg_3 = 0,66-0,69$ ). Морфометрические исследованы виды *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758), *Calopteryx splendens* (Harris, 1782) и *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771).

**Экология.** Личинки — типичные фитофилы, жизнь которых непосредственно связана с богатой водной растительностью (как поднимающейся над водой, так и погруженной). Личинки часами сидят неподвижно на стеблях водных растений или на растительном мусоре на дне водоёма. Передвигаются личинки или медленно шагая по дну и водным растениям, или плавая как все *Zygoptera*, но хуже, чем *Lestidae*. Личинки медленно подкрадываются к добыче, вытянув вперёд антенны, ощупывают ими добычу и выбрасывают маску (Pritykina, 1965).

Подкласс главным образом объединяет виды, которые характеризуются заметной экологической пластичностью, поэтому их можно встретить в различных водоёмах, как проточных (разливы больших рек, спокойные воды рек и ручьев, оросительные каналы, канавы и т. д.), так и непроточных (озёра, пруды).

Представители родов *Calopteryx* и *Platycnemis* являются типичными реофилами, хотя последний род в небольшом количестве может встречаться в проточных прудах и озёрах (Khrokalo, 2005). Личинки предпочитают более спокойные проточные затенённые, мелководные водоёмы, богатые водной растительностью. Встречаются и в водоёмах с мутной водой, несущей много взвешенных частиц, преимущественно с глинистой, покрытой слоем ила почвой, на глубине 0,2–1,0 м. В связи с обитанием в проточной воде, личинки имеют плотные и узкие жаберные листочки. Благодаря специфическому строению жаберные листочки не повреждаются при движении воды (Popova, 1953). Личинки рода *Coenagrion* встречаются в медленнотекущих водоёмах, но предпочитают стоячие водоёмы с глинистым дном, избегая рек с сильным течением. Держаться на глубине 0,1–1,0 м. Основным критерий пригодности водоёма для этой экоморфы — это большое количество растений и наличие преимущественно глинистого дна, покрытого слоем ила.

Особенностью таких видов как *C. splendens* и *P. pennipes* следует считать их высокую «терпимость» к химическому, биологическому и механическому загрязнению. Перечисленные виды могут массово развиваться в шахтных и канализационных стоках (Martynov, 2009).

К этому подклассу относим род *Platycnemis* с единственным видом, который зарегистрирован для территории Украины — *Platycnemis pennipes* (Matushkina, Khrokalo, 2002), а также роды *Calopteryx* (3 вида) и *Coenagrion* (7 видов) (Gorb, Pavljuk and Spuris, 2000).

### ТИП III. СТАГНОФИЛЫ

К типу стагнофильных личинок в пределах Украинских Карпат мы относим роды *Libellula* Linnaeus, 1758, *Epitheca* Burmeister, 1893, *Cordulia* Leach, 1815, *Sympetrum* Newman, 1833 и *Lestes* Leach, 1815. Это обитатели преимущественно непроточных водоёмов.

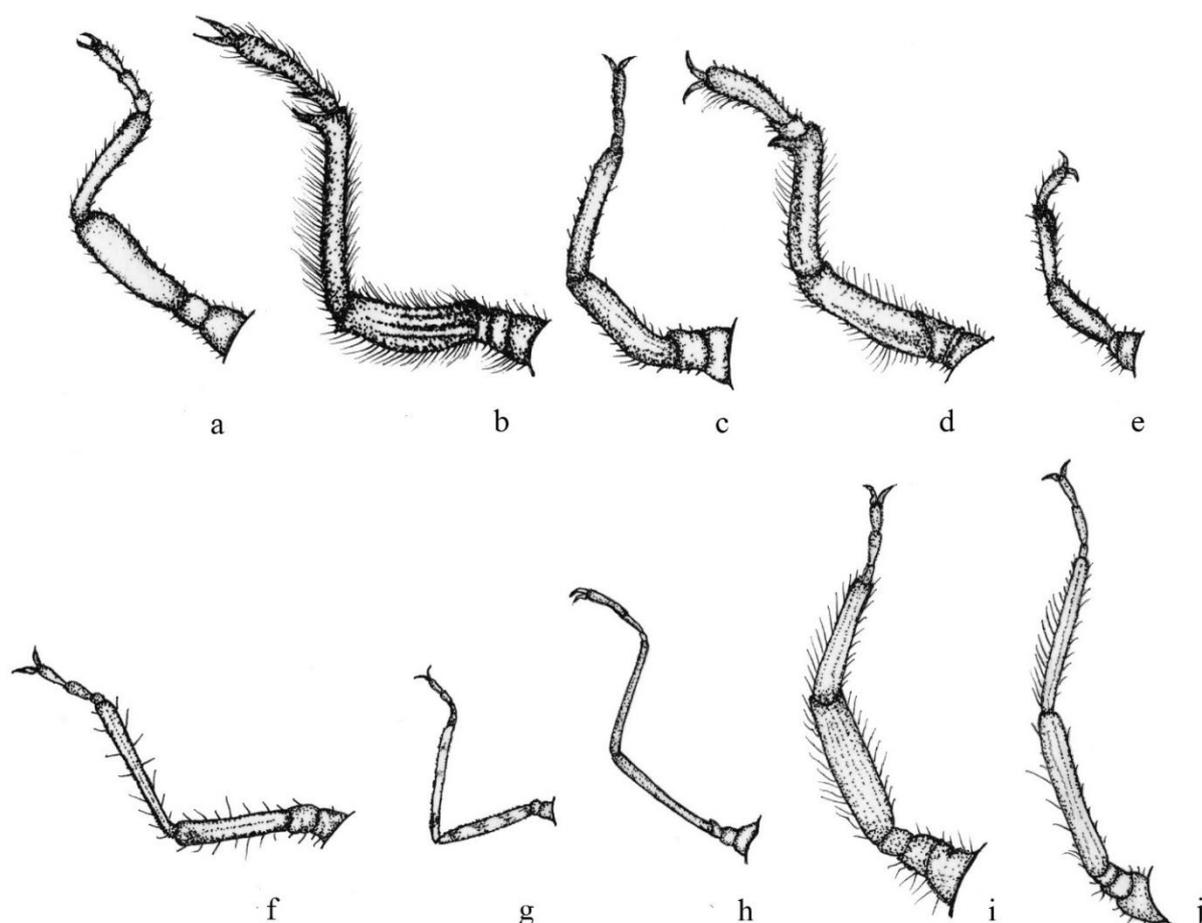
#### Класс 1. Плавающие

Личинки, которые принадлежат к выделенному классу имеют сильно удлинённое тонкое брюшко и длинные и тонкие лапки. Хвостовые жаберные пластинки листообразные и играют роль хвостового плавника со значительной площадью сопротивления. Относим представителей рода *Lestes* Leach, 1815.

#### Подкласс Фитобионты

Личинки живут среди заросли водных растений.

**Морфологическая характеристика.** Голова очень широкая, шире брюшка, сильно скошенная. Внутренний край боковых лопастей маски в верхней части слегка вогнутый; дистальный край лопасти несёт ряд зубцов, между ними расположен ряд маленьких, почти равных зубчиков. Грудь коническая, ноги тонкие, длинные, их задняя пара в вытянутом состоянии достигает вершины брюшка; бедро и голень одинаковы по величине; лапки трёхчлениковые. Брюшко сильно удлинённое, тонкое; латеральные шипы на 6–9-м сегментах относительно большие, острые. Хвостовые жаберные пластинки листообразные, длинные, равны приблизительно  $\frac{2}{3}$  длины брюшка (Popova, 1953).



**Рис. 3. Внешний вид экоморф личинок стрекоз (нога, 1-й пары) (ориг.):** а — Подкласс Псаммо-калькулобионты (*Cordulegaster bidentata* Selys, 1843); б — Подкласс Псаммо-аргилобионты (*Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus, 1758)); в — Подкласс Детрито-фитобионты (*Brachytron pratense* (Müller, 1764)); д — Подкласс Псаммо-пилобионты (*Ophiogomphus cecilia* (Fourcroy, 1785)); е — Подкласс Псаммо-литобионты (*Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758)); ф — Подкласс Фито-сапробионты (*Aeshna juncea* (Linnaeus, 1785)); г — Подкласс Фито-аргилобионты (*Calopteryx splendens* (Harris, 1782)); х — Подкласс Фитобионты (*Lestes barbara* (Fabricius, 1793)); и — Подкласс Фито-криптобионты (*Libellula quadimaculata* (Linnaeus, 1758)); ж — Подкласс Фито-пилобионты (*Cordulia aenea* (Linnaeus, 1758)).

Морфометрическая характеристика. При переходе к фитофильному образу жизни в стоячих водоёмах увеличилась высота тела (0,11–0,15) и относительная величина глаз (0,18–0,26). Виды, которые отдают предпочтение макрофитам как субстрату, характеризуются менее широким брюшком (Pritchard, 1964), что подтверждается уменьшением значения индекса  $Sab/Lab$  (0,12–0,20) (рис. 4i), и очень узким телом —  $Sb/Lb$  (0,08–0,12). В общем, органы чувств развиты хорошо ( $Loc/\sqrt{Lb}$  — 0,18–0,26). Ноги ходильного типа. С переходом к жизни в толще воды, на водных растениях и на поверхности растительных остатков увеличилась суммарная длина ноги и отдельно каждой её части. Бёдра сужаются ( $Sfm_1/Lfm_1$  — 0,06–0,14) — наименьшее значение индекса среди карпатских видов стрекоз (табл. 1). Голени неширокие, узкие и удлинённые ( $Stb_1/Ltb_1$  — 0,05–0,10) (рис. 3i). Морфометрические измерения проводили для *Lestes barbara* (Fabricius, 1793) (табл. 1, 2).

Экология. Личинки предпочитают заросли водных растений в озёрах, прудах, болотах и мелких пересыхающих лужах с илистым дном. Основным критерий пригодности водоёма для этой экоморфы — это большое количество растений и отсутствие течения. Большая площадь хвостовых жаберных листочков отражает условия обитания в стоячих водоёмах, где содержание кислорода меньше, чем в проточной воде. Кроме того, жаберные листочки играют большую роль при плавании, поэтому личинки этого типа способны хорошо плавать, быстрее личинок других представителей подотряда Zygoptera (Pritykina, 1965).

Личинки плавают путём изгибания своего длинного тела из стороны в сторону, и вертикально поставленные хвостовые листки при этом играют роль хвостового плавника со значительной площадью сопротивления. Хвостовые листки во время плавания сложены друг с другом, что увеличивает прочность и сопротивляемость давлению воды этого органа (Pavlovskiy and Lepneva, 1948). В фауне Карпат этот класс представлен родом *Lestes* Leach, 1815.

### Класс 2. Роющие

Личинки ведут придонный способ жизни, имеют роющего типа ноги и выпуклое тело. Относим представителей рода *Libellula* Linnaeus, 1758.

#### Подкласс Фито-криптобионты

Личинки живут среди водной растительности и ведут скрытный способ жизни.

**Морфологическая характеристика.** Крупные личинки с широким дорсально выпуклым телом, покрытым длинными и густыми волосообразными хетами. Голова умеренной величины, короткая. Ширина головы приблизительно в 2 раза больше её длины. Антенны, покрытые редкими хетами, расположены на значительном расстоянии от поперечной линии, соединяющей передние края маленьких, округлых глаз. Маска имеет форму черпака или глубокой ложки, в состоянии покоя достигает середины расстояния между основаниями передней и средней пар ног. Переднегрудь довольно широкая. Ноги умеренно длинные, коренастые, довольно широко расставлены у оснований, покрыты хетами, особенно голени. Брюшко овально-продолговатое, расширенное от 6-го сегмента включительно, начиная с 7-го сегмента, постепенно суживается к концу (Porova, 1953).

**Морфометрическая характеристика.** Голова очень длинная по отношению к телу ( $Lh/Lb = 0,19-0,23$ ) и очень широкая, коэффициент уплощения —  $Sh/Lh = 0,48-0,68$ . Приспособлением к роющему образу жизни является уменьшение длины ног ( $Lg_{(1+2+3)}/Sb \cdot Lb = 1,21-1,64$ ), и увеличение их ширины. Тело очень сплюснутое ( $Sb/Lb = 0,22-0,24$ ), это самое большое значение индекса среди измеренных видов. Дело в том, что личинки этого класса имеют способность очень глубоко закапываться в субстрат, и такое строение позволяет легче передвигаться в илистом дне. Морфологически исследован вид *Libellula quadimaculata* (Linnaeus, 1758).

**Экология.** Личинки ведут донный образ жизни, обитают в озёрах и прудах с богатой водной растительностью, а также в болотах, карьерах, торфяных разработках, мелких канавах и даже в водоёмах с солоноватой водой; изредка встречаются в заводях рек. Обладают способностью неделями переносить засуху и промерзание водоёмов до самого дна (Khokalo, 2005). Личинки живут на глубине 0,1–0,75 м, зарываясь в песчано-илистую или глинистую почву. Класс в карпатской фауне представлен родом *Libellula* Linnaeus, 1758.

### Класс 3. Ползающие

Личинки малоподвижны, медленно ползают среди зарослей растений и донного мусора. Почти никогда не используют прямую кишку для движения. Ноги длинные и тонкие. *Cordulia* Leach, 1815, *Sympetrum* Newman, 1833 и *Epiptera* Burmeister, 1893.

#### Подкласс Фито-пилобионты

Личинки живут как на водных растениях, так и на мягком вязком илистом дне.

**Морфологическая характеристика.** Тело слабо покрыто щетинками разной длины. Голова небольшая, широкая, лоб слегка выпуклый. Глаза выпуклые, конические, округлые на вершине. Антенны длинные и тонкие, покрыты тонкими волосками. Маска ложковидная (*Epiptera* и *Cordulia*). Боковые лопасти маски широкие, треугольные, дистальный край их зубчатый. Переднегрудь такой же ширины, как и задний край затылка; задняя часть округлая, с вздутым краем. Ноги очень длинные, бедра последней пары доходят до 7-го сегмента, цилиндрические, тонкие, широко расставленные у основания. Передние ноги более сближены; бедра изогнутые; голени прямые. Брюшко широкое, уплощено вентрально, укороченное, длина почти в 2 раза превосходит ширину (Porova, 1953). На брюшке обычно имеются дорсальные и латеральные шипы. Наиболее длинными шипами обладают некоторые личинки родов *Epiptera* и *Sympetrum*. Для личинок *Cordulia* длинные шипы на брюшке не характерны.

**Морфометрическая характеристика.** Наиболее развитыми органами чувств являются антенны ( $Lant/\sqrt{Lb} = 0,34-0,69$ ). Среднегрудь, заднегрудь и брюшко характеризуются значительной шириной ( $Smstr+mtt/Lmstr+mtt = 1,11-5,13$ ;  $Sab/Lab = 0,52-0,60$ ) (рис. 4j). Ноги длинные и тонкие — это приспособление для ползания среди растений и по субстрату. Показатели относительной длины ног — 2,09–3,48. Морфометрически исследованы виды *Epiptera bimaculata* (Charpentier, 1840), *Sympetrum flaveolum* (Linnaeus, 1758) и *Cordulia aenea* (Linnaeus, 1758).

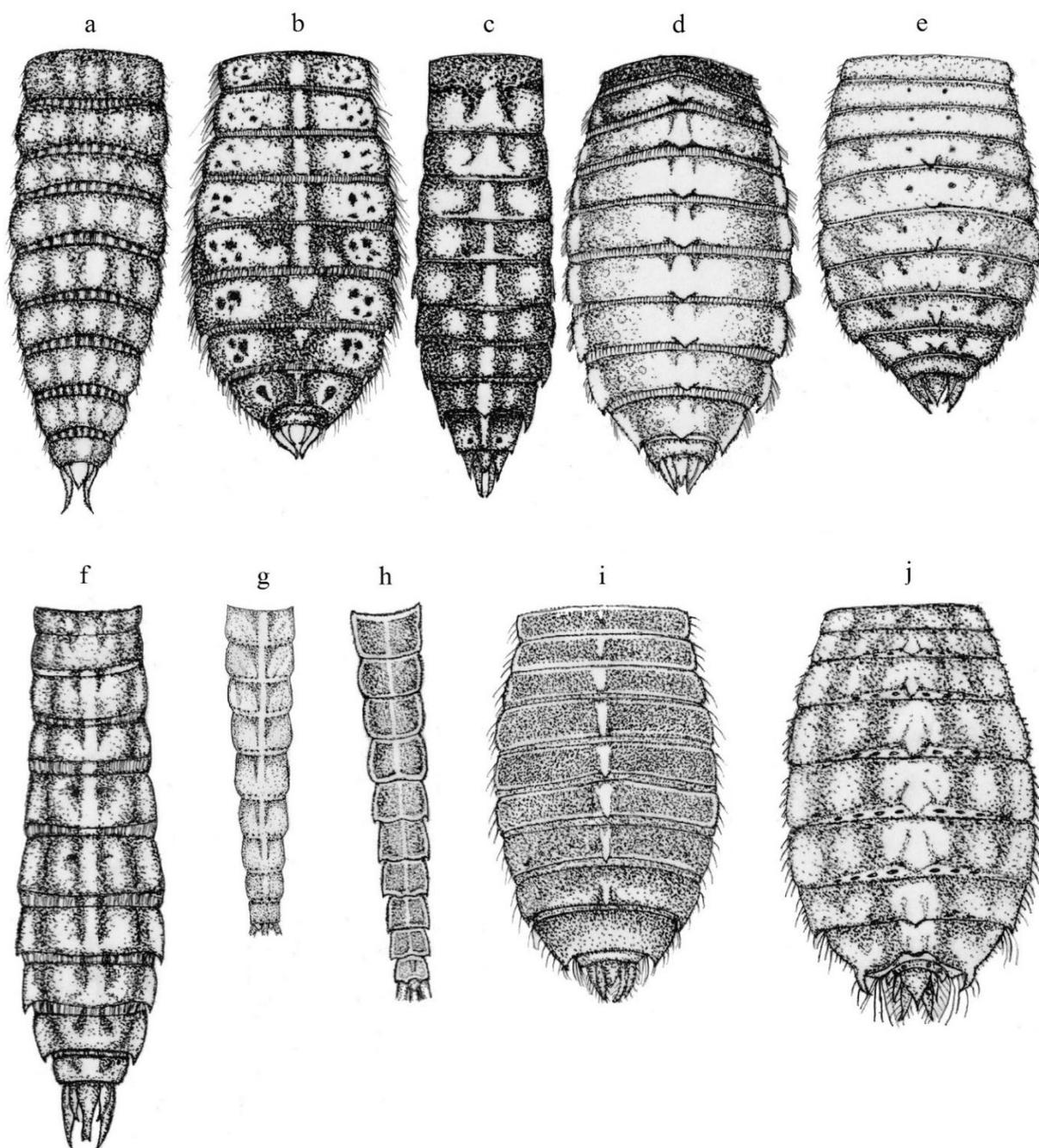


Рис. 4. Внешний вид экоморф личинок стрекоз (брюшко) (ориг.): а — Подкласс Псаммо-калькулобионты (*Cordulegaster bidentata* Selys, 1843); б — Подкласс Псаммо-аргилобионты (*Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus, 1758)); в — Подкласс Детрито-фитобионты (*Brachytron pratense* (Müller, 1764)); д — Подкласс Псаммо-пилобионты (*Ophiogomphus cecilia* (Fourcroy, 1785)); е — Подкласс Псаммо-литобионты (*Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758)); ф — Подкласс Фито-сапробионты (*Aeshna juncea* (Linnaeus, 1785)); г — Подкласс Фито-аргилобионты (*Calopteryx splendens* (Harris, 1782)); д — Подкласс Фитобионты (*Lestes barbara* (Fabricius, 1793)); и — Подкласс Фито-криптобионты (*Libellula quadimaculata* (Linnaeus, 1758)); ж — Подкласс Фито-пилобионты (*Cordulia aenea* (Linnaeus, 1758)).

Экология. Личинки живут во всевозможных стоячих (озёра, пруды, болота и т. д.) и слабопроточных заболоченных водоёмах. Обычно встречаются у пологих берегов литоральной зоны с богатой водной растительностью на небольших глубинах — 0,2–1,0 м. Единичных особей можно встретить также на глубине 3–4 м и на нижней границе распространения донной растительности. В реках живут в заводях, которые характеризуются отсутствием течения и наличием макрофитов. Личинки обитают как на дне, так и на водных растениях (Kharitonov, 1997). Обычно они держатся на мягком вязком илистом субстрате, малоподвижны, часами сидят на одном месте или медленно ползают среди зарослей растений и растительного мусора по дну водоёма. Прямую кишку эти личинки почти никогда не используют для движения. Ввиду неспособности к быстрому движению, личинки этого класса защищаются от врагов длинными дорсальными и латеральными шипами на брюшке. Личинки никогда не преследуют добычу, а подкарауливают её. Во время охоты личинки остаются неподвижными, пока добыча не приблизится на расстояние, равное длине маски. Шлемовидная маска личинок хорошо приспособлена для ловли слабых животных — мелких ракообразных, личинок и куколок комаров (Pritykina, 1965).

Проведённый факторный анализ с последующим кластерным анализом полученных переменных подтвердил целостность типа рео-стагнофилов. В тоже время, для окончательного оформления остальных групп (обособление которых в целом нашло подтверждение) требуется привлечение дополнительных данных по редким видам, которые намечено получить в ходе дальнейших исследований.

**Выводы.** На основе анализа литературных данных и результатов личных исследований предложена классификация экоморф личинок стрекоз Украинских Карпат. Все разнообразие форм сведено к трём типам: реофильные, рео-стагнофильные и стагнофильные личинки.

Выделение типов проведено на основании гидрологических предпочтений (характер течения). Внутри типов выделены классы и подклассы по образу жизни и по характеру субстрата.

Впервые предложены термины: 1) псаммо-калькулобионты — для форм, живущих на песчаных и галечниковых субстратах; 2) псаммо-аргилобионты — для форм, живущих на песчаных и глинистых субстратах; 3) детрито-фитобионты — для форм, живущих среди отмерших частей растений или среди густых зарослей; 4) псаммо-пилобионты — для форм, живущих на песчано-илистых субстратах; 5) псаммо-литобионты — для форм, живущих на каменистом и гравийном дне; 6) фито-сапробионты — для форм, живущих на водных растениях и растительном мусоре; 7) фито-аргилобионты — для форм, живущих на водных растениях, растущих преимущественно на глинистом субстрате; 8) фито-криптобионты — для форм, живущих среди водной растительности и ведут скрытный способ жизни; 9) фито-пилобионты — для форм, живущих как на водных растениях, так и на мягком вязком илистом дне.

Результаты адаптации нагляднее всего отображаются во внешнем строении личинки. Кроме того, процесс приспособления организмов к среде обитания касается поведенческих реакций, физиологических и морфологических изменений.

Главным преимуществом использования морфометрического метода является возможность выделения экоморф в пределах одной группы близкородственных организмов, где наиболее часто проявляется параллелизм. Без использования морфометрического метода и экологических, этологических и морфологических данных выделение рассмотренных категорий затруднительно.

Предложенная экоморфологическая классификация личинок стрекоз не совпадает с естественной системой отряда Odonata (по Corbet, 1999). В большинстве случаев одному таксону филогенетической системы соответствует несколько категорий экоморф. В тоже время, в пределах одного семейства имеются представители разных экоморфологических классов.

Представленные результаты не претендуют на полноту и послужат основой для создания более полной экоморфологической классификации личинок стрекоз фауны Украины и Европы в целом.

**Благодарности.** Автор благодарит Р. И. Годунько, Т. П. Яницкого, В. Б. Ризуна (Государственный природоведческий музей НАН Украины), А. Ю. Мателешко (Ужгородский национальный университет) за консультативную помощь; А. В. Мартынова (Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины) — за ценные замечания и предоставленный материал для морфометрического исследования. За внимание, доброжелательность к работе и за ряд важных пожеланий, учтённых нами в процессе выполнения, я очень признательна А. Г. Шатровскому (Харьковская государственная зооветеринарная академия).

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРЫ

- Aguilar, J. d' and Dommanget, J. L. (1998) *Guide des libellules d'Europe et d'Afrique du Nord*. 2<sup>e</sup> éd. Lausanne et Paris: Delachaux et Niestlé. ISBN: 9782603011195.
- Aleev, Yu. G. (1980) 'Life form as a system of adaptations' [Zhiznennaya forma kak sistema adaptatsiy], *Biology Bulletin Reviews [Uspekhi sovremennoy biologii]*, 90(3), pp. 462–477. [in Russian].
- Aleev, Yu. G. (1986) *Ecomorphology [Ekomorfologiya]*. Kiev: Naukova dumka. [in Russian].
- Antoniuk, K. V. (2011) 'Modern status of the dragonflies (Insecta: Odonata) ecomorphological classification' [Suchasnyi stan ekomorfolohichnoi klasyfikatsii babok (Insecta: Odonata)], *Podilskyi pryrodnychiy visnyk*, 2, pp. 20–29. [in Ukrainian].
- Askew, R. R. (1988) *The dragonflies of Europe*. Colchester, England: Harley Books. ISBN: 9780946589104.
- Bartenev, A. N. (1930) 'The experience of the biological groups of dragonflies of the European part of the USSR. Part I' [Opyt biologicheskoy gruppirovki strekoz evropeyskoy chasti SSSR. Chast' I.], *Russian Zoological Journal [Russkiy zoologicheskii zhurnal]*, 10(4), pp. 57–131. [in Russian].
- Belyshev, B. F. (1963) *The key to the dragonflies of Siberia by imaginal and larval phases [Opredelitel' strekoz Sibiri po imaginal'nykh i lichinochnym fazam]*. Moscow: Izdatel'stvo AN SSSR. [in Russian].
- Bernard, R. and Daraž, B. (2015) 'Cordulegaster heros and Somatochlora meridionalis in Ukraine: Solving the zoogeographical puzzle at their northern range limits (Odonata: Cordulegasteridae, Corduliidae)', *Odonatologica*, 44(3), pp. 255–278. URL: <http://www.odonatologica.com/wp-content/uploads/mediavault/2015/06/Inhalt-44-3.pdf>.
- Boudot, J.-P. (2014) 'Brachytron pratense', in: *The IUCN Red List of Threatened Species 2014*, e. T165514A19156286. DOI: 10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T165514A19156286.en. (Accessed: 05 August 2016).
- Cannings, R. A. and Stuart, K. M. (1977) *The dragonflies of British Columbia*. (British Columbia Provincial Museum Handbook, № 35). Victoria, Canada: British Columbia Provincial Museum. URL: <http://www.env.gov.bc.ca/wld/documents/techpub/dragon/dragon.pdf>.
- Corbet, P. S. (1999) *Dragonflies: Behavior and ecology of Odonata*. Ithaca, NY, USA: Cornell University Press. ISBN: 9780801425929.
- Corbet, P. S. and May, M. L. (2008) 'Fliers and perchers among Odonata: Dichotomy or multidimensional continuum. A provisional reappraisal', *International Journal of Odonatology*, 11(2), pp. 155–171. DOI: 10.1080/13887890.2008.9748320.
- Dijkstra, K.-D. B. (2006) *Field guide to the dragonflies of Britain and Europe: including western Turkey and north-western Africa*. Dorset, UK: British Wildlife Publishing. ISBN: 9780953139941.
- Giacomini, H. C. and De Marco, Jr. P. (2008) 'Larval ecomorphology of 13 Libellulidae (Anisoptera, Odonata) of the Middle Rio Doce Valley, Minas Gerais, Brazil', *Brazilian Journal of Biology*, 68(1), pp. 211–219. DOI: 10.1590/S1519-69842008000100031.
- Gorb, S. N. and Pavlyuk, R. S. (1993) 'Dragonfly flight period in western and central Ukraine' [Periody leta strekoz v zapadnykh i tsentral'nykh oblastiakh Ukrainy], *Vestnik zoologii*, 3, pp. 50–59. URL: [http://mail.izan.kiev.ua/vz-pdf/1993/N\\_3\\_93/93\\_3\\_09-Gorb.pdf](http://mail.izan.kiev.ua/vz-pdf/1993/N_3_93/93_3_09-Gorb.pdf). [in Russian]
- Gorb, S. N., Pavlyuk, R. S. and Spuris, Z. D. (2000) 'Odonata of Ukraine: a faunistic overview' [Babky (Odonata) Ukrainy: faunistychny ohliad], *Vestnik zoologii*, Suppl. 15, pp. 3–155. URL: [http://odonata.inf.ua/Gorb\\_Odonata\\_of\\_Ukraine.pdf](http://odonata.inf.ua/Gorb_Odonata_of_Ukraine.pdf). [in Ukrainian].
- Holuša, O. (2009) 'New records of Cordulegaster bidentata and Somatochlora alpestris in the Ukrainian Carpathians (Odonata: Cordulegasteridae, Corduliidae)', *Libellula*, 28(3/4), pp. 191–201. URL: [http://www.libellula.org/wp-content/uploads/2016/10/28\\_3-4\\_Holusa.pdf](http://www.libellula.org/wp-content/uploads/2016/10/28_3-4_Holusa.pdf).
- Hushtan, K. V. (2016) 'The methodological approaches for allocation of dragonfly's larvae ecomorphs categories (Insecta: Odonata)' [Metodychni pidkhody do vydelenia katehorii ekomorf lychnok babok (Insecta: Odonata)], *Proceedings of the State Museum of Natural History [Naukovi zapysky Derzhavnoho pryrodnavchoho muzeiu]*, 32, pp. 83–91. URL: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/Nzdpn\\_2016\\_32\\_11](http://nbuv.gov.ua/UJRN/Nzdpn_2016_32_11). [in Ukrainian].
- Kharitonov, A. Yu. (1997) 'Order Dragonflies Odonata' [Otryad Strekozy Odonata], in: Tsalokhin, S. Ya. (ed.) *Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories [Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy]*, Vol. 3. Sankt-Petersburg: Nauka, pp. 221–246, 330–363. [in Russian]
- Khrokalo, L. A. (2001) 'Biotopic distribution of dragonflies (Insecta: Odonata) larvae of some regions of Ukraine' [Biotopichnyi rozpodil lychnok babok (Insecta: Odonata) deiakykh rehioniv Ukrainy], *Proceedings of the Taurida National University. Series: Biology [Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta. Seriya: Biologiya]*, 14(2), pp. 183–186. URL: [http://sn-biolchem.cfuv.ru/wp-content/uploads/2016/11/042khrokalo\\_42.pdf](http://sn-biolchem.cfuv.ru/wp-content/uploads/2016/11/042khrokalo_42.pdf). [in Ukrainian].
- Khrokalo, L. A. (2005) 'Dragonflies (Insecta, Odonata) of inland waters of Kyiv' [Babky (Insecta, Odonata) vnutrishnikh vodoim m. Kyieva], in: *The ecological status of water bodies of Kyiv [Ekolohichni stan vodoim m. Kyieva]*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, pp. 61–63. ISBN: 9663060677. [in Ukrainian].
- Martynov, A. V. (2009) 'Dragonflies (Odonata) fauna of Donetsk' [Fauna strekoz (Odonata) Donetska], *ZOOECENOSIS-2009. Biodiversity and Role of Animals in Ecosystems: Proceeding of the V International Conference (Dnepropetrovsk, Ukraine, 12–16 October 2009) [ZOOECENOSIS-2009. Bioraznoobrazie i rol' zhivotnykh v ekosistemakh: materialy V mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii (Dnepropetrovsk, Ukraina, 12–16 oktyabrya 2009)]*. Dnipropetrovsk: Lira, pp. 211–213. URL: [http://www.zoology.dp.ua/wp-content/downloads/zoocenosis/Z\\_09\\_05.pdf](http://www.zoology.dp.ua/wp-content/downloads/zoocenosis/Z_09_05.pdf). [in Russian].
- Martynov, A. V. and Martynov, V. V. (2008) 'Dragonflies (Insecta, Odonata) of National Natural Park «Guculshina»' [Strekozy (Insecta, Odonata) Natsional'nogo prirodnoho parka «Gutsul'shchina»], *Nature Almanac. Biological Sciences [Pryrodnychiy almanakh. Biolohichni nauky]*, 11, pp. 100–106. URL: [http://www.nbuv.gov.ua/old\\_jrn/Chem\\_Biol/Pasbn/2008\\_11/pripodnichiy%20almanax/12.pdf](http://www.nbuv.gov.ua/old_jrn/Chem_Biol/Pasbn/2008_11/pripodnichiy%20almanax/12.pdf). [in Russian].
- Martynov, A. V. and Martynov, V. V. (2010) 'Distribution of Cordulegaster bidentata Selys, 1843 (Odonata, Cordulegasteridae) in Ukraine' [Cordulegaster bidentata Selys, 1843 (Odonata, Cordulegasteridae) na territorii Ukrainy], *Euroasian Entomological Journal [Evraziatskiy entomologicheskii zhurnal]*, 9(2) pp. 303–307. URL: [http://elibrary.ru/download/elibrary\\_15265939\\_46310861.pdf](http://elibrary.ru/download/elibrary_15265939_46310861.pdf). [in Russian].
- Matushkina, N. O. and Khrokalo, L. A. (2002) *A key of dragonflies (Insecta, Odonata) of Ukraine: larvae and exuviae [Vyznachnyk babok (Odonata) Ukrainy: lychnyky ta ekzuvii]*. Kyiv: Fitosotsiotsentr. ISBN: 9667938646. [in Ukrainian]
- Mykitchak, T., Reshetylo, O., Kostiuk, A., Popelnytska, O., Danylyk, I., Tsarenko, P., Borsukevych, L., Mateleshko, O., Martynov, O., Lilit'ska, H., Kapustin, D., Honcharenko, V. and Kokish, A. (2014) *Ecosystems of lentic water bodies of Chornohora massif (Ukrainian Carpathians) [Ekosystemy lentychnykh vodoim Chornohory (Ukrainski Karpaty)]*. Lviv: ZUKC. ISBN: 9786176551041.
- Needham, J. G., Westfall, M. J. and May, M. L. (2000) *Dragonflies of North America*. Gainesville, FL, USA: Scientific Publishers. ISBN: 9780945417941.

- Oliger, A. I. (1975)** 'About dragonfly larvae fauna (Odonoptera) of Donetsk region waters' [O faune lichinok strekoz (Odonoptera) vodoemov Donetskoy oblasti], *Vestnik zoologii*, 1, pp. 82–84. URL: <http://mail.izan.kiev.ua/vz-pdf/1975/1/VZ%201975-1-16-Oliver.pdf>. [in Russian].
- Oliger, A. I. (1985)** 'About biotopic distribution of dragonflies of Donetsk region' [O biotopicheskom raspredelenii strekoz Donetskoy oblasti], *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series [Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskij]*, 90(5), pp. 25–33. [in Russian].
- Pavlovskiy, E. N. and Lepneva, S. G. (1948)** 'Chapter 6. Dragonflies (Odonata)' [Glava 6. Strekozy (Odonata)], in: *Outlines from the Life of Freshwater Animals [Ocherki iz zhizni presnovodnykh zhyvotnykh]*. Leningrad: Sovetskaya nauka, pp. 67–89. [in Russian].
- Polishchuk, V. V. (1964)** 'The bottom animal population of the Desna and its changes under the influence of pollution' [Donne tvarynne poselennia Desny i yoho zminy pid vplyvom zabrudnennia], in: *The Desna within Ukraine [Desna v mezhakh Ukrainy]*. Kyiv: Naukova dumka, pp. 102–106. [in Ukrainian].
- Polishchuk, V. V. (1974)** *Hydrofauna of lower reaches of the Danube within Ukraine [Hidrofauna ponyzzia Dunai v mezhakh Ukrainy]*. Kyiv: Naukova dumka. [in Ukrainian].
- Popova, A. N. (1953)** *The larvae of dragonflies of the fauna of the USSR (Odonata) [Lichinki strekoz fauny SSSR (Odonata)]*. Moscow: Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR. [in Russian].
- Pritchard, G. (1964)** 'The prey dragonfly larvae of ponds in northern Alberta', *Canadian Journal of Zoology*, 42(5), pp. 785–800. DOI: 10.1139/z64-076.
- Pritykina, L. N. (1965)** 'Materials for the morpho-ecological classification of the larvae of dragonflies (Odonata)' [Materialy k morfo-ekologicheskoy klassifikatsii lichinok strekoz (Odonata)], *Entomological Review [Entomologicheskoe obozrenie]*, 45(3), pp. 503–518. [in Russian].
- Raykov, B. E. and Rimskiy-Korsakov, M. N. (1956)** *Zoological Excursions [Zoologicheskie ekskursii]*. 6<sup>th</sup> ed. Leningrad: Gosudarstvennoe uchebno-pedagogicheskoe izdatel'stvo ministerstva prosveshcheniya RSFSR. URL: [http://elib.gnpbu.ru/text/raykov\\_zoologicheskie-ekskursii\\_1956](http://elib.gnpbu.ru/text/raykov_zoologicheskie-ekskursii_1956). [in Russian].
- Samways, M. J. (2008)** *Dragonflies and damselflies of South Africa*. Sofia; Moscow: Pensoft. ISBN: 9789546423306.
- Sharova, I. K. (1974)** 'Life forms of imago in Carabidae (Coleoptera, Carabidae)' [Zhiznennyye formy imago zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae)], *Russian Journal of Zoology [Zoologicheskii Zhurnal]*, 53(5), pp. 692–709. [in Russian].
- Sharova, I. K. (1981)** *Life forms of carabids (Coleoptera, Carabidae) [Zhiznennyye formy zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae)]*. Moscow: Nauka. [in Russian].
- Skvortsov, V. E. (2010)** *The dragonflies of Eastern Europe and Caucasus: An illustrated guide [Strekozy Vostochnoy Evropy i Kavkaza: Atlas-opredelitel']*. Moscow: KMK Scientific Press. ISBN: 9785873176571. [in English and Russian].
- Wesenberg-Lund, C. (1913)** 'Odonaten-Studien', *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 6, pp. 373–422. DOI: 10.1002/iroh.19130060403.
- Westfall, M. J. and May, M. L. (1996)** *Damselflies of North America*. Gainesville, FL, USA: Scientific Publishers. ISBN: 9780945417934.
- Yakovlev, E. B. and Lobkova, M. P. (1989)** *Fauna of Karelia. Insects [Zhyvotnyy mir Karelii. Nasekomye]*. Petrozavodsk: Kareliya. ISBN: 5754501870. [in Russian].

Государственный природоведческий музей НАН Украины