Учредители:

ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН

ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ

Главный редактор Б. А. КОРОТЯЕВ

Редакционная коллегия

М. А. АЛОНСО-САРАСАГА, Р. Б. АНГУС,
С. А. БЕЛОКОБЫЛЬСКИЙ (зам. главного редактора), Р. С. ДБАР,
А. Ф. ЕМЕЛЬЯНОВ, Р. Д. ЖАНТИЕВ, М. Ю. КАЛАШЯН,
В. А. ПАВЛЮШИН, А. В. ПУЧКОВ, В. Г. РАДЧЕНКО,
А. П. РАСНИЦЫН, С. Я. РЕЗНИК, А. В. СЕЛИХОВКИН, С. Ю. СИНЁВ,
А. А. СТЕКОЛЬНИКОВ, А. Н. ФРОЛОВ, И. Х. ШАРОВА

Отв. секретарь Ю. В. АСТАФУРОВА
Зав. редакцией Т. Л. КОРОТЯЕВА

ТОМ С
2021

Журнал основан в 1901 г.
Выходит 4 раза в год

МОСКВА
ООО «ОБЪЕДИНЁННАЯ РЕДАКЦИЯ»

ENTOMOLOGICHESKOE OBOZRENIE

Editor-in-Chief B. A. KOROTYAEV
Deputy Editor-in-Chief S. A. BELOKOBYLSKY

Editorial Board

M. A. ALONSO-ZARAZAGA, R. B. ANGUS, R. S. DBAR, A. F. EMELYANOV,
A. N. FROLOV, M. Yu. KALASHIAN, V. A. PAVLYUSHIN, A. V. PUCHKOV,
A. P. RASNITSYN, V. G. RADCHENKO, S. Ya. REZNIK,
A. V. SELIKHOVKIN, I. Ch. SHAROVA, S. Yu. SINEV,
A. A. STEKOLNIKOV, R. D. ZHANTIEV

Coordinating Editor Yu. V. ASTAFUROVA

VOL. C
2021

© Российская академия наук, 2021
© Редакционная коллегия журнала
“Энтомологическое обозрение” (составитель), 2021

СОДЕРЖАНИЕ

С. Я. Резник, А. Н. Овчинников, А. А. Овчинникова, О. С. Безман-Мосейко, Н. А. Белякова. О репродуктивной диапаузе хищной божьей коровки *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius, 1781) (Coleoptera, Coccinellidae) 5

А. Х. Саулич, Д. Л. Мусолин. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Mirinae, триба Stenodemini 14

Н. П. Кривошеина, М. Г. Кривошеина. Новые сведения о личинках сирфид рода *Eumerus* Meigen, 1822 (Diptera, Syrphidae) 34

А. М. Шпанев, А. Г. Мосейко. Крестоцветные блошки (*Phyllotreta* spp.; Coleoptera, Chrysomelidae) на посевах ярового рапса в Ленинградской области 49

А. И. Корзеев, А. А. Стекольников. Мускулатура гениталий самцов голубянок трибы miletini (Lepidoptera, Lycaenidae: Miletinae) 59

В. Г. Миронов. Морфология и биология преимагинальных стадий некоторых видов пядениц рода *Eupithecia* Curt. (Lepidoptera, Geometridae) 79

А. Н. Зиновьева. Полужесткокрылые сем. Lygaeidae (Heteroptera) северо-востока европейской части России 97

В. А. Кривохатский. Обзор и анализ генезиса фауны муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) Мадагаскара по материалам коллекции Зоологического института в Санкт-Петербурге 111

М. Ю. Калашян. Новый вид златок рода *Cantonius* Théry, 1929 (Coleoptera, Buprestidae) из Китая с номенклатурными и синонимическими заметками к родам *Cantonius* и *Cantoniellus* Kalashian, 2004 146

П. В. Романцов. К познанию фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Восточной Сибири и юга Дальнего Востока России 153

В. Ю. Савицкий. Новый вид жуков-долгоносиков рода *Dermatodina* Faust (Coleoptera, Curculionidae) из Вьетнама 181

Б. А. Коротяев, А. У. Габдуллина. Новый и малоизвестный виды долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) из Катон-Карагайского национального парка (Юго-Западный Алтай) 192

Б. А. Коротяев. Новый вид жуков-долгоносиков подрода *Angarophyllobius* Korotyaev et Egorov (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae, род *Phyllobius* Germ.) с северного побережья Байкала 201

Памятные даты

Я. А. Рихтер, Т. Я. Рихтер, В. В. Аникин. Андрей Андреевич Рихтер, его жизнь и научная деятельность (к 110-летию Андрея Андреевича Рихтера) 208

Авторский указатель за 2020 г., том XCIX 229

CONTENTS

S. Ya. Reznik, A. N. Ovchinnikov, A. A. Ovchinnikova, O. S. Bezman-Moseyko, N. A. Belyakova. Nn the repriductive diapause in a predatory ladybird *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius, 1781) (Coleoptera, Coccinellidae) 5

A. Kh. Saulich, D. L. Musolin. Seasonal development of plant bugs (Heteroptera, Miridae): subfamily Mirinae, tribe Stenodemini 14

N. P. Krivosheina, M. G. Krivosheina. New data on the larvae of the hover-fly genus *Eumerus* Meigen, 1822 (Diptera, Syrphidae) 34

A. M. Shpanev, A. G. Moseyko. Cruciferous flea beetles (*Phyllotreta* spp.; Coleoptera, Chrysomelidae) on the spring rape crops in Leningrad Province 49

A. I. Korzeev, A. A. Stekolnikov. Male genitalia muscles of the blues' tribe Miletini (Lepidoptera, Lycaenidae: Miletinae) 59

V. G. Mironov. Morphology and biology of the preimaginal stages of some species of the geometrid moths genus *Eupithecia* Curt. (Lepidoptera, Geometridae) 79

A. N. Zinovyeva. The seed bugs (Heteroptera, Lygaeidae) of the North-East of European part of Russia 97

V. A. Krivokhatsky. A review of the antlion fauna (Neuroptera, Myrmeleontidae) of Madagascar and analysis of its genesis based on the collection of the Zoological Institute, St. Petersburg 111

M. Yu. Kalashian. A new species of the buprestid genus *Cantonius* Théry, 1929 (Coleoptera, Buprestidae) from China with nomenclatural and synonymic notes on the genera *Cantonius* and *Cantoniellus* Kalashian, 2004 146

P. V. Romantsov. To the knowledge of the fauna of leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of Siberia and the Russian Far East 153

V. Yu. Savitsky. A new species of the weevil genus *Dermatodina* Faust (Coleoptera, Curculionidae) from Vietnam 181

B. A. Korotyaev, A. U. Gabdullina. A new and a little known species of the weevil genus *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) from Katon-Karagay National Park (South-Western Altai) 192

B. A. Korotyaev. A new species of the weevil subgenus *Angarophyllobius* Korotyaev et Egorov (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae, genus *Phyllobius* Germ.) from northern coast of Lake Baikal 201

Biographies of scientists

Ya. A. Richter, T. Ya. Richter, V. V. Anikin. Andrey Andreevich Richter, his life and scientific activity (110th anniversary of Andrey Andreevich Richter) 208

Author index for 2020, volume XCIX 229

УДК 591.5(595.763.79)

О РЕПРОДУКТИВНОЙ ДИАПАУЗЕ ХИЩНОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ *CHEILOMENES SEXMACULATA* (FABRICIUS, 1781) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

© 2021 г. С. Я. Резник,[1, 2*] А. Н. Овчинников,[1, 2] А. А. Овчинникова,[2***] О. С. Безман-Мосейко,[2****] Н. А. Белякова [1******]**

[1] Всероссийский институт защиты растений РАН
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия
[2] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: reznik1952@mail.ru (автор, ответственный за переписку);
**e-mail: anovchi@gmail.com; ***e-mail: antoninaovch@gmail.com;
****e-mail: bezman-moseyko@mail.ru; *****e-mail: belyakovana@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.01.2021 г.
После доработки 19.01.2021 г.
Принята к публикации 19.01.2021 г.

Экспериментально исследована способность к индукции репродуктивной диапаузы у самок лабораторной популяции хищной божьей коровки *Cheilomenes sexmaculata*, происходящей от особей, собранных в Непале в условиях субтропического муссонного климата. В опытах было использовано 12 режимов, представляющих собой комбинации двух температур (20 и 24 °C), трех фотопериодов (длина дня 10, 12 и 14 ч) и двух диет (персиковая тля *Myzus persicae* и яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella*). Диапаузирующими считались самки с неразвитыми яичниками и хорошо развитым жировым телом. Доля диапаузирующих самок достоверно зависела только от температуры, составляя 0.8 % при 24 °C и 7.4 % при 20 °C. Эта присущая лишь небольшой части особей исследованной популяции способность к индукции репродуктивной диапаузы, судя по литературным данным, могла послужить существенной предпосылкой расселения *C. sexmaculata* на север, в зону умеренного климата.

Ключевые слова: диапауза, температура, фотопериод, изменчивость, *Cheilomenes sexmaculata*, Coccinellidae.

DOI: 10.31857/S0367144521010019

Факультативная диапауза, обеспечивающая переживание неблагоприятных периодов и индуцируемая за некоторое время до их наступления сигнальными факторами окружающей среды, – одна из наиболее важных сезонных адаптаций насекомых (Tauber et al., 1986; Danks, 2007; Tougeron, 2019). У видов, обитающих в умеренном и арктическом поясах, обычна зимняя диапауза, индуцируемая чаще всего коротким световым днем и / или низкой температурой и приводящая к снижению интенсивности

метаболизма, остановке развития или размножения, увеличению холодоустойчивости и прочим изменениям, без которых благополучная зимовка у большинства насекомых практически невозможна. Процесс индукции зимней диапаузы поэтому жестко контролируется естественным отбором, обеспечивающим точную адаптацию к специфике локального климата (Данилевский, 1961; Заславский, 1984, 1996; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004). У насекомых, обитающих в поясе субтропиков, где зимнее снижение температуры и сопутствующее этому процессу ухудшение условий окружающей среды выражены слабо, селективная ценность способности к зимовке не так высока. Тем не менее, у многих субтропических насекомых также отмечена факультативная зимняя диапауза, индуцируемая коротким днем и низкой температурой, хотя и не такая глубокая и прочная, как у представителей того же или близких видов, обитающих в условиях умеренного и арктического климата. При этом нередко наблюдается не только снижение интенсивности диапаузы, но и уменьшение ее частоты: даже при наиболее «сильном» сочетании факторов, индуцирующих диапаузу, она индуцируется далеко не у всех особей. Хорошо известно, что эта индивидуальная изменчивость способности к диапаузе не только важна для выживания популяции в сезоны с экстремальными условиями, но и служит существенной предпосылкой для расселения в регионы с более холодным климатом (Саулич, 1999; Саулич, Волкович, 2004).

Объект нашего исследования, хищная божья коровка *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius, 1781) (= *Menochilus sexmaculatus*) (Coleoptera, Coccinellidae) широко распространена в тропических и субтропических регионах Южной Азии (Афганистан, Пакистан, Индия, Индонезия, Филиппины и др.) и Австралии (Iftikhar et al., 2018), а в настоящее время расселяется на север вплоть до центральной Японии (Kawakami et al., 2016, 2017). Будучи широко распространенным полифагом, этот вид приобрел известность как важный естественный агент биологического контроля разнообразных сосущих насекомых-вредителей (Pandi et al., 2012; Iftikhar et al., 2018), поэтому основные особенности его биологии детально исследованы (Campbell et al., 1980; Omkar et al., 2005; Pandi et al., 2012; Wang et al., 2013; Mirhosseini et al., 2015; Zhao et al., 2015; Singh et al., 2016; Iftikhar et al., 2018). В частности, было показано, что длительность созревания самок зависит не только от температуры, но и от фотопериода (Wang et al., 2013) и, кроме того, длина дня влияет на среднюю скорость преимагинального развития (Singh et al., 2016), но способность к индукции репродуктивной диапаузы в этих исследованиях не была выявлена. Фенологические наблюдения, проведенные в естественных условиях на популяциях *Ch. sexmaculata*, обитающих в Японии у северной границы видового ареала, позволяют предполагать, что жуки зимуют в состоянии репродуктивной диапаузы (Kawakami et al., 2016, 2017), но специальными опытами, проведенными в лабораторных условиях, этот факт подтвержден не был. Индуцировать диапаузу яйцекладущих самок лабораторной линии, происходящей от особей, собранных в Пакистане, переносом в условия короткого дня также не удалось (Campbell et al., 1980).

Нами была предпринята попытка индуцировать репродуктивную диапаузу у самок лабораторной линии *Ch. sexmaculata*, происходящей от особей, собранных в Непале в условиях субтропического муссонного климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах была использована лабораторная линия *Ch. sexmaculata*, происходящая от 30 жуков, собранных в мае 2013 г. в Непале, в окрестностях Саураха (27.5848° с. ш., 84.5038° в. д.) на высоте 189 м над ур. м. Климат в Саурахе субтропический муссонный: средние температуры в декабре–январе – около 16 °C, в мае–августе – около 29 °C; засушливый период с ежемесячными осадками менее 20 мм длится с ноября по март (данные сайта https://ru.climate-data.org/).

На протяжении нескольких лет коровок разводили в Лаборатории биометода Всероссийского НИИ защиты растений (ВИЗР) на злаковой тле *Schizaphis graminum* Rond. (Hemiptera, Aphididae) при температуре 20–25 °C и длине дня 18 ч. Эксперименты были проведены в Лаборатории экспериментальной энтомологии Зоологического института РАН (ЗИН). Перед этим коровок на протяжении 1 или 2 поколений разводили при температуре 24 °C и длине дня 14 ч, личинок и жуков кормили персиковой тлей *Myzus persicae* (Sulz.), разводимой на проростках бобов *Vicia faba* L. Личинки и куколки особей, использованных в опыте, развивались при тех же условиях.

В начале опыта (не более чем через 24 ч после отрождения) имаго *Ch. sexmaculata* взвешивали на электронных весах с точностью до 0.1 мг и попарно (самец и самка) помещали в пластиковые чашки Петри диаметром 60 и высотой 15 мм. После этого чашки поровну распределяли между 12 экспериментальными режимами, представляющим собой комбинации двух температур (20 и 24 °C), трех фотопериодов (длина дня 10, 12 и 14 ч) и двух диет: 1) личинки и имаго персиковой тли на проростке боба или 2) замороженные яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* (Oliv.) (Lepidoptera, Gelechiidae), приклеенные 30%-ным раствором сахара к кусочку картона, и пластиковая пробирка с водой, заткнутая ватным тампоном. Влажность воздуха (около 70 %) во всех вариантах опыта была одинакова, корм всегда имелся в избытке. Все чашки ежедневно осматривали для определения даты начала откладки яиц. По завершении опыта (через 10 дней при 24 °C и через 15 дней при 20 °C) самок снова взвешивали и после этого вскрывали. Возраст самок для вскрытия был выбран на основании результатов предшествующих исследований: в оптимальных условиях к этому времени большинство особей начинает откладку яиц (Campbell et al., 1980; Omkar et al., 2005; Wang et al., 2013; Mirhosseini et al., 2015; Zhao et al., 2015). Состояние яичников оценивали по простейшей шкале: «развиты» (фолликулы шире гермария, хорошо заметны созревшие ооциты) или «не развиты» (виден только гермарий, фолликулы отсутствуют или визуально едва определяются), жировое тело также оценивали как «развитое» или «неразвитое»

Таким образом, для каждой выжившей самки определяли степень развития яичников и жирового тела, а также относительное увеличение веса, подсчитываемое по формуле $DW = (W_2 - W_1)/ W_1$, где W_1 – вес самки в начале опыта (сразу после отрождения), а W_2 – ее вес в конце опыта (перед вскрытием). Кроме того, для каждой самки, откладывавшей яйца, определяли ее возраст к моменту начала кладки. Всего в опыте было использовано 249 самок (от 18 до 24 на каждый из 12 режимов опыта).

Для статистической обработки результатов опыта применяли множественную линейную регрессию, пробит-анализ, ранговый коэффициент корреляции Спирмена и критерий χ^2. В качестве описательной статистики использовали среднее арифметическое и его ошибку. Все вычисления производили с помощью программы SYSTAT 10.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выживаемость самок *Ch. sexmaculata* за время опыта (10 и 15 дней при температуре соответственно 24 и 20 °C) в целом была довольно высокой (93.2 %, $n = 249$) и не зависела ни от температуры, ни от фотопериода (табл. 1), но увеличивалась с начальным весом самки и, кроме того, при питании тлями была выше, чем при питании яйцами зерновой моли (99.2 и 87.8 % соответственно).

Таблица 1. Влияние температуры, фотопериода, диеты и исходного веса на выживаемость самок, индукцию диапаузы, начало откладки яиц и динамику веса самок *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius)

Фактор	Выживаемость самок (n = 249)[1]	Доля диапаузирующих самок (n = 227)[1]	Доля самок, начавших откладку яиц (n = 227)[1]	Возраст в момент начала откладки яиц (n = 176)[2]	Относительное увеличение веса (n = 227)[2]
Температура	$C = 0.122 \pm 0.088$, $p = 0.111$	$C = -0.292 \pm 0.128$, $p = 0.023$	$C = -0.020 \pm 0.058$, $p = 0.727$	$C = -0.723 \pm 0.077$, $p < 0.001$	$C = -0.887 \pm 0.548$, $p = 0.107$
Фотопериод	$C = 0.0142 \pm 0.089$, $p = 0.878$	$C = 0.057 \pm 0.117$, $p = 0.625$	$C = -0.017 \pm 0.064$, $p = 0.790$	$C = -0.008 \pm 0.082$, $p = 0.919$	$C = 0.762 \pm 0.579$, $p = 0.190$
Диета	$C = -1.320 \pm 0.427$, $p = 0.002$	$C = 4.23 \pm 52.49$, $p = 0.936$	$C = -1.516 \pm 0.239$, $p < 0.001$	$C = 3.329 \pm 0.281$, $p < 0.001$	$C = -14.37 \pm 1.93$, $p < 0.001$
Исходный вес самки	$C = 0.243 \pm 0.112$, $p = 0.030$	$C = 0.027 \pm 0.123$, $p = 0.824$	$C = -0.014 \pm 0.067$, $p = 0.836$	$C = 0.219 \pm 0.089$, $p = 0.015$	$C = -2.238 \pm 0.613$, $p < 0.001$
Индукция диапаузы	–	–	–	–	$C = -18.739 \pm 5.027$, $p = 0.002$

П р и м е ч а н и я . [1] Представлены результаты пробит-анализа: коэффициент регрессии C, его ошибка и достоверность влияния p.

[2] Представлены результаты регрессионного анализа: коэффициент регрессии C, его ошибка и достоверность влияния p.

Анализ результатов вскрытия (табл. 2) показал, что у подавляющего большинства самок яичники были развиты, а жировое тело – нет. Эти самки, как и немногочисленные особи, характеризовавшиеся хорошим развитием и яичников, и жирового тела, были отнесены к категории репродуктивно активных. Диапаузировавшими считались только самки с неразвитыми яичниками и развитым жировым телом. И, наконец, у единичных самок не были развиты ни яичники, ни жировое тело, эти особи были исключены из дальнейшего анализа. В целом наблюдалась сильная отрицательная корреляция между развитием яичников и жирового тела ($\chi^2 = 71.2$, $df = 1$, $p < 0.001$; коэффициент корреляции Спирмена $R = -0.55$).

Доля диапаузирующих самок зависела только от температуры (см. табл. 1), составляя 0.8 и 7.4 % при 24 и 20 °C соответственно. Однако не все самки, оказавшиеся репродуктивно активными при вскрытии, начали за время опыта (т. е. за 10 дней при температуре 24 °C и за 15 дней при 20 °C) откладку яиц. Доля самок, начавших откладку яиц, составила 80.7 % репродуктивно активных (или 77.5 % всей выборки) и достоверно зависела только от диеты (см. табл. 1): при питании тлями и яйцами зерновой моли яйцекладку за время опыта начали соответственно 95.7 и 58.2 % самок. Зато возраст самки к моменту откладки первого яйца достоверно зависел и от температуры (5.9 ± 0.2 дня при 24 °C и 8.5 ± 0.3 дня при 20 °C), и от диеты (6.0 ± 0.2 дня при питании тлями и 9.3 ± 0.3 дня при питании яйцами зерновой моли) (см. табл. 1). При температуре 20 °C яйцекладку за время опыта начали 86 % самок с развитыми яичниками и неразвитым жировым телом и только 50 % самок, у которых к моменту вскрытия были развиты не только яичники, но и жировое тело (различия достоверны: $\chi^2 = 5.5$, $df = 1$, $p = 0.019$).

Относительный прирост массы тела самок *Ch. sexmaculata* за время опыта не зависел ни от температуры, ни от фотопериода, но с высокой достоверностью был обратно пропорционален исходной массе тела (см. табл. 1). Кроме того, увеличение веса самок существенно зависело от диеты, составив в среднем при питании тлями и яйцами зерновой моли 59.0 и 41.9 % соответственно. При этом среднее относительное увеличение веса репродуктивно активных самок было достоверно (см. табл. 1) выше, чем диапаузирующих: 52.3 и 29.0 % соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

С учетом влияния температуры и пищевой ценности корма (вида тлей) средний возраст самок *Ch. sexmaculata* к моменту начала откладки яиц, наблюдавшийся в наших опытах, близок к результатам предшествующих исследований: 3.2 дня (Omkar et al., 2005), от 4.9 до 9.2 дня, в зависимости от фотопериода (Wang et al., 2013), и 8.8 дня (Zhao et al., 2015) при 25 °C, 5.6 дня при 27 °C (Campbell et al., 1980), и от 2.7 до 4.1 дня

Таблица 2. Соотношение степени развития яичников и жирового тела у самок *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius) (в процентах от общего количества вскрытых особей, $n = 232$)

Яичники	Жировое тело	
	Не развито	Развито
Не развиты	2.2 % – исключены из дальнейшего анализа	3.9 % – диапаузирующие
Развиты	90.5 % – репродуктивно активные	3.4 % – репродуктивно активные

в зависимости от корма при 27.5 °C (Mirhosseini et al., 2015). При этом в нашей работе около 20 % самок, оказавшихся при вскрытии репродуктивно активными, так и не начали откладку яиц за время опыта. Судя по этим данным, продолжение опыта привело бы к увеличению средней длительности периода, предшествующего началу яйцекладки.

Однако немногочисленные самки, отнесенные по результатам вскрытия к категории диапаузирующих, никоим образом не должны рассматриваться просто как очень долго задерживающие начало откладки яиц. Во-первых, блокировка развития яичников сопровождается у них развитием жирового тела, что является главным признаком репродуктивной диапаузы у насекомых (Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007) и, в частности, у кокцинеллид (Hodek, 2012). Во-вторых, доля диапаузирующих особей зависит только от температуры, в то время как доля самок, начавших откладку яиц, существенно зависит от диеты, а возраст в момент начала кладки – еще и от веса самки. Такое различие между реакциями на факторы окружающей среды позволяет предполагать соответствующее различие между их механизмами. Самки, у которых к концу опыта были развиты не только яичники, но и жировое тело, достоверно отличались более редким началом откладки яиц до завершения опыта. Вероятно, у этих относительно немногочисленных особей начинается индукция диапаузы (чем и обусловлен рост жирового тела), но затем происходит переключение программы развития и – с некоторым опозданием – начинается созревание.

В совокупности эти факты свидетельствуют том, что некоторые из исследованных нами самок *Ch. sexmaculata* не просто созревают медленнее других, но пребывают в качественно ином состоянии – в репродуктивной диапаузе. При этом диапауза индуцируется лишь у небольшой доли особей и к тому же нестабильна (легко обратима). Такая относительно кратковременная и легко обратимая репродуктивная диапауза отмечена и у некоторых других видов хищных божьих коровок (Hodek, Iperti, 1983; Резник, Вагина, 2006; Hodek, 2012; Reznik et al., 2015a). Исследования, проведенные с субтропическими популяциями ряда видов насекомых из других таксонов, также показали, что даже при наиболее «сильном» сочетании факторов, индуцирующих диапаузу, диапаузируют не все, а лишь определенная, иногда относительно небольшая доля особей (Pullin, Knight, 1992; Sota, 1994; Shimizu, Kawasaki, 2001; Schmidt et al., 2005; Musolin, Ito, 2008).

Внешние проявления репродуктивной диапаузы у *Ch. sexmaculata*, судя по результатам нашего исследования, ограничиваются прекращением откладки яиц: вес самок не только не увеличивается, как это нередко бывает при репродуктивной диапаузе у коровок (Резник, Вагина, 2006; Hodek, 2012; Reznik et al., 2015b; Овчинникова и др., 2016), но, напротив, достоверно снижается. Очевидно, в данном случае индукция диапаузы сопровождается не накоплением, а лишь перераспределением ресурсов, и рост жирового тела происходит только за счет прекращения роста и развития яичников.

В ходе нашего исследования способность к индукции репродуктивной диапаузы отмечена лишь у весьма небольшой доли исследованной нами лабораторной популяции хищной божьей коровки *Ch. sexmaculata.* В условиях субтропического муссонного климата адаптивная ценность этой способности – судя по небольшому количеству обладающих ею особей – невелика. Возможно, прекращение яйцекладки позволяет сберечь ресурсы во время зимней засухи, характерной для этого типа климата. Однако при расселении на север, в более холодные регионы, способность к индукции зимней

диапаузы становится высоко адаптивной и, судя по исследованиям, проведенным в Японии (Kawakami et al., 2016, 2017), обнаруживается уже у всех или у подавляющего большинства особей *Ch. sexmaculata*. Таким образом, свойственная единичным особям способность к индукции репродуктивной диапаузы, вероятно, послужила существенной предпосылкой естественного расширения видового ареала.

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны Л. С. Раменской и Т. Я. Умаровой (ЗИН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант РНФ № 20-66-47010).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство ЛГУ, 244 с.

Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 180 с.

Заславский В. А. 1996. Разнообразие факторов среды, контролирующих сезонное развитие насекомых, и возможное единство действующего физиологического механизма. Энтомологическое обозрение **75** (2): 233–243.

Овчинникова А. А., Овчинников А. Н., Резник С. Я., Долговская М. Ю., Белякова Н. А. 2016. Динамика веса самок из инвазионной и автохтонной популяций *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) в ходе индукции репродуктивной диапаузы. Энтомологическое обозрение **95** (4): 717–728. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28372116

Резник С. Я., Вагина Н. П. 2006. Динамика содержания жира в ходе индукции и терминации «пищевой диапаузы» у самок *Harmonia sedecimnotata* Fabr. (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **85** (1): 3–12.

Саулич А. Х. 1999. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Издательство СПбГУ, 247 с.

Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство СПбГУ, 276 с.

Campbell R. K., Farris T. N., Perring T. M., Leonard M. E., Cartwright B. O., Eikenbary R. D. 1980. Biological observations of *Menochilus sexmaculatus*, reared on *Schizaphis graminum*. Annals of the Entomological Society of America **73** (2): 153–157.

Danks H. V. 2007. The elements of seasonal adaptations in insects. The Canadian Entomologist **139** (1): 1–44. https://doi.org/10.4039/n06-048

Denlinger D. L. 2002. Regulation of diapause. Annual Review of Entomology **47**: 93–122. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145137

Hodek I. 2012. Diapause / Dormancy. In: I. Hodek, H. F. van Emden, A. Honěk (eds). Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). Chichester: Wiley-Blackwell, p. 275–342.

Hodek I., Iperti G. 1983. Sensitivity to photoperiod in relation to diapause in *Semiadalia undecimnotata* females. Entomologia Experimentalis et Applicata **34** (1): 9–12.

Iftikhar A., Aziz M. A., Naeem M., Ahmad M., Mukhtar T. 2018. Effect of temperature on demography and predation rate of *Menochilus sexmaculatus* (Coleoptera: Coccinellidae) reared on *Phenacoccus solenopsis* (Hemiptera: Pseudococcidae). Pakistan Journal of Zoology **50** (5): 1885–1983. doi: 10.17582/journal.pjz/2018.50.5.1885.1893

Kawakami Y., Yamazaki K., Ohashi K. 2016. Population dynamics, seasonality and aphid prey of *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) in an urban park in central Japan. European Journal of Entomology **113**: 192–199. doi: 10.14411/eje.2016.023

Kawakami Y., Yamazaki K., Ohashi K. 2017. Protogyny after hibernation and aestivation in *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) in central Japan. European Journal of Entomology **114**: 275–278. doi: 10.14411/eje.2017.033

Mirhosseini M. A., Hosseini M. R., Jalali M. A. 2015. Effects of diet on development and reproductive fitness of two predatory coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology **112** (3): 446–452. doi: 10.14411/eje.2015.051

Musolin D. L., Ito K. 2008. Photoperiodic and temperature control of nymphal development and induction of reproductive diapause in two predatory *Orius* bugs: interspecific and geographic differences. Physiological Entomology **33** (4): 291–301. doi: 10.1111/j.1365-3032.2008.00628.x

Omkar, Mishra G., Singh K. 2005. Effects of different wavelengths of light on the life attributes of two aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology **102** (1): 33–37. doi: 10.14411/eje.2005.005

Pandi G., Paul B., Vivek S., Shankarganesh K. 2012. Feeding potential and biology of coccinellid predator *Cheilomenes sexmaculata* (Fabricius) (Coleoptera) on aphid hosts. Indian Journal of Entomology **74** (4): 388–393.

Pullin A. S., Knight T. M. 1992. Induction and termination of reproductive diapause in a Neotropical beetle, *Chelymorpha alternans* (Coleoptera: Chrysomelidae). Journal of Zoology **227** (3): 509–516.

Reznik S. Ya., Dolgovskaya M. Yu., Ovchinnikov A. N., Belyakova N. A. 2015a. Weak photoperiodic response facilitates the biological invasion of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). Journal of Applied Entomology **139** (4): 241–249. https://doi.org/10.1111/jen.12158

Reznik S. Y., Dolgovskaya M. Y., Ovchinnikov A. N. 2015b. Effect of photoperiod on adult size and weight in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology **112** (4): 642–647. doi: 10.14411/eje.2015.081

Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. 2002. Insect Clocks. Amsterdam: Elsevier, 560 p.

Schmidt P. S., Matzkin L., Ippolito M., Eanes W. F. 2005. Geographic variation in diapause incidence, life-history traits, and climatic adaptation in *Drosophila melanogaster*. Evolution **59** (8): 1721–1732. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01821.x

Shimizu T., Kawasaki K. 2001. Geographic variability in diapause response of Japanese *Orius* species. Entomologia Experimentalis et Applicata **98** (3): 303–316. doi: 10.1023/A:1018943409650

Singh N., Mishra G., Omkar. 2016. Effect of photoperiod on slow and fast developing individuals in aphidophagous ladybirds, *Menochilus sexmaculatus* and *Propylea dissecta* (Coleoptera: Coccinellidae). Insect Science **23** (1): 117–133. doi: 10.1111/1744-7917.12182

Sota T. 1994. Larval diapause, size, and autogeny in the mosquito *Aedes togoi* (Diptera, Culicidae) from tropical to subarctic zones. Canadian Journal of Zoology **72** (8): 1462–1468.

Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. Seasonal Adaptations of Insects. New York: Oxford University Press, 411 p.

Tougeron K. 2019. Diapause research in insects: historical review and recent work perspectives. Entomologia Experimentalis et Applicata **167** (1): 27–36. https://doi.org/10.1111/eea.12753

Wang S., Tan X. L., Guo X. J., Zhang F. 2013. Effect of temperature and photoperiod on the development, reproduction, and predation of the predatory ladybird *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae). Journal of Economic Entomology **106** (6): 2621–2629.

Zhao J., Li S., Gao X. W., Zhang F., Wang S. 2015. Comparison of life tables of *Cheilomenes sexmaculata* (Coleoptera: Coccinellidae) under laboratory and greenhouse conditions. Journal of Economic Entomology **108** (4): 1700–1707. doi: 10.1093/jee/tov178

ON THE REPRODUCTIVE DIAPAUSE IN A PREDATORY LADYBIRD *CHEILOMENES SEXMACULATA* (FABRICIUS, 1781) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

S. Ya. Reznik, A. N. Ovchinnikov, A. A. Ovchinnikova, O. S. Bezman-Moseyko, N. A. Belyakova

Key words: diapause, temperature, photoperiod, variation, *Cheilomenes sexmaculata*, Coccinellidae.

SUMMARY

The ability to enter reproductive diapause was experimentally studied in females of the laboratory population of a predatory ladybird *Cheilomenes sexmaculata* originated from individuals collected in Nepal in a region of subtropical monsoon climate. The experiment included 12 regimes, i. e. combinations of 2 temperatures (20 and 24 °C), 3 photoperiods (day lengths of 10, 12, and 14 h), and 2 diets (the green peach aphid *Myzus persicae* and eggs of the grain moth *Sitotroga cerealella*). Females with undeveloped ovaries and well developed fat body were considered as diapausing. The proportion of diapausing females was significantly dependent only on temperature being 0.8% at 24 °C and 7.4% at 20 °C. Although found in only a small fraction of the studied population, the ability to enter reproductive diapause (as suggested by literature data) possibly was an important prerequisite for *Ch. sexmaculata* spread northwards to the temperate zone.

УДК 591.3 : 591.54 : 591.52 : 595.7 : 574.24

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ КЛОПОВ-СЛЕПНЯКОВ (HETEROPTERA, MIRIDAE): ПОДСЕМ. MIRINAE, ТРИБА STENODEMINI

© 2021 г. А. Х. Саулич, [1*] Д. Л. Мусолин [2]**

[1] Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: 325mik40@gmail.com
[2] Санкт-Петербургский государственный лесотехнический
университет им. С. М. Кирова
Институтский пер., 5, литер «У», С.-Петербург, 194021 Россия
**e-mail: musolin@gmail.com

Поступила в редакцию 14.01.2020 г.
После доработки 23.05.2020 г.
Принята к публикации 23.05.2020 г.

Проанализированы сезонные адаптации 8 наиболее изученных видов, относящихся к 4 родам трибы Stenodemini. Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной диапаузы свойствен 4 из исследованных видов – *Stenodema calcarata*, *S. laevigata*, *Leptopterna dolabrata* и *L. ferrugata*. Виды рода *Stenodema* имеют зимнюю имагинальную диапаузу, а оба вида рода *Leptopterna* зимуют на стадии яйца. У остальных 4 исследованных видов (*Notostira elongata*, *N. erratica*, *Trigonotylus caelestialium* и *T. tenuis*) сезонный цикл поливольтинный, и в разных географических зонах в зависимости от климатических условий они могут завершать от 1 до 5 поколений в год, зимуя в состоянии имагинальной (род *Notostira*) или эмбриональной (род *Trigonotylus*) диапаузы. Индукция зимней диапаузы осуществляется под контролем фотопериодической реакции, хорошо исследованной у видов рода *Trigonotylus*. В длиннодневных условиях самки откладывают активно развивающиеся яйца, в короткодневных – диапаузирующие. У стенодемин представлены крыловая и цветовая формы полиморфизма. На примере *L. dolabrata* показано, что высокие температура и плотность содержания в период развития личинок старших (IV и V) возрастов вызывают появление длиннокрылых самок (обычно доминируют короткокрылые самки), а самцы всегда длиннокрылые. Цветовой полиморфизм у видов с моновольтинным сезонным циклом (род *Stenodema*) проявляется в смене охристо-коричневой окраски тела у зимующих особей осенью на ярко-зеленую весной, а у поливольтинных видов (например, *Notostira elongata*) альтернативные цветовые формы связаны с разными поколениями: особи летнего поколения имеют яркую окраску травяного цвета, а самки зимующего поколения – охристо-коричневую (самцы не зимуют). На примере *Trigonotylus caelestialium* убедительно показано, что пищевой фактор может иметь самостоятельное значение в индукции диапаузы. Способность самок откладывать одновременно развивающиеся и диапаузирующие яйца в середине лета на фоне высокой температуры и длинного дня можно рассматривать как адаптивную стратегию, позволяющую сохраниться хотя бы части будущего потомства в условиях нестабильности кормовой базы. В целом обзор данных по сезонному развитию клопов трибы Stenodemini, так же, как и исследованной ранее трибы Mirini, свидетельствует о слабой изученности даже экономически важных

видов семейства Miridae. На основании этих сведений удается создать лишь общее представление о сезонных адаптациях и годичных циклах, свойственных клопам-слепнякам.

Ключевые слова: биологический метод контроля вредителей, вольтинизм, диапауза, длина дня, защита растений, личиночное развитие, полужесткокрылые, сезонное развитие, сезонный полиморфизм, фотопериодическая реакция.

DOI: 10.31857/S0367144521010020

Подсем. Mirinae Hahn, 1833 включает более 300 родов из 6 триб мировой фауны: Herdoniini, Hyalopeplini, Mecistoscelini, Mirini, Resthenini и Stenodemini. Только две из них – Mirini Hahn, 1833 и Stenodemini China, 1943 – распространены всесветно, представители остальных триб – обитатели только тропических и субтропических регионов (Schuh, Slater, 1995; Kerzhner, Josifov, 1999; Schuh, Weirauch, 2020). В предыдущей публикации (Саулич, Мусолин, 2020) мы рассмотрели годичные циклы развития и сезонные адаптации, обеспечивающие синхронизацию годичного цикла с внешними условиями у видов трибы Mirini. В настоящей статье представлены адаптации, выполняющие эту функцию у представителей трибы Stenodemini. По разным взглядам, триба включает от 32 (Schwartz, 2010) до 35 (Schuh, 2002–2013; Mrós, Wojciechowski, 2011) родов с более чем 200 видами.

Род **STENODEMA** Laporte, 1833

Stenodema calcarata (Fallén, 1807) (стенодема шиповатая).

Ареал транспалеарктический: вся Европа, кроме крайнего севера, север Африки (Марокко, Алжир, Тунис), Казахстан и Средняя Азия, север Китая, Корея (Северная и Южная), Япония. В горах Швейцарии клопов этого вида находили на высоте до 4000 м (Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010). Широкий полифаг, потенциальный вредитель зерновых культур, нередок на кукурузе и люцерне. Отмечается также на свекле, моркови и рисе (Пучков, 1972; Асанова, Искаков, 1977).

Сезонный цикл моновольтинный по всему ареалу. Зимуют имаго. Весной после зимовки клопы появляются обычно в апреле. В мае самки откладывают яйца, и личинки развиваются в течение июня–июля. В середине августа окрыляются имаго, которые остаются зимовать (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959).

Еще в начале XX в., вероятно, впервые для полужесткокрылых, Э. Батлер (Butler, 1923) опубликовал данные по фенологии *S. calcarata* на Британских островах с детальным описанием цветовых вариаций имаго в разные сезоны года. По наблюдениям Э. Батлера, имаго встречаются с февраля по октябрь. Особи, собранные с февраля по июнь или начало июля, имеют зеленую окраску тела, а с июля по октябрь – всегда охристую или коричневую. В начале ноября коричневые особи уходят на зимовку и остаются в местах зимовки до весны следующего года, однако, по наблюдениям Э. Батлера, появляющиеся весной имаго всегда зеленые. Поскольку личинки никогда не встречались зимой, автор пришел к заключению, что эти зеленые весенние имаго не могут быть вторым поколением. Следовательно, в течение зимовки клопы постепенно меняют окраску с коричневой на зеленую. В поддержку этой версии Э. Батлер отметил, что в июне у некоторых клопов отдельные участки тела имели зеленую окраску, тогда как остальные части все еще оставались охристыми. При этом была подмечена еще одна особенность: все весенние зеленые особи были самками, из чего был сделан вывод, что зимуют только самки, оплодотворенные осенью. Смена окраски

у самок представляется адаптивной, поскольку ранней весной клопы обычно находятся на корнях и стеблях растений и лишь с появлением листьев переходят на листовую пластинку, постепенно меняя к этому моменту свою окраску (Butler, 1923).

Две сезонные формы *S. calcarata* описаны также в Швеции, при этом отмечено, что зимуют и самцы, но, в отличие от самок, за время зимовки они окраску обычно не меняют, а остаются коричневыми (Kullenberg, 1944). Позже подобное явление сезонной смены окраски тела, описанное для многих видов полужесткокрылых, получило название сезонного полифенизма (полиморфизма) (Tauber et al., 1986; Walker, 1986; Саулич, Мусолин, 2007а, 2007б; Saulich, Musolin, 2018).

Stenodema laevigata (Linnaeus, 1758) (стенодема гладкая).

Ареал транспалеарктический: вся Европа, кроме крайнего севера, север Африки (Марокко, Алжир, Тунис), Казахстан и Средняя Азия, север и северо-запад Китая (Kerzhner, Josifov, 1999). Полифаг. Повреждает зерновые культуры и злаковые травы.

Моновольтинный вид, зимуют имаго (Southwood, Leston, 1959; Пучков, 1972; Асанова, Искаков, 1977). Сезонное развитие *S. laevigata* подробно исследовано на юге Англии (Woodward, 1952). В отличие от *S. calcarata*, у *S. laevigata* зимуют и самки, и самцы. В течение осени идет подготовка к зимовке: накапливаются жировые резервы и сокращается содержание свободной воды в теле клопов, как это свойственно насекомым при формировании диапаузы. Яйца не развиваются, и созревание самок полностью задерживается до весны. Самцы медленно созревают в течение зимы, но копуляция происходит только весной, после чего они вскоре погибают. Во второй половине мая самцы встречаются очень редко и полностью отсутствуют в конце июня. Самки живут примерно на месяц дольше, и некоторые из них доживают до конца июля. Яйцекладка начинается во второй половине мая и продолжается до конца июня или начала июля. Личинки отрождаются в течение июня–июля, продолжительность их развития в природных условиях составляет около одного месяца. В июле окрыляются первые имаго нового поколения, поэтому в течение короткого периода летом можно встретить одновременно взрослых особей, принадлежащих к разным поколениям – прошлогоднему (перезимовавшему) и новому (летнему). Подобно *S. calcarata* этому виду свойствен сезонный цветовой полифенизм: перед зимовкой имаго охристые, а в конце весны появляются клопы, имеющие травяно-зеленую окраску (Woodward, 1952).

Род **LEPTOPTERNA** Fieber, 1858

Leptopterna dolabrata (Linnaeus, 1758) (лептоптерна луговая, злаковый луговой клоп; meadow plant bug).

Ареал голарктический; в Северную Америку вид завезен (Butler, 1923; Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999), натурализовался на востоке и западе, но не в центральной части континента (рис. 1), и обитает совместно с аборигенным видом *L. amoena* Uhler (Scudder, Schwartz, 2001). Вредит семенникам многолетних злаков (Пучков, 1972; Винокуров и др., 2010).

Сезонный цикл лептоптерны луговой строго моновольтинный: на всем протяжении ареала завершается только одно поколение в год, зимуют яйца (рис. 2).

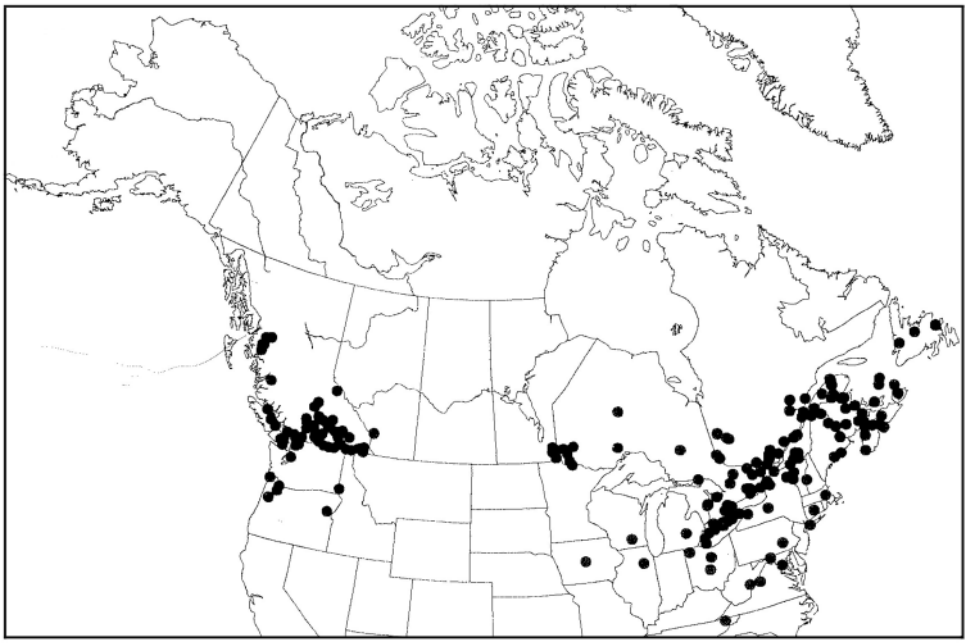

Рис. 1. Ареал *Leptopterna dolabrata* (L.) в Северной Америке (по: Scudder, Schwartz, 2001).

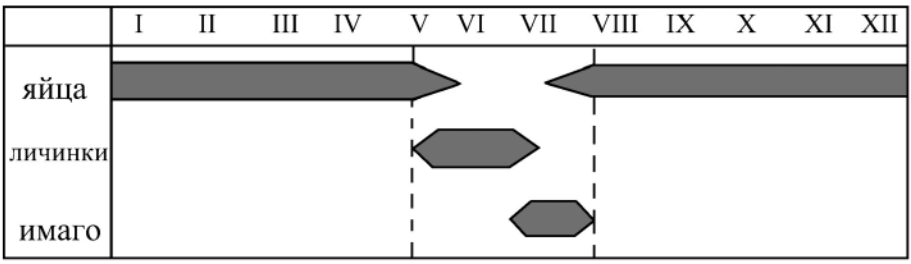

Рис. 2. Сезонный цикл *Leptopterna dolabrata* (L.) в Киле
(Германия, 54.3° с. ш., 10.1° в. д.; по: Braune, 1971).

В Германии (Киль, 54.3° с. ш., 10.1° в. д.) личинки отрождаются в мае, имаго окрыляются в июле и откладывают диапаузирующие яйца. Диапауза облигатная. Таким образом, 9 месяцев в году продолжается зимняя эмбриональная диапауза, и лишь 2–3 месяца клопы активны (Braune, 1971; название вида в работах Х.Ю. Брауне приведено с ошибкой как *Leptopterna dolobrata*). Терминация диапаузы происходит под действием пониженных температур. В лабораторных условиях показано, что активация более половины зимующих яиц возможна только после длительного (в течение 210 дней) содержания их при температуре +5 °C (Braune, 1973). По мнению автора, одна из причин строгого моновольтинизма лептоптерны луговой – особенности питания личинок. Основными кормовыми растениями для них служат доступные только в начале лета *Dactylis glomerata* L. и *Alopecurus pratensis* L., на ушках (парные бо-

ковые выросты в месте соединения пластинки и влагалища листа) которых только и питаются личинки I–III возрастов. Личинки старших возрастов и имаго *L. dolabrata* способны питаться на листьях и стеблях кормовых растений.

У взрослых особей *L. dolabrata* ярко выражен крыловой диморфизм, который проявляется в том, что самки бывают короткокрылыми и длиннокрылыми, самцы – всегда длиннокрылые (рис. 3). Этот диморфизм контролируется и генетически, и экологически (внешними факторами среды; Braune, 1983). Сравнительный анализ длины крыла самцов и длиннокрылых самок показал, что размеры крыльев у особей разного пола практически не различаются, но при этом обнаружено, что среди самок существуют только две формы: либо длиннокрылые, либо короткокрылые, никаких промежуточных форм нет (рис. 4). Процентное соотношение короткокрылых и длиннокрылых самок различается в разных популяциях лептоптерны. В окрестностях Киля преобладают короткокрылые самки, их доля в отдельные годы составляет до 90 %.

Чтобы понять механизм, регулирующий доли длиннокрылых и короткокрылых самок в популяции *L. dolabrata,* была проведена серия экспериментов. В первом из них личинок I возраста собирали в природных условиях в Киле, переносили в лабораторные условия (17…25 °C; фотопериод 12 ч день : 12 ч ночь) и далее при разной плотности содержания выращивали в нейлоновых садках до окрыления имаго. Этот эксперимент показал, что с увеличением плотности содержания (от 25 до 400 личинок в одном садке) многократно растет и доля длиннокрылых самок (с 3.9…7.4 до 44.1 %; табл. 1). В следующем эксперименте изучали влияние не только плотности содержания личинок, но и температуры, причем эти факторы (и их комбинации) воздействовали на личинок и младших (I–III), и старших (IV и V) возрастов. Как и в первом эксперименте, с ростом плотности содержания личинок повышалась и доля длиннокрылых особей среди взрослых самок (табл. 2). Понижение температуры, однако, вы-

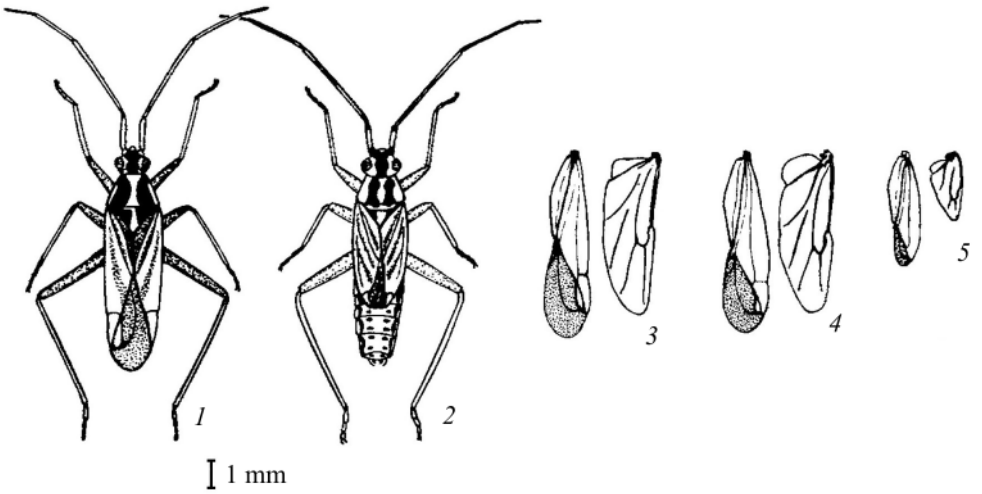

Рис. 3. Крыловой диморфизм у *Leptopterna dolabrata* (L.) (по: Braune, 1983).

1 – длиннокрылый самец; *2* – короткокрылая самка; *3–5* – передняя и задняя пары крыльев: *3* – самцов, *4* – длиннокрылых самок, *5*– короткокрылых самок.

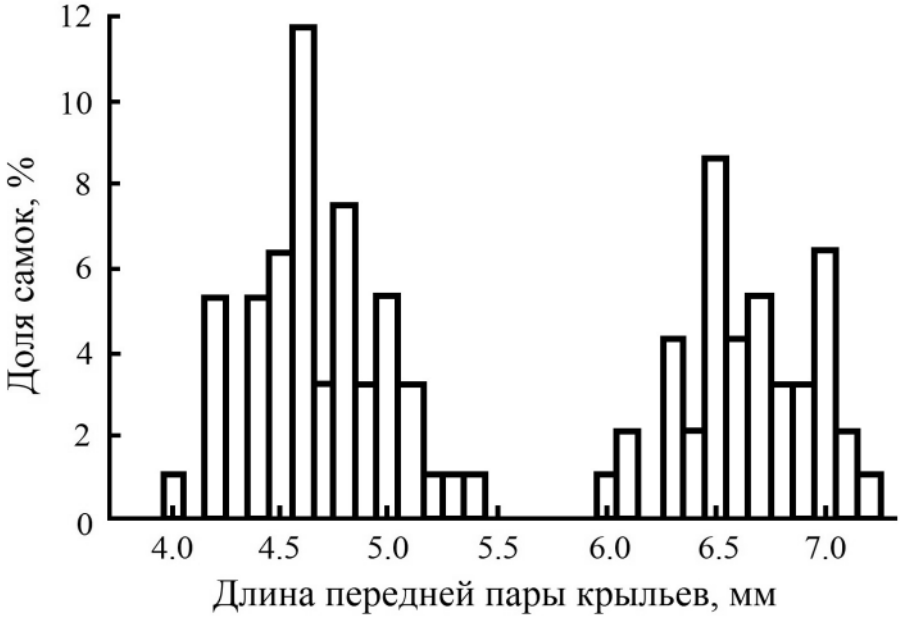

Рис. 4. Бимодальное распределение доли самок *Leptopterna dolabrata* (L.) по длине передней пары крыльев (n = 93) в популяции из Киля (Германия, 54.3° с. ш., 10.1° в. д.) (по: Braune, 1983).

Первый пик (со средней длиной крыла около 4.5 мм) – короткокрылые самки, второй пик (со средней длиной около 6.5 мм) – длиннокрылые самки.

Таблица 1. Влияние плотности содержания личинок на проявление крылового диморфизма у самок *Leptopterna dolabrata* (L.) (по: Braune, 1983)*

Количество личинок		Смертность личинок (%)	Количество окрылившихся имаго			Доля длинно-крылых самок (%)
в садке	в экспери-менте		самцов	коротко-крылых самок	длинно-крылых самок	
25	250	16.0	116	87	7	7.4
50	250	13.2	115	98	4	3.9
100	200	25.0	87	60	3	4.8
200	400	28.3	170	85	32	27.4
400	400	22.8	216	52	41	44.1

П р и м е ч а н и е. * Личинки I возраста были собраны в природе, перенесены в лабораторные условия (17…25 °C; фотопериод 12 ч день : 12 ч ночь) и далее выращивались при разной плотности содержания в нейлоновых садках (30 × 22 × 35 см).

Таблица 2. Влияние плотности содержания личинок и температуры в разные фазы суточного цикла (днем и ночью) на крыловой диморфизм у самок Leptopterna dolabrata (L.) (по: Braune, 1983)

Экспериментальные условия на протяжении разных личиночных возрастов					Количество				Доля длиннокрылых самок (%)
					личинок в одном садке	окрылившихся самцов	окрылившихся самок		
I	II	III	IV	V			коротко-крылые	длинно-крылые	
n	n	n	n	n	400	171	112	44	28.2
N	N	N	N	N	400	154	61	93	60.4
N *	N *	N *	N *	N *	400	174	92	59	39.1
n	n	n	N	N	600	248	99	113	53.3
N	N	N	n	n	600	256	129	81	38.6
N *	N *	N *	N	N	400	169	68	75	52.4
N	N	N	N *	N *	400	157	91	69	43.1

Примечания. n – низкая плотность содержания (50 личинок/садок); ритм температуры: 22 °C днем (12 ч), 16 °C ночью (12 ч); N – высокая плотность содержания (200 личинок/садок); ритм температуры: 22 °C днем (12 ч), 16 °C ночью (12 ч); N * – высокая плотность содержания (200 личинок/садок); температура: 16 °C днем и ночью.

зывало снижение доли длиннокрылых самок. Наиболее сильно эти эффекты проявились при воздействии этих факторов на личинок старших возрастов (Braune, 1983).

В данных экспериментах были выявлены разные формы крылового полиморфизма. Это и генетический половой диморфизм (наличие разных крыловых форм у представителей разных полов), и экологический диморфизм (дифенизм) у самок, природа которого не вполне ясна (вероятно, он регулируется как генетическими, так и экологическими факторами). Однако такой полиморфизм вряд ли можно назвать сезонным, так как вид дает только одно поколение в год. Вероятно, если условия в стации стабильны и благоприятны, то в популяции велика доля короткокрылых самок, а при ухудшении экологических условий, когда грозит истощение кормовой базы (при перенаселении или при слишком высоких температурах), формируется больше длиннокрылых самок, которые при необходимости вместе с самцами могут мигрировать, перелетая в новые стации с более благоприятными условиями. Кроме того, короткокрылые самки созревают быстрее длиннокрылых, так как им не нужно расходовать энергию на развитие крыловой мускулатуры (Braune, 1983), и сэкономленные ресурсы они могут направить на репродукцию.

Leptopterna ferrugata (Fallén, 1807).

Ареал голарктический (Scudder, Schwartz, 2001; Винокуров и др., 2010). Предпочитает влажные биотопы, болота (Винокуров, Канюкова, 1995), хотя в Англии вид считают более сухолюбивым, чем *L. dolabrata* (Southwood, Leston, 1959). Повреждает посевные травы. В Северной Америке отмечен как вредитель семян ржи.

Дает одно поколение в год (Southwood, Leston, 1959; Асанова, Искаков, 1977). Зимуют яйца, отложенные в стебли растений. Имаго наиболее многочисленны в июле, к концу августа обычно отмирают. По наблюдениям в Англии, самцы всегда полнокрылые, самки в основном короткокрылые. Длиннокрылые самки встречаются очень редко (не более 4 % особей в популяциях), а короткокрылость у них проявляется в разной степени (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959).

Род **NOTOSTIRA** Fieber, 1858

Notostira elongata (Geoffroy, 1785) (стройный странствующий клоп).

Ареал западно-центральнопалеарктический (Винокуров и др., 2010). Вредит злаковым травам и зерновым культурам (Пучков, 1972; Асанова, Искаков, 1977).

Сезонное развитие и фенология подробно изучены на юге Англии (Woodward, 1952). Как оказалось, автор исследовал особенности развития *N. elongata*, ошибочно определив его как *N. erratica* (на ошибку указали позже: Woodroffe, 1977; см. также: Wheeler, 2001, с. 80). *Notostira elongata* на Британских островах развивается в двух поколениях за сезон (Woodward, 1952; Dolling, 1973). Имаго разных поколений (летнего и осеннего) различаются по цвету, размерам и пропорциям частей тела. Летние особи крупнее и имеют более длинные антенны и крылья, чем у особей зимующего поколения (Southwood, Leston, 1959). Зимуют самки второго поколения. После зимовки с апреля–мая самки начинают откладывать яйца. Личинки отрождаются в мае–июне, а в июне–июле окрыляются имаго первого (летнего) поколения. Имаго быстро созревают и дают начало второму (осеннему) поколению. Личинки этого второго поколения встречаются вплоть до сентября.

Имаго осеннего поколения окрыляются в основном в августе–сентябре. Копуляция происходит осенью, после чего самцы вскоре погибают. В отличие от них самки второго поколения живут долго. Осенью они накапливают небольшие жировые запасы и избавляются от излишней свободной воды в организме. Как показали вскрытия, яйцеводы этих самок содержат ооциты на начальных этапах развития, которые при высокой температуре способны переходить к интенсивному росту. Однако низкая температура зимой приостанавливает их дальнейший рост до весны следующего года. С наступлением теплых весенних дней самки постепенно созревают и начинают откладывать яйца. В это время окраска их тела изменяется незначительно. Если осенью они имели охристо-коричневый цвет, то в период откладки яиц брюшко самок становится зеленоватым. В отличие от близких в систематическом отношении особей рода *Stenodema* (*S. calcarata*, *S. laevigata*), имеющих моновольтинный сезонный цикл и резко меняющих окраску в течение зимовки от охристо-коричневой осенью до ярко-зеленой весной, у *N. elongata* отличаются особи только дочернего (летнего) поколения, тело которых имеет яркую травяную окраску. Таким образом, важно подчеркнуть, что у стенодемы окраска изменяется у одной и той же особи, а у *N. elongata* различие в окраске проявляется между особями разных поколений (Woodward, 1952).

В экспериментальных условиях на примере популяции *N. elongata* из Аскота (Англия, Беркшир; 51.4° с. ш., 0.7° в. д.) показано, что смена физиологических состояний у клопов (активность – имагинальная диапауза – терминация диапаузы), а также чередование цветовых форм, контролируются длиной дня (Dolling, 1973). По результатам опытов, проведенных в лаборатории при 20 °C, обнаружено, что существует

фотопериодический порог (15–16 ч света в сутки), определяющий судьбу следующего поколения. Коричневые самки, окрылившиеся при длине дня меньше пороговой, продуцировали также поколение с коричневой окраской. В том случае, когда длина дня превышала пороговое значение, развитие потомства шло по альтернативному сценарию: формировалась дочерняя генерация с зеленой окраской, как это обычно происходит в природных условиях в начале лета. Потомство зеленых самок, содержавшихся в фотопериоде 16 ч света в сутки, было смешанным при доминировании коричневой формы. Результаты опытов по терминации диапаузы дали основание предполагать, что диапаузирующие самки реагируют на изменяющуюся длину дня (Dolling, 1973).

Проведенные в Германии (Тюрингия, Йена: 50.9° с. ш., 11.6° в. д.) исследования подтвердили обоснованность такого предположения. Было обнаружено, что развитие ооцитов у перезимовавших самок начинается по окончании диапаузы, а триггером активации в этом случае выступала длина дня, но не температура (Wegener, 1997).

Notostira erratica (Linnaeus, 1758) (северный странствующий клопик).

Ареал палеарктический: вся Европа, кроме крайнего севера, Казахстан и Средняя Азия, Грузия, Армения, Азербайджан, Турция, Иран, Туркмения (Kerzhner, Josifov, 1999). Вредит зерновым культурам и возделываемым травам.

На севере Казахстана образует 2 или 3 поколения в год (Асанова, Искаков, 1977). Исследован в Англии, где завершает 2 поколения в год с зимовкой имаго. Так же, как у *N. elongata*, самки в зависимости от физиологического состояния (репродуктивно активные или диапаузирующие) имеют разную окраску тела: зимующие особи охристо-коричневые с розоватым оттенком, активные – ярко-зеленые (Butler, 1923).

Род **TRIGONOTYLUS** Fieber, 1858

Trigonotylus caelestialium (Kirkaldy, 1902) (хлебный клопик; rice leaf bug).

Ареал голарктический (Винокуров и др., 2010). Описан из Китая, значительно позже был обнаружен в Германии (Wagner, 1956) и Польше (Korcz, 1979), почти одновременно с этим впервые отмечен в Северной Америке (Carvalho, Wagner, 1957; цит. по: Wheeler, Henry, 1985), в дальнейшем был выявлен во многих штатах США и провинциях Канады. Относительно недавно вид был обнаружен в Италии (Giudici, Villa, 2006). Вредит зерновым культурам, особенно пшенице, рису и посевным травам, повреждая и вегетативные органы, и зерна.

В разных зонах в соответствии с температурными условиями дает от 1 до 5 поколений за год. Зимуют яйца. Раннеэмбриональная диапауза формируется в период образования зародышевой пластинки (germ-band stage), как это происходит у всех исследованных видов сем. Miridae с диапаузой на стадии яйца (Cobben, 1968).

В Палеарктике *T. caelestialium* – самый многочисленный и наиболее широко распространенный вид рода. В отдельные годы в центральных районах России численность хлебных клопиков бывает очень высокой, достигая 1500 особей на 100 взмахов сачком (Михайлова, 1979). На большей части палеарктического ареала завершаются 2 или 3 поколения в год (Пучков, 1972; Асанова, Искаков, 1977; Шек, Евдокимов, 1981). Сроки отрождения личинок первого поколения сильно варьируют по годам, что определяет нестабильность всего фенологического развития. Так, по на-

блюдениям в Центрально-Черноземной зоне России, Поволжье и на Урале, окрыление имаго второго поколения наблюдается с начала июля до середины августа. При раннем окрылении второго поколения в теплые годы развивается третье, как правило, малочисленное поколение (Михайлова, 1980). В Тюмени отмечают 2 поколения в год (Санникова, Гарбар, 1981), на севере Казахстана – 3 (Шек, Евдокимов, 1981).

Тщательные исследования *T. caelestialium* проведены в Японии, где этот вид серьезно вредит рису (Higuchi, 2010; цит. по: Shintani, 2017). По данным лабораторных экспериментов, наступление зимней эмбриональной диапаузы у *T. caelestialium* контролируется длиной дня, действующей на материнское поколение, при этом чувствительность к длине дня проявляют и личинки старших возрастов, и имаго. В условиях длинного дня самки откладывают развивающиеся яйца, а в условиях короткого дня – диапаузирующие (Okuyama, 1982; Kudô, Kurihara, 1989). На примере популяции хлебных клопиков из Дзёэцу (Ниигата, 37.1° с. ш., 138.2° в. д.) показано, что адекватный ответ самок на длину дня проявляется лишь при температуре ниже 25 °C. При самой высокой из исследованных температур (34 °C) независимо от фотопериода самки откладывают только недиапаузирующие яйца (рис. 5; Higuchi, Takahashi, 2005).

Длиннодневная фотопериодическая реакция индукции зимней эмбриональной диапаузы у *T. caelestialium* проявляет слабую географическую изменчивость, что подтверждается близким значением ее порога у исследованных географических популяций хлебных клопиков с о. Хоккайдо и из г. Дзёэцу, расположенного на 6° южнее. В обоих случаях порог реакции расположен между 13 и 14 ч при температурах 23–25 °C (Okuyama, 1982; Higuchi, Takahashi, 2005).

При исследовании роли возраста самок в процессе короткодневной индукции зимней эмбриональной диапаузы у *T. caelestialium* обнаружилось, что по мере ста-

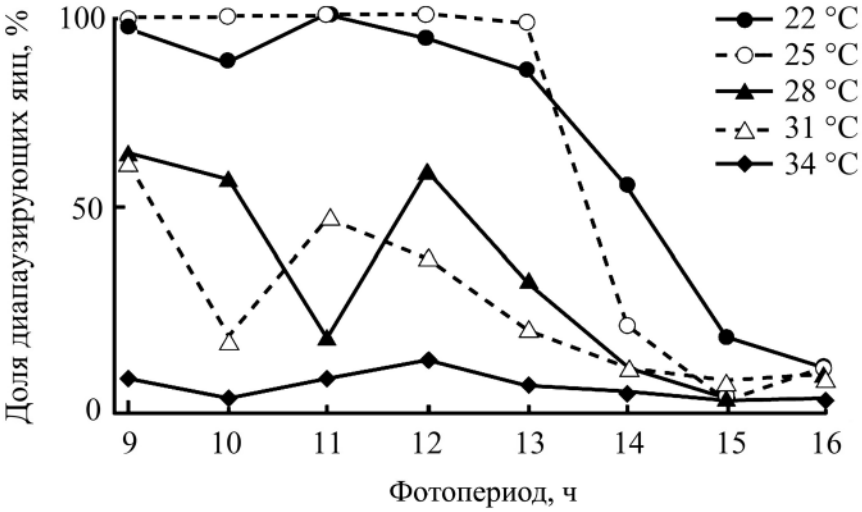

Рис. 5. Влияние фотопериода и температуры на долю (%) диапаузирующих яиц *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) в Дзёэцу (Япония, Ниигата, 37.1° с. ш., 138.2° в. д.; по: Higuchi, Takahashi, 2005). Клопов родительского поколения от яйца до имаго содержали в условиях константных длины дня и температуры.

рения самки утрачивают чувствительность к короткому дню и доля недиапаузирующих яиц в их потомстве возрастает (Kudô, Kurihara, 1989).

На о. Хоккайдо (Асахикава, 43.7° с. ш., 142.4° в. д.) за вегетационный сезон развиваются 3 поколения и в августе самки откладывают первые диапаузирующие яйца. В дальнейшем количество диапаузирующих яиц постепенно возрастает, и в сентябре все 100 % яиц, отложенных самками третьего поколения, находятся в состоянии диапаузы (Okuyama, 1982; цит. по: Kudô, Kurihara, 1988). Южнее (о. Хонсю; Мориока, 39.7° с. ш., 141.1° в. д.) отмечается 5 поколений *T. caelestialium* за сезон, но часть самок уже в июне откладывает диапаузирующие яйца (рис. 6, *1*). В июле доля таких самок достигает 50 %, а затем сокращается (рис. 6, *2*), при этом доля диапаузирующих яиц в потомстве отдельных самок изменяется от 3 до 100 %. Таким образом, в зависимости от зоны обитания сезонная динамика формирования эмбриональной диапаузы меняется. На севере Японии доля диапаузирующих яиц постепенно возрастает от августа к сентябрю, тогда как южнее максимальная доля диапаузирующих яиц отмечается уже в середине лета (Kudô, Kurihara, 1988).

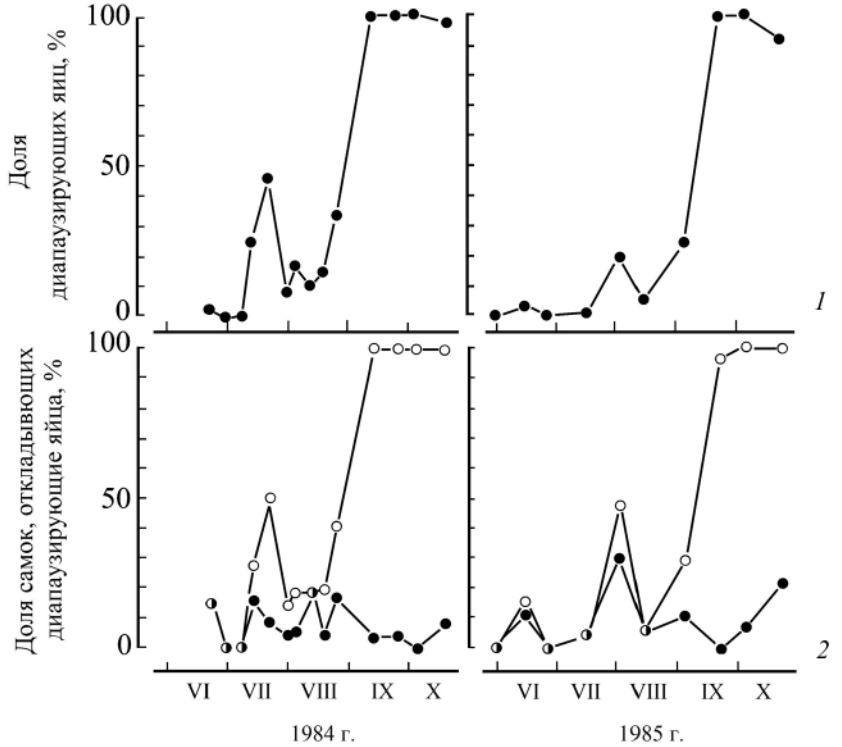

Рис. 6. Сезонное изменение доли (%) диапаузирующих яиц и доли самок, откладывающих диапаузирующие и активно развивающиеся яйца в природных популяциях *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) в разные годы в Морioке (Япония, о. Хонсю, 39.7° с. ш., 141.1° в. д.; по: Kudô, Kurihara, 1988).

1 – изменение доли самок, откладывающих диапаузирующие яйца (светлые символы), и самок, откладывающих и диапаузирующие, и активно развивающиеся (т. е. недиапаузирующие) яйца (темные символы) в природных популяциях; *2* – изменение доли диапаузирующих яиц.

Убедительные данные о влиянии вида и физиологического состояния кормового растения на формирование диапаузы у *T. caelestialium* были получены и в опытах с использованием в качестве корма растений с разными сроками вегетации (Shintani, 2004; Shintani, Nagamine, 2020). В экспериментах учитывали количество диапаузирующих яиц в потомстве самок, собранных на разных видах злаков (Poaceae), произрастающих на трех близко расположенных (150–400 м) экспериментальных участках, что позволило нивелировать различия влияния температуры и длины дня на развитие и физиологическое состояние самок материнского поколения (рис. 7). На первом участке (линия *а*) произрастали виды злаков с ранней вегетацией, которые к середине лета по мере старения становились малопригодными для питания клопов. На втором участке (*б*) произрастали злаки, период активной вегетации которых завершался на 30 дней позже. На третьем участке (*в*) росли другие виды растений этого же семейства с более длительными периодами вегетации, физиологическое состояние которых оставалось удовлетворительным до поздней осени. Первый пик доли диапаузирующих яиц отчетливо выражен в потомстве самок, собранных на участке *а*, что, несомненно, было стимулировано физиологическим состоянием их кормового растения. Второй пик доли диапаузирующих яиц сдвинут примерно на 30 дней, что совпадает с периодом, во время которого происходит старение злаков на участке *б*. Лишь самки, собранные на участке *в*, откладывали в основном недиапаузирующие яйца до самого конца августа, поскольку качество (физиологическое состояние) кормового растения сохранялось на благоприятном для питания клопов уровне до конца лета (рис. 7; Shintani, 2004; Shintani, Nagamine, 2020).

Эти полевые данные получили подтверждение и в лабораторных условиях: самки, собранные в природе в конце июня (когда на участке *а* наблюдали пик доли диапаузирующих яиц), очень отчетливо и быстро реагировали на предложенные им в лаборатории кормовые растения. Если самкам предлагали в качестве корма собранные в природе уже подсыхающие к этому времени растения лисохвоста равного (*Alopecurus aequalis* Sobol.), 40–100 % таких самок продолжали откладывать диапаузирующие яйца. Однако если самкам в лаборатории предлагали оптимальный свежий корм (проростки пшеницы *Triticum aestivum* L.), они очень быстро переключались на откладку недиапаузирующих яиц (Shintani, Nagamine, 2020).

Диапауза, наступающая у насекомых летом в условиях длинного дня и высокой температуры, обычно рассматривается как особая форма покоя – летняя диапауза, или эстивация (Саулич, Мусолин, 2017). В данном случае, несмотря на раннее формирование эмбриональной диапаузы у *T. caelestialium*, она все-таки является зимней диапаузой, поскольку ее основная экологическая функция – переживание зимнего сезона, и личинки из покоящихся яиц отрождаются только весной следующего года (Kudô, Kurihara, 1988), а не в конце лета, как при летней диапаузе.

В Неарктике *T. caelestialium* широко известен как вредитель зерновых культур (Blinn, Yonke, 1986). Подробно прослежено сезонное развитие популяции хлебного клопика в штате Пенсильвания (США, ≈ 40° с. ш.). Личинки из перезимовавших яиц отрождаются с середины апреля до начала мая, и уже в первой неделе мая встречаются личинки II–IV возрастов, а в конце мая появляются первые имаго. Личинки младших возрастов второго поколения в массе встречаются в середине июля. В дальнейшем летние поколения перекрываются, и особи, принадлежащие к разным поколениям, встречаются одновременно. По мнению некоторых авторов (Wheeler,

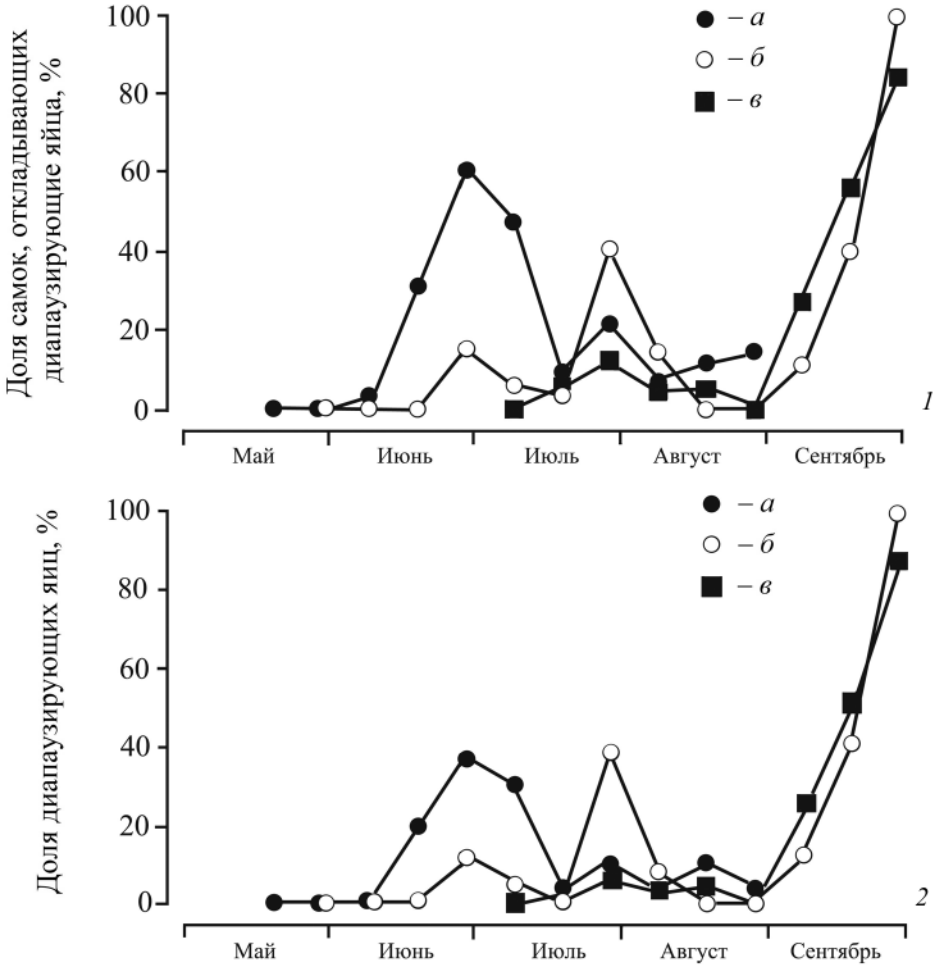

Рис. 7. Сезонное изменение доли (%) диапаузирующих яиц *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) на трех участках в Дзёэцу (Япония, Ниигата, 37.1° с. ш., 138.2° в. д.), различающихся по срокам вегетации кормовых растений (Poaceae): *а* – раннелетняя, *б* – среднелетняя; *в* – позднелетняя (по: Shintani, Nagamine, 2020).

1 – доля (%) самок, откладывающих диапаузирующие яйца; *2* – доля (%) диапаузирующих яиц. Самок собирали с разных растений с интервалом в 10 дней, подсчитывали количество и определяли состояние яиц, отложенных ими в течение первых двух дней после переноса в лабораторию.

Henry, 1985), появление личинок I и II возрастов в конце августа отмечает начало четвертого поколения, имаго которого откладывают зимующие яйца. В штате Миссури (37.2° с. ш.) обычно реализуются 2 или 3 поколения в течение сезона (Blinn, Yonke, 1986), в Вайоминге (Wyoming, 42° с. ш.) отмечено развитие только 1 поколения за год (Stephens, 1982).

Trigonotylus tenuis Reuter, 1893 (rice leaf bug).

Распространен в центральной части и на юге Европы, на севере Африки, в Азии, Центральной Америке, в Австралии, в тропических и субтропических широтах обоих

полушарий (Kerzhner, Josifov, 1999). При питании вредит злакам (в первую очередь – культивируемому рису), а также представителям семейств мальвовых и сложноцветных (Shintani, Higuchi, 2008).

Факторы, регулирующие сезонный цикл *T. tenuis*, экспериментально исследованы в Японии (Shintani, Higuchi, 2008). *Trigonotylus tenuis*, так же как *T. caelestialium*, имеет поливольтинный сезонный цикл с зимовкой на эмбриональной стадии. Наступление эмбриональной диапаузы определяется продолжительностью дня в период развития родительского поколения. В длинном дне самки откладывают развивающиеся яйца, а в коротком – диапаузирующие. Фотопериодическая реакция длиннодневного типа зависит от температуры. При 17.5, 20.0 и 22.5 °C самки проявляют отчетливую реакцию на длину дня, а при более высокой температуре (25, 27.5 и 30 °C) самки не реагируют на длину дня и во всех фотопериодических режимах откладывают недиапаузирующие яйца (рис. 8).

Сравнительный анализ эко-физиологических свойств *T. tenuis* и *T. caelestialium* показал, что в схеме сезонного развития этих 2 видов много общего. Длительность

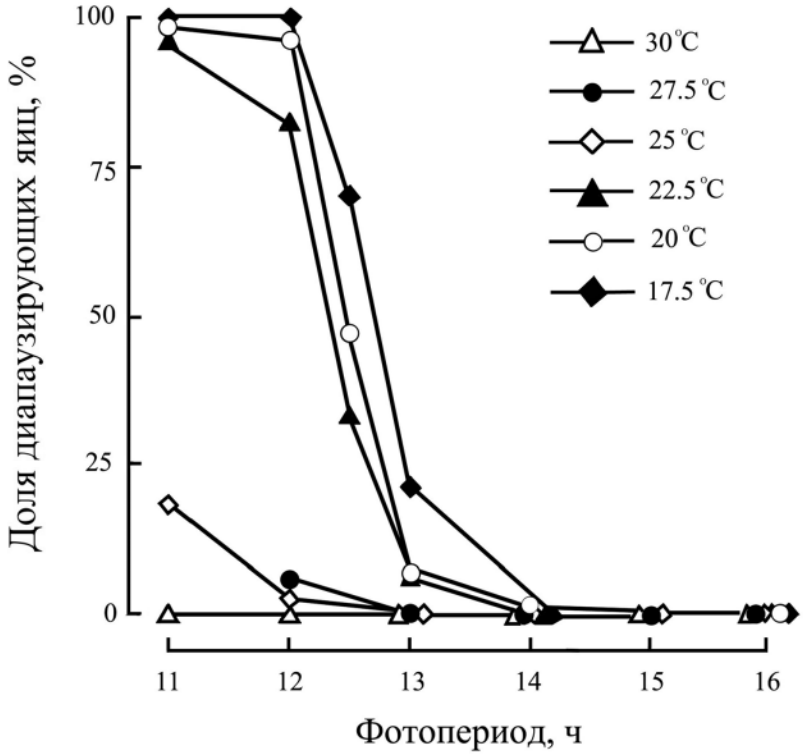

Рис. 8. Фотопериодическая реакция индукции эмбриональной диапаузы у *Trigonotylus tenuis* Reuter при различной температуре; популяция из окр. Изуми-Сано (Япония, Осака, 34.4° с. ш., 135.3° в. д.) (по: Shintani, Higuchi, 2008). Особей материнского поколения содержали при разных комбинациях длины дня и температуры и учитывали долю диапаузирующих яиц в потомстве.

развития яиц и личинок, а также продолжительность преовипозиционного периода в пределах исследованных температур варьировали слабо (табл. 3). Мало различались и показатели нижнего температурного порога развития и сумм эффективных температур, обеспечивающих завершение одной полной генерации у сравниваемых видов (табл. 4).

Анализируя результаты исследования, авторы пришли к заключению, что небольшие различия в температурных нормах развития отдельных стадий и свойствах фотопериодических реакций, контролирующих сроки наступления диапаузы и определяющие фенологию локальных популяций, свидетельствуют о более южном происхождении *T. tenuis* по сравнению с *T. caelestialium* (Shintani, Higuchi, 2008).

Таблица 3. Продолжительность отдельных онтогенетических периодов у *Trigonotylus tenuis* Reuter (по: Shintani, Higuchi, 2008) и *T. caelestialium* Kirkaldy (по: Takahashi, 2001) при разных температурах

T. tenuis				*T. caelestialium*			
Температура, °C	Продолжительность периода, m ± S. D., дн.			Температура, °C	Продолжительность периода, m ± S. D., дн.		
	Эмбриональная стадия	Личиночная стадия	Созревание самок		Эмбриональная стадия	Личиночная стадия	Созревание самок
17.5	–	33.0 ± 3.4	–	15.0	25.5 ± 1.09	–	10.3 ± 2.30
20.0	12.5 ± 1.0	21.2 ± 1.8	6.2 ± 1.4	19.0	11.6 ± 0.50	27.9 ± 2.42	6.8 ± 1.77
22.5	9.0 ± 0.7	15.5 ± 1.2	4.4 ± 1.2	23.0	7.6 ± 0.50	17.4 ± 0.28	4.4 ± 1.12
25.0	7.1 ± 0.6	12.4 ± 1.1	3.5 ± 0.9	27.0	6.0 ± 0.24	12.0 ± 1.07	3.1 ± 0.68
27.5	6.2 ± 0.4	10.8 ± 0.9	3.2 ± 0.6	31.0	5.0 ± 0.19	9.1 ± 0.66	2.9 ± 0.64
30.0	5.4 ± 0.3	9.2 ± 0.6	2.9 ± 0.6	–	–	–	–

Таблица 4. Эко-физиологические параметры развития *Trigonotylus tenuis* Reuter (по: Shintani, Higuchi, 2008) и *T. caelestialium* Kirkaldy (по: Takahashi, 2001) в Японии

Онтогенетические периоды	*T. tenuis*		*T. caelestialium*	
	Нижний температурный порог развития, °C	Сумма эффективных температур, гр.-дн.	Нижний температурный порог развития, °C	Сумма эффективных температур, гр.-дн.
Эмбриональная стадия	12.5	91.9	10.4	114.9
Личиночная стадия	12.7	155.8	13.6	161.3
Созревание самок	11.7	49.7	9.4	59.9

ОБСУЖДЕНИЕ

В данном обзоре проанализированы сезонные адаптации лишь 8 подробно исследованных видов, относящихся к 4 родам трибы Stenodemini. Тем не менее, они создают представление о разнообразии реакций, участвующих в контроле сезонного развития и формировании годичных циклов у представителей этой небольшой (около 200 видов) трибы.

Среди стенодемин отмечен крыловой полиморфизм, который широко распространен в некоторых таксонах полужесткокрылых, например у водных и околоводных видов (Andersen, 1982; Schuh, Slater, 1995; Musolin, Saulich, 1999; Саулич, Мусолин, 2007а, 2007б). На примере *Leptopterna dolabrata* показано, что крыловой диморфизм контролируется и генетически (самки – короткокрылые и полнокрылые, самцы – всегда полнокрылые), и экологически (Braune, 1983). Высокие температура и плотность содержания в период развития личинок IV и V возрастов увеличивают в популяции долю длиннокрылых самок, хотя, как правило, такие особи редко встречаются в природе.

Полиморфизм по окраске тела проявляется у разных видов стенодемин по-разному, что, вероятно, связано с типом сезонного цикла. Представители рода *Stenodema* (*S. calcarata*, *S. laevigata*) имеют моновольтинный сезонный цикл и резко меняют окраску в течение зимовки от охристо-коричневой осенью до ярко-зеленой весной, а у близкого в систематическом отношении поливольтинного вида *Notostira elongata* альтернативные цветовые формы связаны с разными поколениями: особи летнего поколения имеют яркую травяную окраску, а самки следующего (зимующего) поколения – охристо-коричневую. Таким образом, важно подчеркнуть, что у стенодем окраска изменяется у одной и той же особи, а у *N. elongata* сезонный полиморфизм по окраске проявляется у особей разных поколений (Woodward, 1952). Смена цветовых форм у *N. elongata* контролируется длиной дня (Dolling, 1973).

Моновольтинный сезонный цикл на основе облигатной диапаузы свойствен 4 из исследованных видов – *Stenodema calcarata*, *S. laevigata*, *Leptopterna dolabrata* и *L. ferrugata*. При этом виды рода *Stenodema* имеют имагинальную диапаузу, а оба вида рода *Leptopterna* зимуют на стадии яйца. У остальных 4 исследованных видов сезонный цикл поливольтинный, и в разных географических зонах в зависимости от климатических условий они могут завершать от 1 до 5 поколений, зимуя в состоянии имагинальной (род *Notostira*) или эмбриональной (род *Trigonotylus*) диапаузы. Индукция зимней диапаузы осуществляется под контролем фотопериодической реакции, хорошо исследованной у видов рода *Trigonotylus*. В длиннодневных условиях самки откладывают активно развивающиеся яйца, в короткодневных – диапаузирующие.

Сравнительный анализ эко-физиологических свойств *Trigonotylus tenuis* и *T. caelestialium* показал, что в характере сезонного развития этих 2 видов есть как сходные черты (поливольтинный сезонный цикл, температурные нормы развития), так и различия, в частности, касающиеся свойств фотопериодической реакции индукции диапаузы и связанные с более южным происхождением *T. tenuis*.

Для многих насекомых, в том числе фитофагов, показано, что вид кормового растения или его физиологическое состояние (т. е. пригодность для питания) могут вызывать наступление диапаузы на определенной для вида стадии развития и таким образом изменять вольтинизм популяции. Значение этого фактора проявляется при индукции как летней, так и зимней диапауз. Известно, что летняя диапауза у насе-

комых формируется в условиях длинного дня и при высокой температуре, а зимняя – в противоположных условиях: в коротком дне и при низкой температуре. В период формирования диапаузы (как летней, так и зимней) качество корма снижается; это явление характеризуется сезонностью и предсказуемо. При этом сигнальная функция корма вуалируется динамикой длины дня и температуры, как более надежными индикаторами приближающихся изменений окружающей среды (Данилевский, 1961; Tauber et al., 1986; Hunter, McNeil, 1997; Саулич, Волкович, 2004; Takagi, Miyashita, 2008; Liu et al., 2010; Dalin, Nylin, 2012; Saulich, Musolin, 2018).

Однако убедительные данные, полученные на примере *T. caelestialium*, подтверждают и самостоятельное значение пищевого фактора в индукции диапаузы (Kudô, Kurihara, 1988; Higuchi, Takahashi, 2005). В условиях природных опытов на фоне высокой температуры и длинного дня в середине лета самки при питании неблагоприятным кормом откладывали яйца, часть которых находилась в состоянии диапаузы именно зимнего типа. Эмбриогенез в таком случае приостанавливается на ранней стадии развития яиц, и личинки из них отрождаются только весной следующего года, как это происходит обычно при зимней диапаузе. Способность самок откладывать одновременно развивающиеся и диапаузирующие яйца можно рассматривать как адаптивную стратегию, позволяющую сохраниться хотя бы части будущего потомства в условиях нестабильности кормовой базы (Shintani, 2004; Shintani, Nagamine, 2020). К сожалению, осталось непонятным, каким образом яйца, находящиеся в состоянии зимней диапаузы, выдерживают условия высоких позднелетних температур, абсолютно не соответствующих температурным требованиям диапаузирующих стадий насекомых.

В целом обзор данных по сезонному развитию клопов трибы Stenodemini, так же как и исследованной ранее трибы Mirini (Саулич, Мусолин, 2020), свидетельствует о слабой изученности даже экономически важных видов подсем. Mirinae. На основании этих сведений удается создать лишь общее представление о сезонных адаптациях и годичных циклах, свойственных клопам сем. Miridae. Остается только сожалеть о том, что обширные современные программы каталогизации биоразнообразия окружающей среды в основном посвящены изучению и сохранению обилия видов живых организмов, но оставляют в стороне разнообразие их жизненных стратегий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование частично поддержано благотворительным «Фондом Инессы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Асанова Р. Б., Искаков Б. В. 1977. Вредные и полезные полужесткокрылые Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 204 с.

Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В. 1995. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск: Наука, 238 с.

Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В., Голуб В. Б. 2010. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России. Новосибирск: Наука, 320 с.

Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство Ленинградского университета, 243 с.

Михайлова Н. А. 1979. Факторы динамики численности *Trigonotylus coelestialium* Kirk. (Hemiptera, Miridae). Зоологический журнал **58** (6): 839–848.

Михайлова Н. А. 1980. К прогнозу хлебных клопов. Защита растений **9**: 47.

Пучков В. Г. 1972. Отряд Hemiptera (Heteroptera) – Полужесткокрылые. В кн.: Крыжановский О. Л., Данциг Е. М. (ред.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 1. Л.: Наука, с. 222–262.

Санникова М. Ф., Гарбар Л. И. 1981. Хлебный клопик в Тюменской обл. Защита растений **4**: 29.

Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 276 с.

Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2007а. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате. В кн.: А. А. Стекольников (ред.). Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды, с. 25–106. (Труды Биологического НИИ СПбГУ, т. 53).

Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2007б. Сезонное развитие водных и околоводных полужесткокрылых насекомых (Heteroptera). СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 205 с.

Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2017. Летняя диапауза как особая сезонная адаптация насекомых: разнообразие форм проявления, механизмов контроля и экологическое значение. Энтомологическое обозрение **96** (4): 665–703. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30738744

Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2020. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Mirinae, триба Mirini. Энтомологическое обозрение **99** (1): 7–38. doi: 10.31857/S0367144520010013

Шек Г. Х., Евдокимов Н. Я. 1981. Вредители зерновых в Казахстане. Защита растений **8**: 26–29.

Andersen N. M. 1982. The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha): Phylogeny, Adaptations, Biogeography, and Classification. Klampenborg, Denmark: Scandinavian Science Press, 455 p. (Entomonograph, vol. 13).

Blinn R. L., Yonke T. R. 1986. Laboratory life history of *Trigonotylus coelestialium* (Kirkaldy) (Heteroptera: Miridae). Journal of the Kansas Entomological Society **59** (4): 735–737.

Braune H. J. 1971. Der Einfluss der Temperatur auf Eidiapause und Entwicklung von Weichwanzen (Heteroptera, Miridae). Oecologia **8** (3): 223–266. doi: 10.1007/BF00346473

Braune H. J. 1973. The role of temperature in controlling obligatory diapause. In: W. Wieser (ed.). Effect of Temperature on Ectothermic Organisms. Berlin: Springer, p. 233–238.

Braune H. J. 1983. The influence of environmental factors on wing polymorphism in females of *Leptopterna dolobrata* (Heteroptera, Miridae). Oecologia **60** (3): 340–347. doi: 10.1007/BF00376849

Butler E. A. 1923. A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera. London, Great Britain: Witherby, 682 p.

Cobben R. H. 1968. Evolutionary Trends in Heteroptera. Part I. Eggs, Architecture of the Shell, Gross Embryology and Eclosion. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 376 p.

Dalin P., Nylin S. 2012. Host plant quality adaptively affects the diapause threshold: evidence from leaf beetles in willow plantations. Ecological Entomology **37** (6): 490–499. doi: 10.1111/j.1365-2311.2012.01387.x

Dolling W. R. 1973. Photoperiodically determined phase production and diapause termination in *Notostira elongata* (Geoffroy) (Hemiptera: Miridae). Entomologist's Gazette **24** (1): 75–79.

Giudici M. L., Villa B. 2006. *Trigonotylus caelestialium* Kirkaldy (Heteroptera, Miridae, Mirinae, Stenodemini) su riso in Italia. Informatore Fitopatologico **6**: 18–23.

Higuchi H. 2010. Ecology and management of rice bugs causing pecky rice. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology **54**: 171–188 (in Japanese with English summary). doi: 210.1303/jjaez.2010.171

Higuchi H., Takahashi A. 2005. Seasonal changes in egg diapause induction and effects of photoperiod and temperature on egg diapause in the rice leaf bug, *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) (Heteroptera: Miridae). Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology **49**: 113–118 (in Japanese with English summary). doi: 10.1303/jjaez.2005.113

Hunter M. D., McNeil J. N. 1997. Host-plant quality influences diapause and voltinism in a polyphagous insect herbivore. Ecology **78** (4): 977–986. doi: 10.2307/2265851

Kerzhner I. M., Josifov M. 1999. Family Miridae Hahn, 1833. In: B. Aukema, Ch. Rieger (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 3. Amsterdam, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 577 p.

Korcz A. 1979. *Trigonotylus coelestialium* (Kirk.) (Heteroptera, Miridae), new to the Polish fauna. Polskie Pismo Entomologiczne **49**: 175–183.

Kudô S., Kurihara M. 1988. Seasonal occurrence of egg diapause in the rice leaf bug, *Trigonotylus coelestialium* Kirkaldy (Hemiptera, Miridae). Applied Entomology and Zoology **23** (3): 365–366.

Kudô S., Kurihara M. 1989. Effects of maternal age on induction of egg diapause in the rice leaf bug, *Trigonotylus coelestialium* Kirkaldy (Heteroptera; Miridae). Japanese Journal of Entomology **57** (2): 440–447.

Kullenberg B. 1944. Studien über die Biologie der Capsiden. Zoologische Beiträge aus Uppsala **23**: 1–522.

Liu Z. D., Gong P. Y., Li D. M., Wei W. 2010. Pupal diapause of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) mediated by larval host plants: pupal weight is important. Journal of Insect Physiology **56** (12): 1863–1870. doi: 10.1016/j.jinsphys.2010.08.007

Mrós E., Wojciechowski W. 2011. The systematic position of the tribe Stenodemini (Heteroptera: Cimicomorpha: Miridae: Mirinae) in the light of the male internal reproductive system. Journal of Natural History **45** (25–26): 1563–1588. doi: 10.1080/00222933.2011.559595

Musolin D. L., Saulich A. H. 1999. Diversity of seasonal adaptations in terrestrial true bugs (Heteroptera) from the temperate zone. Entomological Science **2** (4): 623–639.

Okuyama S. 1982. Role of day-length in the oviposition of dormant eggs by the rice leaf bug, *Trigonotylus coelestialium* Kirkaldy, and condition for release from the dormancy. Annual Report of Plant Protection in North Japan **33**: 89–92 (In Japanese).

Saulich A. Kh., Musolin D. L. 2018. Seasonal cycles of Pentatomoidea. In: J. E. McPherson (ed.). Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomoidea): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry, and Management. Boca Raton, FL, U. S. A.: CRC Press, p. 565–607.

Schuh R. T. 1995. Plant Bugs of the World (Insecta: Heteroptera: Miridae): Systematic Catalog, Distribution, Host List and Bibliography. New York: New York Entomological Society, xii + 1329 p.

Schuh R. T. 2002–2013. On-Line Systematic Catalog of Plant Bugs (Insecta: Heteroptera: Miridae). [URL: http://research.amnh.org/pbi/catalog (дата обращения 1 января 2020)].

Schuh R. T., Slater J. A. 1995. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History. Ithaca, New York, U. S. A.: Cornell University Press, 338 p.

Schuh R. T., Weirauch C. 2020. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History. 2nd edn. Manchester, U. K.: Siri Scientific Press, 768 p. + 32 pl. (Monographs Series, vol. 8).

Schwartz M. D. 2010. Revision of the Stenodemini with a review of the included genera (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Mirinae). Proceedings of the Entomological Society of Washington **110** (4): 1111–1201. doi: 10.4289/0013-8797-110.4.1111

Scudder G. G. E., Schwartz M. D. 2001. The genus *Leptopterna* Fieber (Heteroptera: Miridae: Stenodemini) in North America. Proceedings of the Entomological Society of Washington **103** (4): 797–806.

Shintani Y. 2004. Adaptive significance of oviposition of diapause eggs in summer in the rice leaf bug, *Trigonotylus caelestialium*. In: XXII International Congress of Entomology. Brisbane, Australia. 2004. Abstract CD. Section 8. Abstract 1528.

Shintani Y., Higuchi H. 2008. Developmental parameters and photoperiodism in *Trigonotylus tenuis* (Reuter) (Heteroptera; Miridae). Applied Entomology and Zoology **43** (2): 259–264. doi: 10.1303/ez.2008.259

Shintani Y., Nagamine K. 2020. Microhabitat variation in egg diapause incidence in summer within a local population: an adaptation to decline in hostplant suitability in the rice leaf bug, *Trigonotylus caelestialium* (Hemiptera: Miridae). Environmental Entomology **49** (4): 912–917. doi: 10.1093/ee/nvaa063

Southwood T. R. E., Leston D. 1959. Land and Water Bugs of the British Isles. London, Great Britain: Frederick Warne and Co., 436 p.

Stephens G. M. 1982. The Plant Bug Fauna (Heteroptera: Miridae) of Grasses (Poaceae) of the Medicine Bow Mountains and Pole Mountain Ranger District, Wyoming. University of Wyoming Agricultural Experiment Station. Science Monograph 43, 175 p.

Takagi S., Miyashita Y. 2008. Host plant quality influences diapause induction of *Byasa alcinous* (Lepidoptera: Papilionidae). Annals of the Entomological Society of America **101**: 392–396. doi: 10.1603/0013-8746(2008)101[392:HPQIDI]2.0.CO;2

Takahashi A., Higuchi H. 2001. Effect of temperature on the development of rice leaf bug, *Trigonotylus caelestialium* (Kirkaldy) (Heteroptera: Miridae). Proceedings of the Association of Plant Protection of Hokuriku **49**: 19–22 (in Japanese).

Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. Seasonal Adaptations of Insects. New York, New York, U. S. A.: Oxford University Press, 411 p.

Wagner F. 1956. *Trigonotylus coelestialium* Kirk. in Nordwestdeutschland (Heteroptera, Miridae). Naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein **28**: 69–71.

Walker T. J. 1986. Stochastic polyphenism: coping with uncertainty. Florida Entomologist **69** (1): 46–62. doi: 10.2307/3494744

Wegener C. 1997. Termination der Diapause von *Notostira elongata* (Heteroptera: Miridae). Mitteilungen des Thüringer Entomologen-Verbandes e. V. **4** (1): 22–23.

Wheeler A. G. 2001. Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae): Pests, Predators, Opportunists. Ithaca, New York, U. S. A.: Cornell University Press, xvi + 508 p.

Wheeler A. G. Jr., Henry T. J. 1985. *Trigonotylus coelestialium* (Hemiptera: Miridae), a pest of small grains: seasonal history, host plants, damage, and description of adult and nymphal stages. Proceedings of the Entomological Society of Washington **87** (4): 699–713.

Wheeler A. G. Jr., Henry T. J. 1992. A Synthesis of the Holarctic Miridae (Heteroptera): Distribution, Biology, and Origin, with Emphasis on North America. Lanham, MD, U. S. A.: Entomological Society of America, 282 p. (Thomas Say Foundation Monographs, 15).

Woodroffe G. E. 1977. *Notostira erratica* (L.) and *Notostira elongata* (Geoffroy) (Hemiptera, Miridae) in the British Isles. Entomologist's Gazette **28**: 123–126.
Woodward T. E. 1952. Studies of the reproductive cycle of three species of British Heteroptera, with special reference to the overwintering stages. Transactions of the Royal Entomological Society of London **103** (5): 171–214.

SEASONAL DEVELOPMENT OF PLANT BUGS (HETEROPTERA, MIRIDAE): SUBFAMILY MIRINAE, TRIBE STENODEMINI

A. Kh. Saulich, D. L. Musolin

Key words: diapause, biological control, day length, dormancy, nymphal development, seasonal development, photoperiodic response, plant protection, true bugs, voltinism.

SUMMARY

The seasonal adaptations of eight better studied species belonging to four genera of the tribe Stenodemini are analyzed. A univoltine seasonal cycle with obligate diapause is characteristic of four studied species – *Stenodema calcarata*, *S. laevigata*, *Leptopterna dolabrata*, and *L. ferrugata*. Species of the genus *Stenodema* have winter adult diapause, whereas both species of the genus *Leptopterna* overwinter at the egg stage. In the remaining four species (*Notostira elongata*, *N. erratica*, *Trigonotylus caelestialium*, and *T. tenuis*), the seasonal cycle is multivoltine, and in different climatic zones, these species can complete from 1 to 5 generations per year, depending on the climatic conditions, and overwinter in the state of adult (*Notostira* spp.) or embryonic (*Trigonotylus* spp.) diapause. Induction of winter diapause is controlled by the photoperiodic response, which is well studied in species of the genus *Trigonotylus*. Under the long-day conditions, females lay non-diapausing (i. e. directly developing) eggs, whereas under the short-day conditions they produce diapausing eggs. In stenodemines, examples of the wing and colour polymorphism are recorded. Thus, in *L. dolabrata*, it was shown that high temperature and crowding during development of elder nymphs (IV and V instars) promote appearance of long-winged females, whereas short-winged females usually dominate in the wild (males are always long-winged). Body colour polymorphism in species with a univoltine seasonal cycle (*Stenodema* spp.) appears as the change of body colour of the overwintering individuals from russet-brown in the autumn to bright green in the spring. In multivoltine species (e. g., *Notostira elongata*), alternative colour forms are associated with different generations: adults of the summer generation have a bright grassy body colour and females of the overwintering generation are russet-brown (males do not overwinter). The example of *Trigonotylus caelestialium* convincingly demonstrates that the nutritional factor can have independent value in the induction of diapause. The ability of females to produce simultaneously directly developing and diapausing eggs in the middle of the summer under conditions of high temperature and long day might be considered as an adaptive strategy that allows at least a part of the future offspring to survive under conditions of unstable food supply. In general, a review of the data on the seasonal development of true bugs of the tribe Stenodemini, as well as of the previously studied tribe Mirini, indicates poor knowledge of even the economically important species of plant bugs (Miridae). Based on these data, it is possible to create only a general view of the seasonal adaptations and annual cycles characteristic of the plant bugs of the subfamily Mirinae.

УДК 595.773.4

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ЛИЧИНКАХ СИРФИД РОДА *EUMERUS* MEIGEN, 1822 (DIPTERA, SYRPHIDAE)

© 2021 г. Н. П. Кривошеина, М. Г. Кривошеина

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия
e-mail: dipteranina@rambler.ru

Поступила в редакцию 7.12.2020 г.
После доработки 8.12.2020 г.
Принята к публикации 8.12.2020 г.

Впервые приводятся сведения об экологии и морфологии личинок 4 видов рода *Eumerus*: *Eu. arnoldii*, *Eu. ammophilus*, *Eu. sogdianus* и *Eumerus* sp., развивающихся в стеблях заразихи (2 первых вида), в корнях доремы (*Eu. sogdianus*) и ферулы (*Eumerus* sp.). Личинки изученных нами видов по морфологическим признакам подразделяются на две хорошо различающиеся группы. Личинки *Eu. arnoldii* – типичные представители рода *Eumerus.* Они характеризуются наличием конусовидных терминальных выступов на последнем сегмента тела, отсутствием склеротизованных крючковидных или конусовидных шипов на теле, а передние дыхальца имеют форму небольших цилиндрических бугорков с округлыми отверстиями на вершине. У личинок 3 остальных видов последний сегмент тела закругленный, без конусовидных выступов, тело со склеротизованными крючковидными или конусовидными шипами, а передние дыхальца плоские, полукруглые, несут удлиненные, веерообразно расположенные дыхальцевые отверстия.

Ключевые слова: *Eumerus arnoldii*, *Eumerus ammophilus*, *Eumerus sogdianus*, личинки, морфология, определительная таблица, *Cistanche flava*, *Dorema sabulosum*, *Ferula kyzylkumica.*

DOI: 10.31857/S0367144521010032

Триба Eumerini подсем. Eristalinae включает 4 рода: *Eumerus* Meigen, 1822, *Merodon* Meigen, 1803, *Platynochaetus* Wiedemann, 1830 и *Psilota* Meigen, 1822 (Peck, 1988); в более поздней трактовке к ней отнесены только 2 первых рода (Hippa, Ståhls, 2005).

Род *Eumerus*, насчитывающий в Палеарктике более 160 видов (Ricarte et al., 2017), широко распространен в Старом Свете, Австралии и Океании, но до 1961 г. не был известен из Нового Света (Штакельберг, 1961). Позднее в Канаде и США в качестве иммигрантов были выявлены *Eu. narcissi* Smith, 1928, *Eu. strigatus* (Fallén, 1817) и *Eu. tuberculatus* Rondani, 1857 (Wirth et al., 1965, и др.). Род достигает наиболее пышного расцвета в Средиземноморской подобласти.

Немногочисленные сведения по экологии личинок этого рода относятся к видам, которые обитают преимущественно в антропогенных ландшафтах и широко известны как вредители. Личинки этих видов обитают в сочных тканях травянистых растений,

главным образом дикорастущих касатиковых, лилейных и амариллисовых (Iridaceae, Liliaceae и Amaryllidaceae), в стеблях заразиховых (Orobanchaceae), в корнях сложноцветных (Asteraceae), а также в корневищах и луковицах различных сельскохозяйственных культур (Hodson, 1927; Hartly, 1961; Пэк, 1981, и др.). Так, личинки *Eu. sogdianus* Stackelberg, 1952 и *Eu. strigatus* развиваются в корнеплодах зонтичных (прежде всего моркови) и маревых (свекле), клубнях пасленовых (картофеля), луковицах лилейных (различных видов лука и чеснока) (Collin, 1920; Пэк, 1981, и др.). Такой же вред наносят личинки широко распространенного *Eu. tuberculatus* (Collin, 1920; Hodson, 1927, и др.). По образу жизни они сходны с личинками рода *Merodon*, которые известны как вредители различных луковичных растений (Hodson, 1932a; Пэк, 1981). Личинки большой нарциссовой мухи *M. equestris* (Fabricius, 1794), являющиеся серьезными вредителями в европейской части России, живут и развиваются в луковицах и корневищах различных лилейных и амариллисовых и заселяют совершенно здоровые луковицы (Hodson, 1932b; Doucette et al., 1942; Пэк, 1981). Известный из Южной Африки *M. bombiformis* Hull, 1944 развивается в луковицах *Gladiolus* sp. (Stuckenberg, 1956).

Данные о биоценотических связях *Eumerus* в природных ландшафтах немногочисленны. Несколько видов распространены в зоне пустынь, где личинки обычно встречаются в тканях травянистых растений (в луковицах лилейных или в стеблях заразиховых) (Штакельберг, 1948; Кривошеина, 1981, 2012). Особенно характерен комплекс видов *Eumerus* для стран Средней Азии, где личинки обитают, в частности, на гигантской заразихе *Cistanche flava* (C. A. Mey.) Korsh. − одном из наиболее эффектных растений среднеазиатских пустынь. Сочный стебель растения достигает 1.5−2 м в высоту при диаметре до 10 см, а нижняя часть стебля образует клубневидное утолщение; ткани стебля очень сочные, содержание в них воды составляет до 94 %. В стеблях зарегистрированы личинки *Eu. ammophilus* Paramonov, 1927 и *Eu. turkmenorum* Paramonov, 1927 (Штакельберг, 1948), а также *Eu. arnoldii* Stackelberg, 1952 (Кривошеина, 2012), которые заселяют преимущественно подземные части стебля (Кривошеина, 1981).

Установлены связи североафриканских видов *Eu. cistanchei* Efflatoun, 1926 и *Eu. compertus* Villeneuve, 1924 (Efflatoun, 1926; Waitzbauer, 1976) с разреженными фитоценозами северной зоны пустыни Сахара. Личинки последнего вида, очевидно, монофаги, до сих пор известны только из клубнеобразных утолщений заразихи *Cistanche tinctoria* (Desf.) Beck. (Orobanchaceae) и окукливаются во влажном песке под растениями-хозяевами. Установлено развитие личинок описанного с Канарских островов *Eu. purpurariae* Baez, 1982 в стеблях гниющих опунций *Opuntia maxima* Miller (Cactaceae) вместе с *Syritta pipiens* (Linnaeus, 1758) (Syrphidae) в районах Средиземноморья (Pérez-Bañón, Marcos-García, 1998). В Испании и Марокко отмечено обитание личинок *Eu. pulchellus* Loew, 1848, *Eu. pusillus* Loew, 1848 и *Merodon luteihumerus* Marcos-García, Vujić et Mengual, 2007 внутри луковиц морского лука *Urginea maritima* (L.) Baker (Asparagaceae), дико произрастающего в Средиземноморье. В интродуцированных кактусах в Средиземноморье развиваются *Eu. obliquus* (Fabricius, 1805) и *M. constans* (Rossi, 1794) (Ricarte et al., 2008).

Все исследованные личинки *Eumerus* − обитатели преимущественно подземных сочных частей травянистых растений, но встречаются и в гниющих полостях надземных частей. При этом личинки *Eu. amoenus* Loew, 1848, которых находят в живых

растениях, более обычны в заготовленных на хранение луковицах. Личинки луковой и бугорчатой журчалок (*Eu. strigatus* и *Eu. tuberculatus*) поселяются на растениях, поврежденных первичными вредителями, например, луковой мухой *Delia antiqua* (Meigen, 1826) (= *Hylemyia antiqua*) (Anthomyiidae), и рассматриваются в качестве вторичных вредителей (Каландадзе, Шавкацишвили, 1958).

Заселение личинками субстрата после его частичного разложения первичными вредителями и обитание в гниющих субстратах способствовали формированию представления не о фитофагии, а о сапрофагии личинок *Eumerus*. Сапрофагия действительно отмечена у ряда видов, например *Eu. purpurariae* Baez, 1982 (Pérez-Bañón, Marcos-García, 1998), но вопрос о пищевых связях личинок рода *Eumerus* окончательно не решен (Rotheray, Gilbert, 1999).

Заслуживают внимания исследования взаимоотношений личинок журчалок с бактериями − возбудителями мокрых гнилей растений (Creager, Spruijt, 1935; Горленко и др., 1956). Последними авторами было установлено, что среди штаммов, выделенных из луковой журчалки *Eu. strigatus*, преобладают формы, вызывающие процессы гниения. Показано, что луковая журчалка на протяжении всех стадий развития связана с бактериями, способными вызывать разложение растительных тканей, при этом наличие бактерий благоприятствует развитию журчалок на субстрате.

Несмотря на многочисленные исследования экологии личинок журчалок, остается неясным до конца вопрос об их роли в растительных сообществах – являются ли они первичными или вторичными вредителями, предпочитают здоровые или больные, поврежденные растения, какие условия наиболее благоприятны для их развития.

Мало данных и о строении личинок рода *Eumerus*, точно не установлены их отличия от личинок близкого рода *Merodon*, с которыми они часто обитают совместно, а приводящиеся в литературных источниках сведения о них часто противоречивы.

К основным морфологическим признакам личинок *Eumerus* относятся: развитая дыхальцевая трубка различной длины с задними дыхальцами на ее конце; 3 пары терминальных мягких конусовидных выступов, из которых вентральная пара достигает вершины трубки; фарингеальный склерит ротоглоточного аппарата с лопастевидными боковыми пластинками, без дорсального и вентрального отростков; мягкие лопасти мандибулярных долей с многочисленными поперечными склеротизованными тяжами; короткий ряд шипиков в основании антенно-максиллярного комплекса. Главные диагностические признаки личинок рода *Merodon* иные; это сидячие задние дыхальца, расположенные на очень короткой, неразвитой дыхальцевой трубке; наличие одной пары очень коротких терминальных бугорков с хорошо развитой сенсиллой на вершине; фарингеальный склерит с 2 удлиненными (дорсальным и вентральным) отростками; слитые с мандибулами склеротизованные мандибулярные доли; отсутствие ряда шипиков в основании антенно-максиллярного комплекса (Waitzbauer, 1924; Heiss, 1938; Hartley, 1961; Rotheray, Gilbert, 1999; Ricarte et al., 2008, 2017).

Наборы признаков этих двух родов частично перекрываются. Так, у личинок *Eu. sabulonum* (Fallén, 1817) тело без каких-либо заметных конусовидных выступов, типичных для рода *Eumerus* (Munk, 2000). Напротив, у личинок *Merodon geniculatus* Strobl, 1909 последний сегмент тела с 3 парами выступов (Ricarte et al., 2017), что не характерно для этого рода. Для личинок рода *Merodon* типичны склеротизованные мандибулярные лопасти, слитые с мандибулами (Ricarte et al., 2008, 2017), но сходный

тип их строения наблюдается также у личинок ряда видов *Eumerus* (Arzone, 1972, fig. 12; Ricarte et al., 2008, 2017). Для личинок *Eumerus* характерны пластинчатые фарингеальные склериты без дорсального и вентрального отростков, но у *Eu. purpurariae* (Pérez-Bañón, Marcos-García, 1998, fig. 5) оба отростка частично сформированы. Подобные противоречивые сведения достаточно многочисленны в литературе.

В данной работе впервые приводятся данные по биологии и морфологии личинок четырех видов рода *Eumerus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Рассмотренные в данной работе материалы получены в результате многолетних сборов двукрылых, биотопически связанных с травянистой растительностью пустынных территорий Туркмении, Таджикистана и Узбекистана. Были проведены сборы личинок, развивающихся преимущественно в подземных частях растений. В дневнике фиксировались характеристики биотопов, состав их обитателей и условия развития личинок. Часть собранных материалов фиксировали в 70%-ном этиловом спирте, часть личинок сохраняли в естественном субстрате в лабораторных условиях до выведения имаго. Серии личинок, пупариев и вылетевших имаго регистрировали под одним номером. Видовое определение проводилось по вылетевшим имаго.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИЧИНОК РОДА EUMERUS MEIGEN, 1822

Eumerus arnoldii Stackelberg, 1952 (рис. 1, 2).

М а т е р и а л. **Туркмения.** Юго-Восточные Каракумы, 280 км С г. Мары, 2 имаго, 2 личинки, 3 пупария: личинки в стебле заразихи *Cistanche flava* (C. A. Mey.) Korsh. (Orobanchaceae), № 176, 7.V.1973; № 189, 10.V.1973 (Н. П. Кривошеина).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из Туркмении (Репетекский заповедник). Имаго были собраны на гигантской заразихе (Штакельберг, 1952).

Л и ч и н к а. Тело светлое, без склеротизованных шипов на переднем и заднем концах (рис. 1, *1*). Вершины темно-коричневых мандибул выступают над поверхностью покровов (рис. 2, *2*). Перед мандибулами расположены две симметричные конусовидные доли с антенно-максиллярными структурами на вершине.

Брюшные сегменты с дорсальной стороны разделены поперечными глубокими бороздками на 3 отдела, передний отдел несет крупные сенсиллы. С вентральной стороны первые 7 брюшных сегментов с парными широкими ползательными валиками.

Последний сегмент тела с конусовидными выступами различной длины (рис. 1, *1*, *2*). Два наиболее крупные вентральные выступа, расположенные вдоль боковых сторон дыхальцевой трубки, не короче трубки. К ним примыкают с каждой стороны два небольших дорсальных бугорка, над которыми расположено по одному конусовидному выступу (рис. 2, *4*). Анальная щель приближена к переднему краю последнего сегмента, анальное поле с 4 парами анальных папилл (рис. 1, *3*).

Покровы с конусовидными, заостренными шипиками, густо и равномерно покрывающими дорсальную сторону сегментов (рис. 1, *7*). Вентральная сторона с сильно разреженными шипиками меньших размеров. Ползательные валики со светлыми конусовидными удлиненными выступами (рис. 1, *8*), несущими на вершине короткие волоски. Грудной отдел тела и боковая сторона брюшных сегментов с двуветвистыми сенсиллами (рис. 1, *2*).

Трахейная система амфипнейстического типа. Передние дыхальца личинки в виде небольших светлых, скошенных на вершине бугорков (рис. 1, *6*), на которых расположены 5 округлых дыхальцевых отверстий и несколько ниже − стигмальный линочный диск. В целом высота бугорка

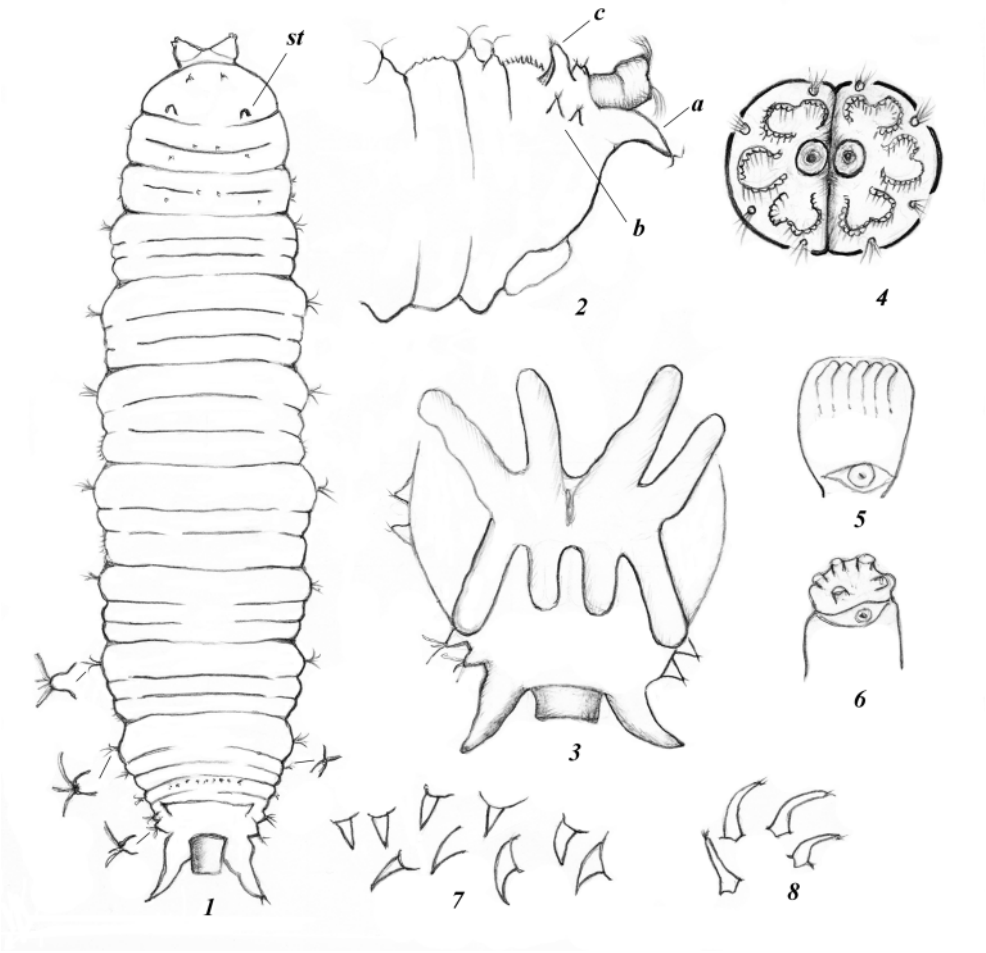

Рис. 1. *Eumerus arnoldii* Stackelberg, личинка.

1 − общий вид с дорсальной стороны; *2*, *3* − конец тела сбоку и снизу; *4* − задние дыхальца; *5*, *6* − переднее дыхальце (*5* – препарат); *7* − кутикулярные структуры VII брюшного сегмента с дорсальной стороны; *8* − кутикулярные структуры ползательных валиков.

a − вентральный бугорок, *b* − парные боковые бугорки, *c* − дорсальный бугорок, *st* − переднее дыхальце.

почти в 2 раза превышает его ширину. Задние дыхальца личинки расположены на короткой склеротизованной дыхальцевой трубке (рис. 1, *2*), длина которой в 1.5−2 раза превышает ширину. Стигмальные пластинки задних дыхалец овальные, сближены и разделены лишь узкой темной, не всегда хорошо заметной полоской (рис. 1, *4*). Каждая стигмальная пластинка с хорошо выраженным стигмальным линочным диском и 3 дуговидно изогнутыми щелевидными решетчатыми отверстиями. Передние дыхальца пупария в виде цилиндрической широкой трубки, несущей крупные овальные бугорки, на которых расположены дыхальцевые отверстия (рис. 2, *6*).

Ротоглоточный аппарат со слабо склеротизованными структурами (рис. 2, *1*). Мандибулы затемнены, расширены в вершинной части, образуя ковш с 7 зубцами различных размеров (у *Eu. strigatus* мандибулы с 8 зубцами, у *Eu. tuberculatus* – с 6) (Hodson, 1932a). Мягкая мандибулярная лопасть с многочисленными светлыми мелкозубчатыми поперечными бороздками.

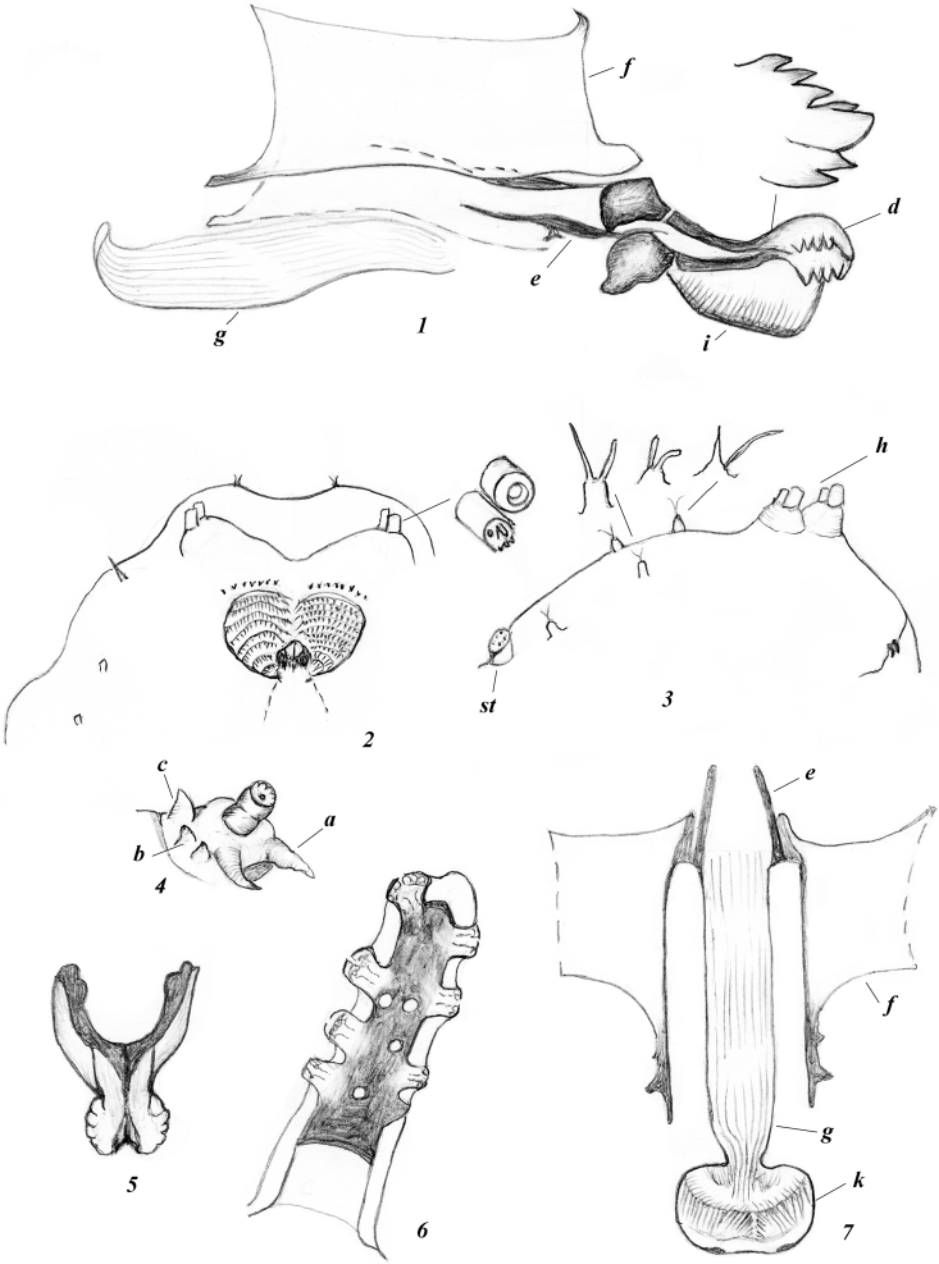

Рис. 2. *Eumerus arnoldii* Stackelberg, личинка (*1*−*5*, *7*) и пупарий (*6*).

1 − ротоглоточный аппарат; *2*, *3* − передний конец тела снизу и сбоку; *4* − конусовидные выступы вокруг задних дыхалец; *5* – мандибулы сверху; *6* − переднее дыхальце; *7* – склериты глотки.

d − мандибулы, *e* − гипостомальный склерит, *f* − боковые мембраны фарингеального склерита, *g* − фарингеальная мембрана, *h* – антенно-максиллярный комплекс, *i* − мандибулярная лопасть, *k* – овальное расширение на конце фарингеальной мембраны.

Остальные обозначения как на рис. 1.

Гипостомальные склериты обособлены. Фарингеальные склериты представлены двумя широкими прозрачными пластинками. Отростки фарингеальных склеритов не развиты, между их пластинками расположена широкая фарингеальная мембрана, на конце которой имеется овальное утолщение с густыми параллельными ребристыми структурами (рис. 2, *7*).

Длина тела 9 мм.

Б и о л о г и я. Имаго встречаются на цветках заразихи *Cistanche flava*, а личинки располагаются по всей длине стебля, но предпочитают его подземные участки с клубневидным образованием (клубеньком). Личинки младших возрастов обитают преимущественно в толще клубеньков, а взрослые личинки встречаются как в клубеньках, так и в нижней части стеблей. Личинкам журчалок постоянно сопутствуют хищники − личинки жуков *Chalcionellus hauseri* Schmidt in Hauser, 1894 (Histeridae), характерные представители рассматриваемого биоценоза. Имаго этого вида вместе с взрослыми личинками обычно концентрируются в старых полузасохших стеблях растения. В соцветии поврежденных растений обитали также личинки-фитофаги *Phytomyza orobanchia* Kaltenbach, 1864 (Agromyzidae), которые выедали ткани цветоложа; в одном растении было зарегистрировано более 50 личинок.

Eumerus ammophilus Paramonov, 1927 (рис. 3).

М а т е р и а л. **Туркмения.** Юго-Восточные Каракумы, 280 км С г. Мары, 6 имаго, 5 личинок, 5 пупариев: личинки в заразихе *Cistanche flava*, № 189, 10.V.1973 (Н. П. Кривошеина).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из Туркмении (Репетекский заповедник), известен также из Южного Казахстана (Peck, 1988).

Л и ч и н к а. Тело белое, чуть желтоватое, компактное, удлиненно-овальное, передний конец закруглен. Грудные сегменты слегка ỳже брюшных. Мандибулы серповидные, заостренные на конце, целиком выступают из ротового отверстия (рис. 3, *1*). Задний конец тела обрублен, слегка вдавлен в центре, где расположены задние дыхальца. Над ними на расстоянии, почти равном диаметру дыхалец, расположены 2 небольших склеротизованных шипа (рис. 3, *2*, *3*). Небольшие овальные бугорки, несущие на вершине по одной сенсилле, расположены сбоку от дыхалец. Покровы светлые и гладкие, хорошо развитые двуветвистые сенсиллы расположены по заднему краю последнего сегмента (рис. 3, *3*). Ползательные валики удлиненно-овальные, соприкасаются вдоль средней линии (рис. 3, *6*). На них расположены конусовидные светлые слабозаметные бугорки, не образующие четких рядов.

Анальная щель короткая, продольная; анальная пластинка поперечная, удлиненная (рис. 3, *3*).

Трахейная система амфипнейстического типа. Передние дыхальца личинки полукруглые, плоские, вдоль переднего края утолщены и слегка приподняты над покровами (рис. 3, *4*). Стигмальная пластинка дыхалец темная, полукруглая, с 12 удлиненными, узкими дыхальцевыми отверстиями, расположенными веерообразно. Стигмальная пластинка задних дыхалец личинки почти округлая, с небольшим выступом по переднему краю (рис. 3, *5*). Перитрема относительно узкая, темная, стигмальные линочные диски не соприкасаются. Три дыхальцевые отверстия удлиненные и извилистые, состоят из простого ряда мелких светлых округлых и плотно соприкасающихся микроотверстий, к которым подходят ответвления трахей.

Ротоглоточный аппарат хорошо развит (рис. 3, *7*). Мандибулы склеротизованные, темные. Мягкие мандибулярные лопасти с поперечными светлыми бороздками, несущими конусовидные закругленные выступы по заднему краю. Базальные склериты мандибул с массивным вентральным отростком. Гипостомальные склериты короткие, не обособлены, но сильно склеротизованы, темные и хорошо заметны. Фарингеальные склериты массивные, но без четко выраженных отростков. Фарингеальная мембрана широкая.

Длина тела 13 мм.

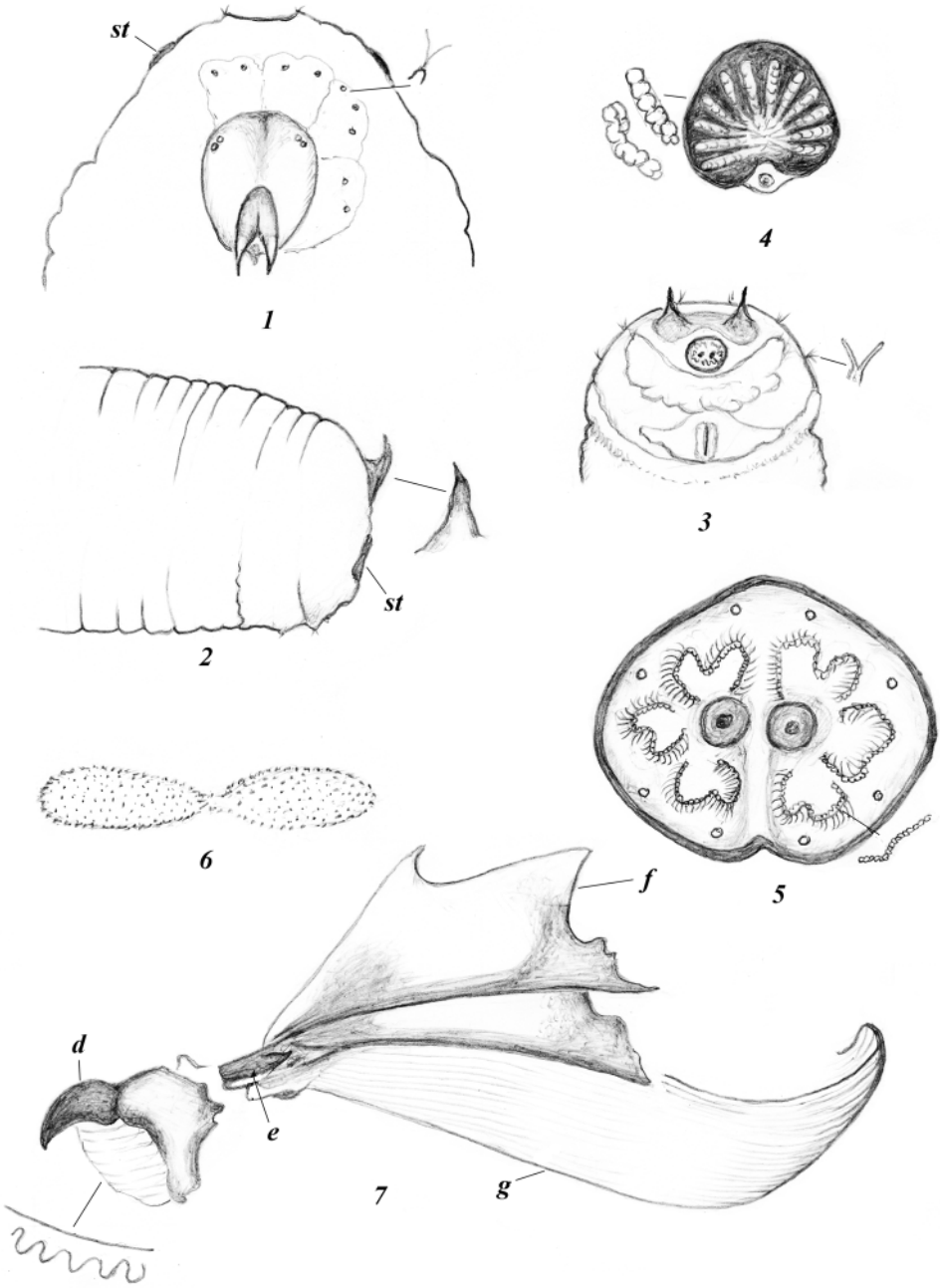

Рис. 3. *Eumerus ammophilus* Paramonov, личинка.

1 − передний конец тела снизу; *2*, *3* − задний конец тела сбоку и сзади; *4*, *5* − переднее и задние дыхальца; 6 − кутикулярные структуры ползательных валиков; *7* − ротоглоточный аппарат.

Обозначения как на рис. 1, 2.

Б и о л о г и я. Опубликованы сведения о развитии личинок в стеблях гигантской заразихи *Cistanche flava* (Штакельберг, 1948; Кривошеина, 1981, 2012). Журчалки зарегистрированы нами по границе между барханными песками и полузакрепленными бугристыми песками с редкими кустами белого саксаула и кандыма. В глубине среди барханов встречались единичные небольшие стволики эремоспартона *Eremosparton flaccidum* Litv. (Fabaceae), кустики солянок и многолетних астрагалов, а также небольшие песчаные бугорки с эфемерами, в том числе крестоцветными. На открытых участках песчаных барханов произрастала заразиха *Cistanche flava*. Личинки сирфид обитали в стеблях заразихи, преимущественно в сочных утолщениях (клубеньках), заселяя их по всей поверхности; единичные личинки встречались также в нижней части стебля, но миграция личинок по стеблю ограничивалась лишь его подземной частью. В некоторых случаях личинки *Eu. ammophilus* зарегистрированы совместно с личинками *Eu. arnoldii.* Их спутниками были единичные хищные личинки жуков *Chalcionellus hauseri* (Histeridae), а в соседних стеблях на глубине не менее 1.5 м в клубеньковой части обитали личинки жуков *Oryctes ata* Semenov et Medvedev, 1932 (Scarabaeidae). На этой же глубине были обнаружены живые самки жука.

Eumerus sogdianus Stackelberg, 1952 (рис. 4).

М а т е р и а л. **Туркмения.** Юго-Восточные Каракумы, Дунгусбурун, 1 самка (поврежденная), 2 личинки, 3 пупария: личинки в корнях доремы песчаной (*Dorema sabulosum* Litv.) (Apiaceae), 30.IV.1973, 12.V.1973 (Н. П. Кривошеина).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из Таджикистана, зарегистрирован на территории других среднеазиатских республик, а также в Грузии, Литве, Монголии и Китае (Peck, 1988).

Л и ч и н к а. Тело светлое, беловатое, с четкой сегментацией и выступающими короткими, широкими и закругленными на вершине мандибулами (рис. 4, *1*). Переднегрудь со светло-коричневыми полукруглыми передними дыхальцами и 2 склеротизованными удлиненными шипами между ними (рис. 4, *1*, *6*). Конец последнего сегмента с 2 склеротизованными удлиненными конусовидными и заостренными шипами, направленными вверх (рис. 4, 3). От их основания вдоль боковых сторон задних дыхалец с наружной стороны располагаются удлиненные овальные светло-коричневые валики, достигающие конца дыхалец (рис. 4, *2*).

Покровы гладкие, без заметных склеротизованных кутикулярных структур. Дорсальная и боковые стороны тела с единичными простыми конусовидными сенсиллами.

Грудные и брюшные сегменты с 4–6 дорсальными сенсиллами (рис. 4, *6*). Ползательные валики плоские, с мелкими светлыми бугорками, не образующими поперечных рядов.

Трахейная система амфипнейстического типа. Передние дыхальца личинки плоские, полукруглые, с 9 узкими удлиненными дыхальцевыми отверстиями (рис. 4, *4*). Передний край дыхалец слегка приподнят над поверхностью покровов. Задние дыхальца личинки практически сидячие, расположены на очень короткой темной трубке, длина которой не превышает половины диаметра стигмального линочного диска. Стигмальные пластинки дыхалец сближены, разделены по центру лишь узкой слабозаметной бороздкой (рис. 4, *5*). Оба дыхальца окружены единой, хорошо развитой овальной перитремой. Каждое дыхальце с 3 извилистыми узкими отверстиями, состоящими из небольших округлых сближенных микроотверстий, к которым подходят ответвления трахей.

Ротовое отверстие сверху и сбоку с выпуклыми симметричными валиками, густо покрытыми светлыми, слабо склеротизованными бугорками (рис. 4, *1*). Ротоглоточный аппарат с крупными массивными мандибулами (рис. 4, *7*). Базальные склериты мандибул широкие и удлиненные,

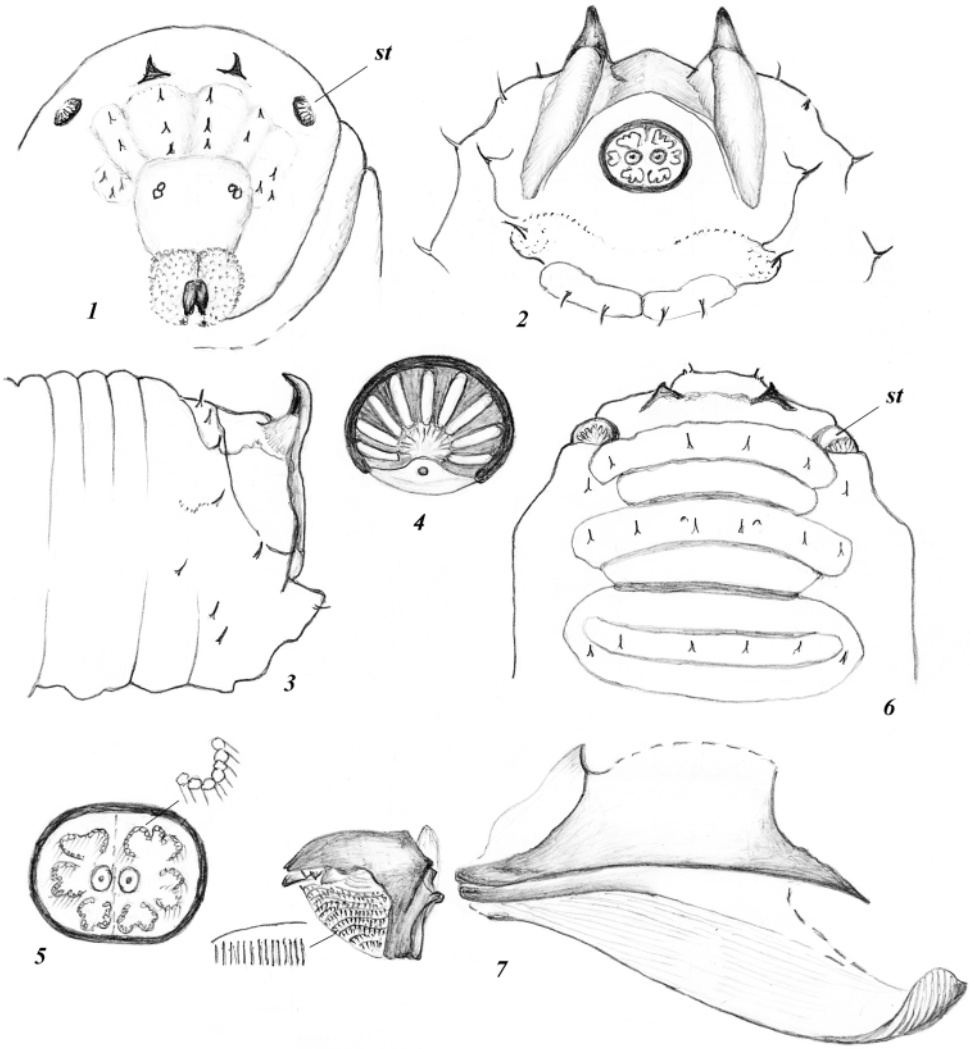

Рис. 4. *Eumerus sogdianus* Stackelberg, личинка.

1 − передний конец тела с вентральной стороны; *2*, *3* − терминальный конец тела сзади и сбоку; *4*, *5* − переднее и задние дыхальца; *6* − передний конец тела с дорсальной стороны; *7* − ротоглоточный аппарат.

Обозначения как на рис. 1−3.

мягкие мандибулярные лопасти с многочисленными поперечными бороздками, несущими по заднему краю тонкие удлиненные нитевидные выступы. Гипостомальные склериты не обособлены, фарингеальные − слабо склеротизованы, перепончатые, без обособленных дорсальных и вентральных отростков. Фарингельная мембрана массивная.

Длина тела 9 мм.

Б и о л о г и я. Личинки обитают на небольшой глубине в корнях *Dorema sabulosum*, произрастающей на территории Юго-Восточных Каракумов на склонах и в понижениях между барханами.

Eumerus sp. (рис. 5).

М а т е р и а л. **Узбекистан.** *Бухарская обл.*, горы Кульджуктау, 6 личинок из корня *Ferula kyzylkumica* Korovin (Apiaceae), 6.V.1961 (Б. М. Мамаев).

Л и ч и н к а. Тело равномерно светло-желтое, с относительно четко разграниченными брюшными сегментами. Каждый сегмент с дорсальной стороны с 2 глубокими бороздами, разделяющими тергиты на 3 равные доли. Грудные сегменты не сужены, широкие, переднегрудь подогнута на вентральную сторону (рис. 5, *1*). Мандибулы удлиненные и заостренные, сильно склеротизованы, темные, практически полностью выступают из ротового отверстия. Конец тела тупо обрублен, задние дыхальца расположены в плоском срединном углублении на конце терминального сегмента (рис. 5, *2*, *9*) и окружены закругленными бугорками, несущими на вершине по одной светлой простой сенсилле. Перед дыхальцами с дорсальной стороны расположены 2 склеротизованных, направленных вверх шипа (рис. 5, *8*), расстояние между которыми в 4 раза превышает их длину.

Вся поверхность сегментов с дорсальной стороны с мелкими конусовидными бугорками, более густыми и крупными на переднем и заднем концах тела (рис. 5, *2*, *9*).

Вентральная сторона брюшных сегментов с небольшими слегка выступающими ползательными валиками, почти соприкасающимися вдоль средней линии сегментов (рис. 5, *6*). Поверхность валиков с мелкими слабозаметными выступами, среди которых выделяются несколько крупных бугорков неправильной формы.

Трахейная система амфипнейстического типа. Передние дыхальца личинки полукруглые, по переднему краю утолщены и слегка приподняты над поверхностью покровов (рис. 5, *3*). Стигмальная пластинка темная, окружена хорошо развитой более темной перитремой, снизу с дуговидной выемкой, на которой расположен стигмальный линочный диск. Поверхность пластинки с 8 или 9 удлиненн-овальными дыхальцевыми отверстиями, плотно примыкающими друг к другу у взрослых личинок. На поверхности переднегруди между дыхальцами расположены группы небольших темных склеротизованных пластинок (рис. 5, *5*). Задние дыхальца личинки плоские, сидячие, почти слиты, окружены единой широкой перитремой. Стигмальная пластинка каждого дыхальца с 3 светлыми извилистыми дыхальцевыми отверстиями (рис. 5, *4*), состоящими из округлых, тесно сближенных микроотверстий, соединенных с веточками трахей.

Ротоглоточный аппарат с массивными мандибулами, несущими несколько тупых зубчиков по внутреннему краю (рис. 5, *10*). Мягкие мандибулярные лопасти с поперечными простыми бороздками, несущими направленные назад светлые удлиненные конусовидные выступы. Базальные склериты мандибул удлиненные, почти цилиндрические, светлее мандибул. Гипостомальные склериты, как и мандибулы, сильно склеротизованы, темные, но не обособлены от базального отдела фарингеальных склеритов. Фарингеальные склериты склеротизованы лишь в основании, на остальном протяжении светлые, с хорошо развитыми дорсальными отростками и слабее выраженными вентральными. Фарингеальная мембрана есть, но выражена слабее, чем у других исследованных видов.

Длина тела 11 мм.

Б и о л о г и я. К настоящему времени мы располагаем лишь данными о развитии личинок в корнях ферулы.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ИССЛЕДОВАННЫХ ЛИЧИНОК РОДА EUMERUS MEIGEN

1. Тело с 4 парами конусовидных светлых терминальных выступов разного размера (рис. 2, *4*), наиболее крупные − вблизи основания дыхальцевой трубки с вентральной стороны. Пара дорсальных конусовидных выступов расположена над небольшими сдвоенными бугорками. Передние дыхальца в виде слабозаметных

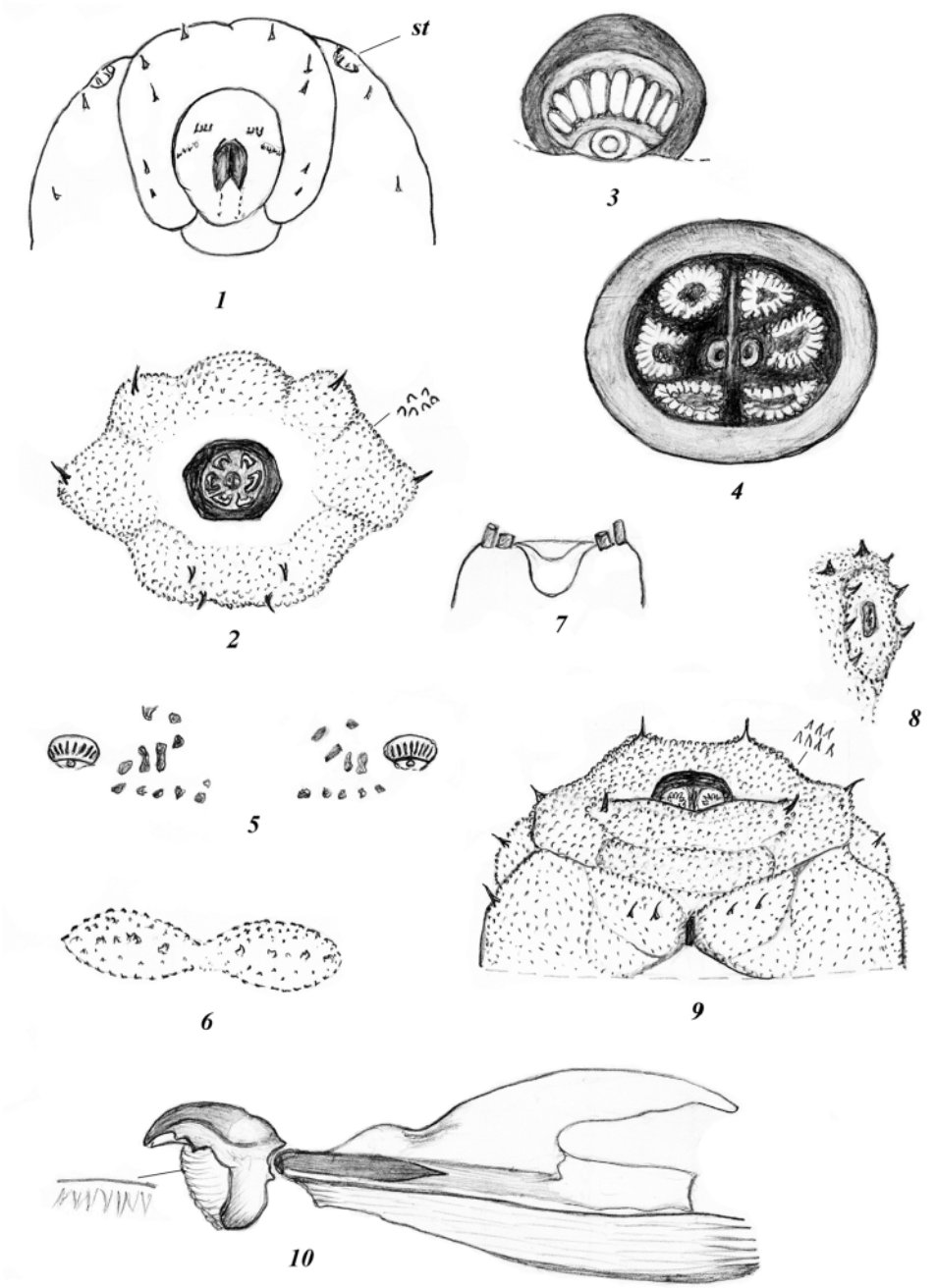

Рис. 5. *Eumerus* sp., личинка.

1 − передний конец тела снизу; *2* − задний конец тела сзади; *3*, *4* − переднее и заднее дыхальца; *5* − кутикулярные структуры между передними дыхальцами; *6* − кутикулярные структуры ползательных валиков; *7* – антенно-максиллярный комплекс; *8*, *9* – задний конец тела сбоку и с вентральной стороны; *10* − ротоглоточный аппарат.

Обозначения как на рис. 1−3.

светлых цилиндрических бугорков, несущих на вершине 5 округлых дыхальцевых отверстий (рис. 1, *6*). Мандибулы расширены на вершине, образуя ковшик с 7 зубчиками разного размера (рис. 2, *1*). Личинки обитают в стеблях гигантской заразихи ..... **Eu. arnoldii** Stackelberg, 1952.

– Последний сегмент тела широко закруглен, без конусовидных светлых терминальных выступов, но с парой терминальных склеротизованных шипов. Передние дыхальца полукруглые, сидячие, с темной стигмальной пластинкой, хорошо заметной на фоне светлых покровов (рис. 3, *4*), на которой веерообразно или дуговидно расположено 8–12 удлиненных дыхальцевых отверстий ..... 2.

2. Между передними дыхальцами расположены группы темных склеротизованных пластинок (рис. 5, *5*). Тело без крупных крючковидных склеротизованных терминальных шипов около задних дыхалец, лишь с двумя небольшими прямыми шипами на дорсальной стороне последнего сегмента (рис. 5, *8*). Передние дыхальца с полулунной темной стигмальной пластинкой, несущей 8 или 9 овальных дыхальцевых отверстий (рис. 5, *3*). Перитрема задних дыхалец объединяет оба дыхальца, сплошная, широкая, не у́же стигмального линочного диска. Фарингеальные склериты с хорошо выраженным дорсальным отростком (рис. 5, *10*). Личинки в корнях ферулы ..... **Eumerus** sp.

– Между передними дыхальцами нет групп темных склеротизованных пластинок. Тело личинок по меньшей мере с 2 крупными склеротизованными крючковидными терминальными шипами, расположенными над задними дыхальцами (рис. 3, *2*). Передние дыхальца с округлой темной стигмальной пластинкой, несущей 10−12 щелевидных дыхальцевых отверстий (рис. 3, *4*; 4, *4*). Перитрема задних дыхалец узкая, в несколько раз у́же стигмального линочного диска (рис. 3, *5*; 4, *5*). Фарингеальные склериты без выраженных отростков ..... 3.

3. Два крупных черных крючковидных шипа расположены над задними дыхальцами на слабо склеротизованной широкой площадке (рис. 3, *2*, *3*). Передние дыхальца по меньшей мере с 12 дыхальцевыми отверстиями (рис. 3, *4*). Задние дыхальца со стигмальной пластинкой неправильной формы (рис. 3, *5*). Сенсиллы в переднем и заднем отделах тела двуветвистые (рис. 3, *3*). Личинки развиваются в утолщенных подземных частях заразихи .... **Eu. ammophilus** Paramonov, 1927.

– Помимо темных крючковидных терминальных шипов над задними дыхальцами есть также два небольших шипа на переднем конце тела (рис. 4, *1*, *6*). Передние дыхальца с 9 или 10 дыхальцевыми отверстиями (рис. 4, *4*). Задние дыхальца с поперечно-овальной стигмальной пластинкой (рис. 4, *5*). Терминальные шипы с удлиненными склеротизованными валиками, доходящими до основания задних дыхалец (рис. 4, *2*). Личинки в корнях доремы песчаной .... **Eu. sogdianus** Stackelberg, 1952.

Личинки изученных нами видов по морфологическим признакам подразделяются на две хорошо различающиеся группы. Личинки *Eu. arnoldii* – типичные представители рода *Eumerus* и характеризуются наличием конусовидных терминальных выступов на последнем сегмента тела, отсутствием склеротизованных крючковидных или конусовидных шипов на теле, а их передние дыхальца имеют форму небольших цилиндрических бугорков с округлыми отверстиями на вершине. У личинок *Eu. ammophilus*, *Eu. sogdianus* и *Eumerus* sp. последний сегмент тела закругленный, без конусовидных

выступов, тело со склеротизованными крючковидными или конусовидными шипами, а передние дыхальца плоские, полукруглые, несут удлиненные, веерообразно расположенные дыхальцевые отверстия.

У личинок *Eu. arnoldii*, *Eu. ammophilus* и *Eu. sogdianus* фарингеальные склериты широкие, пластинчатые, без дорсальных и вентральных отростков (рис. 2, *1*; 4, *7*), а у личинок *Eumerus* sp. (рис. 5, *10*) фарингеальные склериты с двумя отростками, как и у *Eu. purpurariae* (Pérez-Bañón, Marcos-García, 1998, fig. 5,). У личинок *Eu. arnoldii* мандибулы затемнены, расширены в вершинной части, образуя ковш с 7 зубцами различных размеров, а у остальных видов мандибулы крючковидные, со слабо развитыми акцессорными зубцами. У всех 4 исследованных нами видов мандибулярные лопасти имеют типичное для личинок рода *Eumerus* строение: они перепончатые, несклеротизованные и не слиты с мандибулами. Строение микроструктур поперечных борозд мандибулярных лопастей у всех видов разное.

Полученные нами новые данные показывают наличие в пределах одного рода двух резко различающихся морфологически групп личинок при однотипных образе жизни и питании.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горленко М. В., Воронкевич И. В., Максимова Т. С. 1956. Взаимоотношения луковой мухи и луковой журчалки с бактериями − возбудителями мокрых гнилей растений. Зоологический журнал **35** (1): 16−20.

Каландадзе Л. П., Шавкацишвили Л. Д. 1958. К изучению некоторых видов мух, как вредителей овощных культур в Грузии. Сообщения Академии наук Грузинской ССР **21** (3): 119−126.

Кривошеина Н. П. 1981. Закономерности формирования энтомокомплексов травянистых ландшафтных растений песчаных пустынь Средней Азии. В кн.: Вопросы общей энтомологии. Л.: Наука, с. 27−30. (Труды Всесоюзного энтомологического общества, т. 63).

Кривошеина Н. П. 2012. К биологии почвообитающих личинок двукрылых насекомых (Diptera) пустынной зоны. Известия РАН. Серия биологическая **3**: 1−8.

Пэк Л. В. 1981. Сем. Syrphidae – Журчалки. В кн.: Э. П. Нарчук, В. А. Тряпицын (ред.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. IV. Перепончатокрылые и двукрылые. Л.: Наука, Ленинградское отделение, с. 102−105.

Штакельберг А. А. 1948. Насекомые − Insecta. 1. Двукрылые − Diptera. В кн.: Е. Н. Павловский, Б. С. Виноградов (ред.). Животный мир СССР. Т. 2. Зона пустынь. М.; Л.: Издательство АН СССР, с. 162−179.

Штакельберг А. А. 1952. Новые Syrphidae (Diptera) палеарктической фауны. Труды Зоологического института Академии наук СССР **12**: 350−400.

Штакельберг А. А. 1961. Краткий обзор палеарктических видов рода *Eumerus* Mg. (Diptera, Syrphidae). Труды Всесоюзного энтомологического общества **48**: 181−229.

Arzone A. 1972. Reperti biologici su *Eumerus tricolor* Meigen, nocino alle coltivazioni di *Tragopogon porrifolius* L. in Piemonte (Dipt. Syrphidae). Annali della Facoltà di Scienze Agrarie della Università degli Studi di Torino **7**: 17−52.

Collin J. E. 1920. *Eumerus strigatus* Fallén, and *tuberculatus* Rondani (Diptera, Syrphidae). The Entomologist's Monthly Magazine **56** (Ser. 3, vol. 45): 102−106.

Creager D. B., Spruijt F. J. 1935. The relation of certain fungi to larval development of *Eumerus tuberculatus* Rond. Annals of the Entomological Society of America **28** (4): 425−437. https://doi.org/10.1093/aesa/28.4.425

Doucette C. F., Latta R., Martin C. H., Schopp R., Eide P. M. 1942. Biology of the Narcissus Bulb Fly in the Pacific Northwest. United States Department of Agriculture, Washington D. C., Technical Bulletin No. 809, p. 1−69.

Efflatoun B. H. C. 1926. Further notes on Egyptian Syrphidae with description of a new species. Bulletin de la Société entomologique d'Égypte **19**: 295–304.

Hartley J. C. 1961. A taxonomic account of the larvae of some British Syrphidae. Proceedings of the Zoological Society of London **136** (4): 505−573. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1961.tb05891.x

Heiss E. M. 1938. A Classification of the Larvae and Puparia of the Syrphidae of Illinois Exclusive of Aquatic Forms. Illinois Biological Monographs. Vol. 16, no. 4. Urbana: The University of Illinois Press, 142 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.50277

Hippa H., Ståhls G. 2005. Morphological characters of adult Syrphidae: descriptions and phylogenetic utility. Acta Zoologica Fennica **215**: 1−72.
Hodson W. E. H. 1927. The bionomics of the lesser bulb flies, *Eumerus strigatus*, Fln., and *Eumerus tuberculatus*, Rond. in south-west England. Bulletin of Entomological Research **17** (4): 373−384. https://doi.org/10.1017/S0007485300019477
Hodson W. E. H. 1932a. A comparison of the larvae of *Eumerus strigatus*, Fln., and *Eumerus tuberculatus*, Rond. (Syrphidae). Bulletin of Entomological Research **23** (2): 247−249. doi:10.1017/S0007485300004168
Hodson W. E. H. 1932b. The large narcissus fly *Merodon equestris*, Fab. (Syrphidae). Bulletin of Entomological Research **23** (4): 429−448. https://doi.org/10.1017/S0007485300004259
Munk T. 2000. Svirrefluen *Eumerus sabulonum* (Fallén, 1817) (Syrphidae, Diptera) yngler i blåmunke (*Jasione montana* L.). Flora og Fauna **106** (1): 19−22.
Peck L. V. 1988. Family Syrphidae. In: Á. Soós, L. Papp (eds.) Catalogue of Palaearctic Diptera.Vol. 8. Syrphidae–Conopidae. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 11−230.
Pérez-Bañón C., Marcos-García Á. 1998. Life history and description of the immature stages of *Eumerus purpurariae* (Diptera, Syrphidae) developing in *Opuntia maxima.* European Journal of Entomology **95** (3): 373−382.
Ricarte A., Marcos-García M. Á., Rotheray G. E. 2008. The early stages and life histories of three *Eumerus* and two *Merodon* species (Diptera: Syrphidae) from the Mediterranean region. Entomologica Fennica **19** (3): 129−141. https://doi.org/10.33338/ef.84424
Ricarte A., Souba-Dols G. J., Hauser M., Marcos-Garcia M. Á. 2017. A review of the early stages and host plants of the genera *Eumerus* and *Merodon* (Diptera: Syrphidae), with new data on four species. PLoS ONE **12** (12): e0189852. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189852
Rotheray G., Gilbert F. 1999. Phylogeny of Palaearctic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. Zoological Journal of the Linnean Society **127** (1): 1−112. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1999.tb01305.x
Stuckenberg B. R. 1956. The immature stages of *Merodon bombiformis* Hull, a potential pest of bulbs in South Africa (Diptera: Syrphidae). The Journal of the Entomological Society of Southern Africa **19** (2): 219−224.
Waitzbauer W. 1976. *Eumerus compertus* Villeneuve (Dipt., Syrphidae). Larve und puparium. Zoologischer Anzeiger **196** (1/2): 16−22.
Wirth W. W., Sedman Y. S., Weems H. V. 1965. Family Syrphidae. In: A. Stone, C. W. Sabrosky, W. W. Wirth, R. H. Foote, J. Coulson (eds). A Catalog of the Diptera of America North of Mexico. Washington: United States Department of Agriculture, p. 557−625.

NEW DATA ON THE LARVAE OF THE HOVER-FLY GENUS *EUMERUS* MEIGEN, 1822 (DIPTERA, SYRPHIDAE)

N. P. Krivosheina, M. G. Krivosheina

Key words: *Eumerus arnoldii*, *Eumerus ammophilus*, *Eumerus sogdianus*, *Merodon*, larvae, morphology, key, *Cistanche flava*, *Dorema sabulosum*, *Ferula kyzylkumica.*

SUMMARY

The information on the ecology and morphology of larvae of 4 species of the genus *Eumerus*: *Eu. arnoldii*, *Eu. ammophilus*, *Eu. sogdianus* and *Eumerus* sp., developing in the stems of broomrape (the first two species), in the roots of the dorema (*Eu. sogdianus*) and ferula (*Eumerus* sp.) is represented for the first time. According to morphological characteristics, the larvae of the studied species are divided into two well-distinguished groups. The larvae of *Eu. arnoldii* are typical representatives of the genus *Eumerus*. They differ in the presence of conical terminal projections at the end of the ultimate body segment, the absence of sclerotized hook-shaped or conical spines on the body, and anterior spiracles have the shape of small cylindrical tubercles bearing rounded openings at the apex. The larvae of the other three species have a rounded last body segment without conical projections, the body with sclerotized hook-shaped or conical spines, and the anterior spiracles are flat, semicircular, bearing elongate, fan-shaped spiracular openings.

УДК 632.9:633(470.2)

КРЕСТОЦВЕТНЫЕ БЛОШКИ (*PHYLLOTRETA* SPP.; COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) НА ПОСЕВАХ ЯРОВОГО РАПСА В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021 г. А. М. Шпанев, [1, 2*] А. Г. Мосейко [1, 3]**

[1] Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия
[2] Агрофизический научно-исследовательский институт
Гражданский пр., 14, С.-Петербург, 195220 Россия
*e-mail: ashpanev@mail.ru
[3] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
**e-mail: chrysolesha@mail.ru (автор, ответственный за переписку)

Поступила в редакцию 22.09.2020 г.
После доработки 4.02.2021 г.
Принята к публикации 4.02.2021 г.

В результате наблюдений в 2012–2019 гг. установлено, что крестоцветные блошки представляют серьезную угрозу ранним стадиям посевов рапса в Ленинградской области, на которых было обнаружено 6 видов рода *Phyllotreta*. Наиболее многочисленны *Ph. undulata* Kutsch. и *Ph. striolata* (Illiger), остальные виды значительно менее обильны. Изменчивость *Ph. atra* (F.) и *Ph. vittula* (L. Redt.) привела к ошибочному сообщению о находке *Ph. erysimi* Ws. в этом регионе. Вредоносность крестоцветных блошек такова, что присутствие 1 особи на 1 м^2 в фазу всходов приводит к снижению урожая рапса на 0.010–0.040 ц/га (0.05–0.15 %). При фактической плотности их популяции, равной 12–30 особей/м^2 в фазу всходов, и доле поврежденной листовой поверхности, не превышающей 25 %, потери урожайности семян ярового рапса составляют 0.12–1.20 ц/га (0.6–4.5 %). Крестоцветные блошки наиболее вредоносны при жаркой засушливой погоде в период всходов и в изреженных посевах рапса, когда доля поврежденной листовой поверхности превышает 25 %, а потери урожайности могут достигать 45 %. К усилению поврежденности всходов блошками приводит улучшение минерального питания растений, тогда как сроки сева культуры на поврежденность не влияют.

Ключевые слова: яровой рапс, крестоцветные блошки, *Phyllotreta*, видовой состав, фенология, динамика численности, поврежденность листьев, вредоносность, потери урожая.

DOI: 10.31857/S0367144521010044

Крестоцветные блошки – опасные вредители рапса во всех регионах возделывания этой культуры в нашей стране. Ежегодно высокая численность крестоцветных блошек наблюдается на посевах рапса в районах Поволжья и Среднего Урала, где гибель всходов может достигать 50–60 % (Нурлыгаянов и др., 2008; Чурикова, Силаев, 2010). Такова же ситуация в лесостепи Западной Сибири, где при ранних сроках сева ярового

рапса экономический порог вредоносности (ЭПВ) крестоцветных блошек может быть превышен более чем в 10 раз (Мармулева, Торопова, 2013; Стецов и др., 2018). В Краснодарском крае, по данным полевых опытов Всероссийского НИИ масличных культур, сильное заселение посевов ярового рапса крестоцветными блошками соответствует средней численности 10–13 особей на растение, которая наблюдается в краевой зоне полей, расположенной в 25–50 м от лесополосы (Пивень и др., 2014). В Центральном регионе степень повреждения всходов крестоцветными блошками в разные годы составляла от 7 до 11 %, а в Центрально-Черноземном – достигала 60 % (Крыцина, 2005; Попова, Петрова, 2014).

Вредоносность крестоцветных блошек проявляется в снижении ассимиляционной поверхности поврежденных листьев, что приводит к угнетению роста и развития, а в некоторых случаях и гибели растений рапса на начальных этапах органогенеза. По данным В. Б. Костромитина, растения рапса, поврежденные на 25–30 %, снижают урожайность на 42.3–46.5 % (Костромитин, 1980). По другим данным, при численности 15 блошек на 1 м^2 интенсивность повреждения листьев составляет 57 %, а урожайность семян ярового рапса снижается на 2.7 ц/га, или 20.5 %; резко уменьшаются число цветков и стручков на растении, число семян в стручках и высота растений (Крыцина, 2005). Экономический порог вредоносности крестоцветных блошек на рапсе, регламентирующий проведение инсектицидных обработок, составляет 8–10 особей/м^2 или 10 % заселенных растений в фазу всходов (Павлюшин и др., 2005).

Для Северо-Западного региона рапс – относительно новая и очень перспективная культура, посевные площади которой увеличиваются год от года. При этом производственники постоянно сталкиваются с большими трудностями, вызванными сложной фитосанитарной обстановкой, в том числе из-за сильного повреждения растений крестоцветными блошками. В данном регионе преимущественно возделывается яровой рапс, для которого особенности биологии, динамики численности и вредоносности крестоцветных блошек остаются недостаточно изученными.

Целью настоящего исследования стало изучение видового состава и вредоносности крестоцветных блошек на Северо-Западе России на примере Гатчинского р-на Ленинградской обл. Предварительные результаты исследований были доложены на IV Всероссийском съезде по защите растений (Мосейко, Шпанев, 2019).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в 2012–2019 гг. на посевах ярового рапса в агроэкологическом стационаре Меньковского филиала Агрофизического НИИ в Гатчинском р-не Ленинградской обл. В разные фазы развития культуры использовались разные методы учета численности блошек. В начальный период онтогенеза, включающий появление всходов и 2 настоящих листьев, плотность крестоцветных блошек, а также поврежденность и интенсивность повреждения ими листьев ярового рапса определялись на постоянных учетных площадках площадью 0.1 м^2 (Зубков, 1978). Оценивалась поврежденность не только культурных, но и сорных растений семейства крестоцветных. Ежегодно устанавливалось по 72 учетные площадки (36 на участке без защиты растений и 36 – на участке с интегрированной системой защиты растений), на которых также велись наблюдения за развитием культурных растений и учет урожая. В этот же период для выявления видовой структуры населения крестоцветных блошек проводились сборы насекомых с помощью ящика Петлюка, этим методом было собрано около 1400 имаго. Видовую принадлежность крестоцветных блошек определял А. Г. Мосейко. Отдельные контрольные экземпляры видов хранятся в коллекции Зоологического института РАН. Начиная с фазы розетки листьев и до полной спелости с интервалом в 10 дней проводились кошения энтомологическим сачком.

Один учет состоял из 6 проб по 10 взмахов сачком. Общее число имаго крестоцветных блошек, собранных кошением за годы исследований, составило почти 5000.

Количество и размещение на поле ярового рапса постоянных учетных площадок и кошений определялись схемой опыта, которой было предусмотрено изучение трех уровней удобренности культуры из расчета планируемой урожайности. Высокий уровень удобренности соответствовал предпосевному внесению полного минерального удобрения в дозе 100 кг д. в./га азота, по 70 кг д. в./га фосфора и калия, средний уровень – 65, 50 и 50 кг д. в./га соответственно азота, фосфора и калия. Низкий уровень удобренности не предполагал внесения удобрений и соответствовал естественному уровню плодородия дерново-подзолистых легкосуглинистых почв Северо-Западного региона.

Оценка вредоносности крестоцветных блошек проводилась с помощью множественного регрессионного анализа (Wright, 1934), в настоящее время наиболее широко используемого метода определения показателей наносимого насекомыми вреда (Шпанев, Лаптиев, 2014; Шпанев и др., 2019). В расчетах использовали данные с постоянных площадок, расположенных на участке с интегрированной системой защиты, за счет чего исключалось влияние других многочисленных на яровом рапсе вредных организмов на оценку вредоносности крестоцветных блошек. При оценке вредоносности блошек в уравнения множественной регрессии последовательно включались численность имаго, поврежденность и интенсивность повреждения ими листьев в фазы всходов рапса и 2 настоящих листьев. При этом в уравнении одновременно мог присутствовать только один из перечисленных показателей. Кроме того, в уравнении учитывались сопутствующие признаки культуры – густота и высота растений рапса в фазу всходов или двух настоящих листьев. Расчеты велись по следующей формуле:

$$Y = a + b_{01.L}x_1 + \sum ab_{0L.1}x_L,$$

где *У* – урожайность рапса на постоянной площадке, *a* – свободный член уравнения, $b_{01.L}$ – натуральный частный коэффициент множественной регрессии, характеризующий влияние на урожайность рапса повреждений всходов крестоцветными блошками или их численности, x_1 – численность блошек или доля поврежденных листьев, $b_{01.L}x_L$ – натуральный коэффициент регрессии сопутствующих признаков культуры, x_L – сопутствующие признаки культуры: густота и высота растений рапса в фазу всходов или двух настоящих листьев.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние наблюдения показали высокое обилие крестоцветных блошек на полях агроэкологического стационара Меньковского филиала Агрофизического НИИ. Это объясняется помимо пригодности ярового рапса для питания блошек сильной засоренностью агроценозов сорными растениями из семейства крестоцветных, главным образом пастушьей сумкой обыкновенной (*Capsella bursa-pastoris*) и редькой дикой (*Raphanus raphanistrum*), которая повреждается блошками сильнее, чем растения рапса. Так, по данным 2015 г., общая степень повреждения крестоцветными блошками листьев ярового рапса составляла 17.9 %, а редьки – 42.3 %. Сильные повреждения наносились крестоцветными блошками редьке дикой и в агроценозах других культур, особенно картофеля.

За весь период исследований на полях с яровым рапсом было выявлено 6 видов крестоцветных блошек. Наиболее массовыми и постоянно встречающимися оказались два вида – *Phyllotreta undulata* Kutsch. и *Ph. striolata* (Illiger), на их долю в общей сложности приходилось от 71.6 до 96.2 % особей крестоцветных блошек на посевах рапса. Известно (Асякин, 2018), что волнистая блошка (*Ph. undulata*) причиняет

наибольший вред яровому рапсу в Ленинградской и других областях Северо-Западного региона. В более южных частях региона (Псковская обл.) и в местах с избыточным увлажнением большее значение может иметь выемчатая блошка (*Ph. striolata*) (Манаенкова, 1991). В других, особенно южных регионах состав вредящих рапсу блошек сильно отличается: так, в Саратовской обл. явственно доминируют *Ph. atra* (F.) и *Ph. cruciferae* (Goeze) (Мосейко, Чурикова, 2012).

По нашим данным, основным видом крестоцветных блошек в ценозе ярового рапса является *Ph. undulata*, который заметно преобладал над *Ph. striolata* на протяжении всех лет изучения, за исключением 2014 г., когда *Ph. striolata* незначительно превосходил по численности *Ph. undulata* (табл. 1). Остальные виды – *Ph. atra* (F.), *Ph. nemorum* (L.), *Ph. nigripes* (F.) и *Ph. vittula* (L. Redt.) – сравнительно малочисленны. Среди собранного материала встречаются особи, значительно уклоняющиеся по морфологическим характеристикам от типичных представителей видов. Так, по одному такому экземпляру с желтыми полосами на надкрыльях, загибающимися спереди ко шву, и довольно светлыми ногами с изучаемых рапсовых полей нами был ошибочно указан *Ph. erysimi* Ws. (Мосейко, 2016). В действительности этот экземпляр оказался *Ph. vittula*, что было подтверждено изучением изменчивости этого вида в более поздних сборах. Встречаются также экземпляры *Ph. atra*, которые по многим признакам (металлическому блеску верха, поперечной исчерченности вентральной стороны эдеагуса) вполне соответствуют *Ph. cruciferae* auct., но не экземплярам *Ph. cruciferae* (Goeze) из типового местонахождения в Австрии (Konstantinov, Moseyko, 2019). Определительные таблицы видов рода *Phyllotreta* требуют пересмотра в соответствии с этими особенностями изменчивости.

Биология и экология разных видов крестоцветных блошек, вредящих рапсу, во многом сходны. Сезонная динамика их численности тесно связана с фенологией ярового рапса, как кормового растения. Заселение поля жуками перезимовавшего поколения происходит одновременно с появлением всходов рапса. Питание блошек продолжается в течение последующих 30–40 дней, но наибольшую опасность они представляют на самых ранних этапах развития культуры, а именно на протяжении первых 10 дней. Это обусловлено небольшой площадью семядольных листьев, высокой прожорливостью и численностью насекомых. На протяжении большинства лет наблюдений доля поврежденных листьев в фазу всходов рапса составляла 73–88 %, а интенсивность повреждения – 12–21 % при численности блошек 12–30 особей/м^2 (табл. 2). Ситуация значительно усугубляется в жаркую засушливую погоду, когда интенсивность питания блошек возрастает, а рост и развитие растений рапса замедляются. Анализ метеоданных свидетельствует о высокой частоте жаркой засушливой погоды во второй половине мая, а иногда и в первой половине июня, как раз в период активного питания перезимовавшего поколения блошек. Возврат холодов, практически ежегодно случающийся в весенний и раннелетний периоды, действует противоположным образом, отрицательно сказываясь на жизнедеятельности крестоцветных блошек. Наименьшая плотность блошек и поврежденность ими листьев растений рапса были зафиксированы в 2017 г., когда среднесуточная температура в мае и июне оказалась на 1.7 и 1.9 °C (19 и 13 %) ниже среднемноголетней величины. В этом же году отмечалось самое низкое обилие крестоцветных блошек в растительном ярусе посева ярового рапса, по усредненным данным результатов кошений составившее 1.6 жуков/10 взмахов, тогда как в 2012 г. их насчитывалось 56, в 2013 г. – 5.1, в 2014 г. – 6.7, в 2015 г. – 11.6, в 2018 г. – 2.5 особей на 10 взмахов сачком.

Таблица 1. Соотношение численности крестоцветных блошек на посевах ярового рапса в Ленинградской обл.

Вид	Доля от общего числа особей, %						
	2012	2013	2014	2015	2017	2018	2019
Phyllotreta atra (F.)	8.7	7.3	0	11.8	2.5	1.0	2.5
Ph. nemorum (L.)	1.7	0	12.5	0	1.5	3.2	3.0
Ph. nigripes (F.)	0.6	0	0	0	9.0	2.0	0.7
Ph. striolata (Illiger)	25.0	3.6	38.6	15.7	9.0	30.0	42.4
Ph. undulata Kutsch.	64.0	89.1	33.0	70.6	76.0	63.0	50.2
Ph. vittula (L. Redt.)	0	0	15.9	1.9	0	0.5	1.2

Таблица 2. Повреждение листьев ярового рапса крестоцветными блошками в разные годы наблюдений

Показатель	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Фаза всходов							
Численность, особей/м^2	20	25	30	12	11	5	15
Поврежденность листьев, %	72.5	86.1	78.7	87.5	97.5	13.0	85.1
Интенсивность повреждения, %	12.3	19.0	16.2	20.6	32.8	5.7	15.7
Фаза двух настоящих листьев							
Поврежденность листьев, %	58.9	48.3	50.6	61.3	100	25.2	–
Интенсивность повреждения, %	39.9	25.9	33.4	29.8	55.2	8.7	–

Представления о поврежденности крестоцветными блошками растений ярового рапса поздних сроков сева противоречивы. По одним данным (Манаенкова, 1991; Асякин, 2018), поздние посевы этой культуры позволяют избегать сильных повреждений всходов крестоцветными блошками, по другим (Павлюшин и др., 2005), вероятность сильного повреждения листьев данным вредителем возрастает. Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что из-за растянутого периода питания, который продолжается с конца апреля до середины июня, крестоцветные блошки способны наносить сильные повреждения листовой поверхности рапса как ранним (конец апреля – начало мая), так и поздним (вторая и третья декады мая) посевам. Наши данные учитывают материалы, полученные при ранних сроках сева, которые практиковались в 2013 и 2014 гг., и при поздних сроках в 2012, 2015 и 2017 гг. Особенно возрастает вредоносность крестоцветных блошек при изреживании посевов ярового рапса вследствие высева семян с низкой всхожестью или при глубокой их заделке. На таких полях культурные растения могут быть уничтожены блошками практически полностью. Например, в 2016 г. в сильно изреженном посеве поврежденность листьев в посеве достигала 98 %, а усредненная интенсивность повреждения – 33 %. Гибель всходов в результате сильных повреждений блошками листовой поверхности составила 8.5 %.

По данным учета в фазу двух настоящих листьев, доля поврежденной листовой поверхности увеличивается до 26–40 % притом, что вновь появившиеся листья избира-

ются для питания блошками значительно реже, из-за чего снижается доля поврежденных листьев в посеве. Начиная с фазы розетки листьев, наблюдается снижение обилия крестоцветных блошек в посевах ярового рапса, связанное с постепенным отмиранием особей перезимовавшего поколения, закончивших откладку яиц. Так, если в фазу розетки листьев в среднем по годам насчитывалось 2.6, то в фазу ветвления – 1.6, бутонизации – 0.3 особи/10 взмахов сачком. В период цветения рапса имаго крестоцветных блошек встречаются редко, поскольку личинки в это время продолжают развитие в почве. Появляются имаго крестоцветных блошек нового поколения в посевах ярового рапса в фазу формирования стручков или налива семян в первой декаде июля при ранних сроках сева культуры или в третьей декаде июля при поздних сроках сева. Уже через 10 дней наблюдается многократное (в разные годы от 2.1 до 17.3 раза) увеличение численности блошек (табл. 3). Во второй половине вегетации рапса пик численности крестоцветных блошек приходился на фазу налива семян или зеленой спелости. В 2012 г. в растительном ярусе в этот период насчитывалось 161.3, в 2013 г. – 33.8, в 2014 г. – 33.7, в 2017 г. – 10, в 2018 г. – 14 особей/10 взмахов сачком. В 2015 г. наблюдался более растянутый выход жуков из почвы и максимум численности был зафиксирован кошениями в фазу желто-зеленой спелости рапса, когда обилие блошек составило 54.3 особи/10 взмахов. В этот период блошки при питании соскабливают эпидермис со стеблей и стручков рапса, что особенно заметно в годы с сухой жаркой погодой во второй половине лета.

Крестоцветными блошками сильнее заселялись и повреждались всходы рапса на удобренных участках посева (табл. 4). Вероятно, это связано с ранним и более дружным появлением всходов культурных растений, типичном для удобренных делянок. По прошествии 10–14 дней, а именно в фазу двух настоящих листьев, достоверные различия в численности и поврежденности блошками листовой поверхности между удобренными и неудобренными вариантами отсутствовали.

Таблица 3. Обилие имаго крестоцветных блошек в посевах ярового рапса на разных фазах развития культуры

Фенофаза	Число особей на 10 взмахов сачком					
	2012	2013	2014	2015	2017	2018
Розетка листьев	7.2	1.5	3.5	2.7	0.5	0.4
Ветвление	5.8	0.5	1.7	1.2	0.2	0
Бутонизация	0	0.3	1.2	0.2	0	0.1
Цветение	0	0	0.2	1.3	0	0
Формирование стручков	9.3	3.5	0	8.8	0	0
Налив семян	161.3	33.8	3.7	18.2	0	14.0
Зеленая спелость	156.8	7.5	33.7	18.0	10.0	9.4
Желто-зеленая спелость	77.0	4.0	18.2	54.3	2.8	0.8
Желтая спелость	71.5	0	5.2	7.7	0.7	0
Полная спелость	22.7	0	0	3.5	0.3	0

Таблица 4. Численность крестоцветных блошек и повреждение ими ярового рапса на участках с разными дозами минеральных удобрений

Показатель	Фаза всходов			Фаза двух настоящих листьев		
	$N_0P_0K_0$	$N_{65}P_{50}K_{50}$	$N_{100}P_{65}K_{65}$	$N_0P_0K_0$	$N_{65}P_{50}K_{50}$	$N_{100}P_{65}K_{65}$
Численность, особей/м^2	16	20	26**	24	25	27
Поврежденность листьев, %	65.0	67.8	69.3	49.0	51.0	52.9
Интенсивность повреждения, %	13.1	15.2	15.7**	28.7	28.6	29.4
Общая степень повреждения, %	9.0	10.9	11.7**	13.5	14.3	14.9

Примечания. ** – различия достоверны при $P \geq 0.99$.

Известно, что из двух выявленных критических периодов в онтогенезе ярового рапса (сопряженных с фазами всходов и плодообразования), на которые приходятся периоды высокой активности питания крестоцветных блошек, определяющим в формировании урожая является первый. Во-первых, он имеет значение как для кормовых, так и для семенных посевов рапса; во-вторых, наносимые в этот период повреждения оказывают влияние на всё дальнейшее развитие растений, а значит, и на их потенциальную продуктивность (Манаенкова, 1991).

Оценка вредоносности крестоцветных блошек с помощью множественно-регрессионного анализа и методики постоянных учетных площадок показала, что урожайность ярового рапса в пересчете на одну особь крестоцветных блошек на 1 м^2 в фазу всходов в зависимости от температурного режима снижается на 0.010–0.040 ц/га (0.05–0.15 %). Верхний предел вредоспособности наносимых повреждений в этот период соответствует засушливой погоде условиям и повышенным среднесуточным температурам. При плотности блошек равной 12–30 особям/м^2 и доле поврежденной листовой поверхности всходов, не превышающей 25 %, потери урожая семян ярового рапса составят 0.12–1.20 ц/га, или 0.6–4.5 % при фактической урожайности 13–19 ц/га.

На основании расчетов определено, что при слабой степени повреждения всходов крестоцветными блошками, не превышающей 10 % листовой поверхности, не происходит снижения урожайности ярового рапса. На это указывают натуральные коэффициенты множественной регрессии, имеющие положительный знак связи с урожайностью рапса у поврежденности листьев ($b_{01.L} = 0.030$), интенсивности повреждения ($b_{02.L} = 1.33$) и общей степени повреждения ($b_{03.L} = 1.03$) в фазу всходов культуры. При средней степени повреждения семядольных листьев (11–25 %) отмечается снижение урожая рапса, которое составляет 0.012 ц/га (0.06 %) на каждый 1 % поврежденности листьев блошками. Более сильные повреждения приводят к выраженному угнетению и гибели всходов рапса, что резко сказывается на продуктивности растений и урожайности рапса. Вредоспособность наносимых повреждений возрастает до 0.237 ц/га (0.50 %), а недобор урожая семян этой культуры может достигать 45 % (табл. 5).

Таблица 5. Вредоносность крестоцветных блошек на яровом рапсе в зависимости от интенсивности повреждения листьев в фазу всходов

Доля поврежденной листовой поверхности в фазу всходов, %	Потери урожая от повреждения листьев на 1 %		Потери урожая от общего повреждения листьев	
	ц/га	%	ц/га	%
До 10 %	–	–	–	–
11–25 %	0.012	0.06	0.95	4.5
Более 25 %	0.237	0.50	21.2	44.8

ВЫВОДЫ

1. На полях рапса в Гатчинском р-не Ленинградской обл. выявлены 6 видов крестоцветных блошек: *Phyllotreta undulata* Kutsch., *Ph. striolata* (Illiger), *Ph. atra* (F.), *Ph. nemorum* (L.), *Ph. nigripes* (F.) и *Ph. vittula* (L. Redt.). Первые два из них относятся к доминантам и наиболее вредоносны. Морфологическая изменчивость *Ph. atra* и *Ph. vittula* требует дальнейшего изучения.

2. Крестоцветные блошки из-за высокой численности и активности питания на начальных стадиях развития ярового рапса представляют постоянную угрозу посевам этой культуры в Ленинградской обл. При вредоспособности блошек, ведущей в обычных условиях к снижению урожая в пересчете на 1 особь/м^2 на 0.010–0.040 ц/га (0.05–0.15 %), и фактической плотности их популяции в фазу всходов 12–30 особей/м^2 потери урожайности семян ярового рапса составляют 0.12–1.20 ц/га (0.6–4.5 %).

3. Вредоносность крестоцветных блошек значительно возрастает при жаркой засушливой погоде в период всходов или в изреженных посевах рапса, когда доля поврежденной листовой поверхности превышает 25 %. Это приводит к выраженному угнетению и гибели всходов рапса, что резко сказывается на продуктивности растений и урожайности рапса, снижение которой может достигать 45 %.

4. Крестоцветные блошки способны наносить сильные повреждения всходам как на ранних (конец апреля – начало мая), так и на поздних (вторая и третья декады мая) посевах ярового рапса. Улучшение минерального питания растений за счет предпосевного внесения удобрений приводит к раннему и дружному появлению всходов рапса, более интенсивному их заселению и повреждению крестоцветными блошками.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Таксономическая часть работы выполнена в рамках гостемы ЗИН РАН АААА-А19-119020690101-6 при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-00565).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Асякин Б. П. 2018. Механизмы и параметры устойчивости рапса ярового к основным вредителям. Вестник защиты растений **2**: 16–21.

Зубков А. Ф. 1978. Методические указания по сбору полевой биоценологической информации с целью оценки вредоносности комплекса вредных организмов. Л.: ВИЗР, 18 с.

Костромитин В. Б. 1980. Крестоцветные блошки. М.: Колос, 62 с.

Крыцина Е. В. 2005. Вредители рапса в условиях лесостепи Липецкой области и приемы ограничения их численности. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук. Воронеж: Воронежский государственный аграрный университет им. К. Д. Глинки, 23 с.

Манаенкова Т. И. 1991. Устойчивость ярового рапса к крестоцветным блошкам (*Phyllotreta* spp.) и рапсовому цветоеду (*Meligethes aeneus* F.). Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Л.: ВИЗР, 18 с.

Мармулева Е. Ю., Торопова Е. Ю. 2013. Энтомокомплекс ярового рапса в лесостепи Западной Сибири. Вестник Новосибирского государственного аграрного университета **2** (27): 24–30.

Мосейко А. Г. 2016. О находке крестоцветной блошки *Phyllotreta erysimi* Weise, 1900 (Coleoptera, Chrysomelidae) в Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **95** (3): 649–650.

Мосейко А. Г., Чурикова В. Г. 2012. Видовой состав энтомофауны рапса и горчицы в левобережной части Нижнего Поволжья. Вестник защиты растений **1**: 31–37.

Мосейко А. Г., Шпанев А. М. 2019. Видовой состав и вредоносность крестоцветных блошек на полях ярового рапса в Гатчинском районе Ленинградской области. В кн.: IV Всероссийский съезд по защите растений с международным участием «Фитосанитарные технологии в обеспечении независимости и конкурентоспособности АПК России». 9–11 сентября 2019 г., Санкт-Петербург. Сборник тезисов докладов. СПБ.: ВИЗР, с. 188.

Нурлыгаянов Р. Б., Исмагиллов Р. Р., Мерзликин А. С. 2008. Рапс яровой. М.: Научно-исследовательский институт сельского хозяйства центральных районов Нечерноземной зоны, 224 с.

Павлюшин В. А., Иванов С. Г., Сухорученко Г. И., Долженко В. И., Гончаров Н. Р., Лысов А. К. 2005. Технология интегрированной защиты кормовых культур от вредителей, болезней и сорняков в Нечерноземной зоне РФ. СПб.: ВИЗР, 36 с.

Пивень В. Т., Тишков Н. М., Семеренко С. А., Бушнев А. С., Ветер В. И. 2014. Роль защитных лесонасаждений как экологического фактора в регулировании фитосанитарного состояния посевов масличных культур. Масличные культуры **2** (159–160): 91–100.

Попова Т. А., Петрова Н. И. 2014. Защита всходов ярового рапса от крестоцветных блошек. Известия ТСХА **1**: 125–135.

Стецов Г. Я., Садовников Г. Г., Садовникова Н. Н., Потапова Е. Е. 2018. Эффективность химической защиты посевов ярового рапса в условиях лесостепи Приобья. Вестник Алтайского государственного аграрного университета **8** (166): 5–11.

Чурикова В. Г., Силаев А. И. 2010. Вредители ярового рапса в Нижнем Поволжье. Агро XXI **4–6**: 28–30.

Шпанев А. М., Лаптиев А. Б. 2014. Особенности развития и вредоносность пятиточечного долгоносика *Tychius quinquepunctatus* L. (Coleoptera, Curculionidae) в посевах гороха на юго-востоке Центрального Черноземья. Энтомологическое обозрение **93** (2): 328–335.

Шпанев А. М., Лаптиев А. Б., Байбакова Н. Я. 2019. Особенности развития и вредоносность кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* Hb. (Lepidoptera, Pyralidae) в Центральном Черноземье. Энтомологическое обозрение **98** (3): 469–480. doi: 10.1134/S036714451903002X

Konstantinov A. S., Moseyko A. G. 2019. A new species of *Phyllotreta* Chevrolat, 1836 (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini) from Omsk Province of Russia with comments on *Phyllotreta* species diversity in Northeastern Palearctic. Zootaxa **4679** (3): 499–510. doi: 10.11646/zootaxa.4679.3.4

Wright S. 1934. The method of path coefficients. Annals of Mathematical Statistics **5**: 161–215.

CRUCIFEROUS FLEA BEETLES (*PHYLLOTRETA* SPP.; COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) ON THE SPRING RAPE CROPS IN LENINGRAD PROVINCE

A. M. Shpanev, A. G. Moseyko

Key words: spring rape, flea beetles, species composition, phenology, population changes, leaf damage, injuriousness, crop loss.

SUMMARY

As a result of observations in 2012–2019 it was found that cruciferous flea beetles provide a serious threat at early stages of the spring rape crops in Leningrad Province. A total of 6 species of *Phyllotreta* were found. *Phyllotreta undulata* Kutsch. and *Ph. striolata* (Illiger)

are most abundant, other species are much less numerous. Considerable morphological variability of *Ph. atra* (F.) and *Ph. vittula* (L. Redt.) may lead to misidentifications. The recent record of *Ph. erysimi* Ws. from Leningrad Province is not confirmed. The harmfullness of cruciferous flea beetles is so considerable that the presence of 1 individual/m^2 at the seedling phase leads to the decrease in rape harvest by 0.010 to 0.040 centners per hectare (0.05 to 0.15 %). With an actual density of their population amounting from 12 to 30 individuals/m^2 at the seedling phase and rate of leaf surface damaged not exceeding 25 %, the loss of yield is 0.12 to 1.20 centners per hectare (0.6 to 4.5 %). Cruciferous flea beetles are most harmful in hot dry weather during the seedling phase, and lighted crops of rape, when rate of leaf surface damaged exceeds 25 %, and harvest loss can reach 45 %. Improvement of mineral nutrition of plants leads to increase of seedlings damage by flea beetles, while the sowing time does not affect damage.

УДК 595.789 : 591.464

МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ ГОЛУБЯНОК ТРИБЫ MILETINI (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE: MILETINAE)

© 2021 г. А. И. Корзеев,* А. А. Стекольников**

Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: korzeev@gmail.com, **e-mail: an.stekolnikov@gmail.com

Поступила в редакцию 28.03.2020 г.
После доработки 22.10.2020 г.
Принята к публикации 22.10.2020 г.

Проведено сравнение скелетно-мышечных признаков гениталий самцов 3 видов трибы Miletini для определения ее филогенетического положения и уточнения родственных отношений между родами. Впервые описана мускулатура гениталий самцов *Allotinus substrigosus* (Moore, 1884), *Miletus chinensis* C. Felder, 1862 и *Megalopalpus zymna* (Westwood, 1851). Обнаружен комплекс уникальных признаков, позволяющий противопоставить Miletini большинству остальных таксонов подсемейства: описаны неизвестная ранее у чешуекрылых дифференциация депрессоров ункуса и формирование непарного вальварно-фаллического органа. Впервые описана мускулатура уникальной структуры чешуекрылых – апофизарной системы VIII абдоминального сегмента самцов. Выявлены сходство и различия в функциональной организации гениталий между аборигенным африканским и ориентальными видами.

Ключевые слова: Lepidoptera, Lycaenidae, Miletinae, гениталии самцов, мускулатура, филогенез.

DOI: 10.31857/S0367144521010056

Скелетно-мышечная система гениталий бабочек сем. Lycaenidae стала предметом особо пристального внимания только со второй половины прошлого века, хотя признаки скелета гениталий плодотворно используются в таксономии и филогении чешуекрылых около 100 лет. К сожалению, в последнее время интерес энтомологов к сравнительной морфологии заметно снизился в связи с развитием на рубеже XX и XXI веков нового подхода к решению филогенетических задач на основе молекулярно-генетических методов. При таком подходе от исследователя, получающего «молекулярную» кладограмму, ускользает морфологическое содержание эволюционных изменений. Вместе с тем очередность филогенетических ветвлений, установленная молекулярно-генетическими методами, а в некоторых случаях и хронология эволюционных событий (Talavera et al., 2013; Kaliszewska et al., 2015; Espeland et al., 2018) позволяют отделять факты общего происхождения морфологических структур от гомоплазии и оценивать скорость морфологических преобразований (Стекольников и др., 2013; Корзеев, Стекольников, 2016; Korzeev, Stekolnikov, 2017).

Настоящая статья продолжает цикл работ, посвященных эволюции функционально-морфологической организации гениталий и филогенезу основных групп обширного и уникального по биологическим особенностям сем. Lycaenidae. К настоящему времени детально изучена мускулатура гениталий филогенетически продвинутых таксонов палеарктической фауны подсем. Polyommatinae (Стекольников, Кузнецов, 2005; Стекольников, 2010; Стекольников и др., 2013). Представители тропических фаун Старого и Нового Света, включающих древние таксоны семейства, изучены более фрагментарно. К настоящему времени описана мускулатура гениталий у 3 таких подсемейств: Riodininae, Curetinae и Lipteninae (Кузнецов, Стекольников, 1998; Stekolnikov, Korzeev, 2017, 2019), а также у гигантской анцестральной трибы Lycaenesthini подсем. Polyommatinae (Стекольников, Корзеев, 2019). Сравнительное исследование скелетно-мышечной системы гениталий базальных групп голубянок необходимо для понимания морфологической эволюции этого семейства.

Обширная триба Miletini входит в состав древнего афротропического подсем. Miletinae, родственного подсем. Lipteninae (De Jong et al., 1996) и расположенного вместе с другими тропическими голубянками в основании филогенетического ствола Lycaenidae. Подсемейство включает 12 родов и имеет сложную биогеографическую историю, пережив 4 иммиграционных волны из Африки в Юго-Восточную Азию и даже на американский континент (Kaliszewska et al., 2015). Триба Miletini включает 3 рода: афротропический *Megalopalpus* Röber, 1886 и 2 ориентальных рода – иммигранта из Африки, *Allotinus* C. Felder et R. Felder, [1865] и *Miletus* Hübner, [1819]. Эти 3 рода составляют кладу со слабой поддержкой (Kaliszewska et al., 2015: p. 579, fig. 1), и для оценки их родственных отношений необходимо привлечение дополнительных признаков. Цели предлагаемой работы – изучение эволюции скелетно-мышечной системы гениталий и уточнение родственных отношений родов трибы Miletini, а также положения этой трибы в подсем. Miletinae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Скелет и мускулатура гениталий и апофизарной системы прегенитальных сегментов самцов 3 родов трибы Miletini исследованы методом ручного анатомирования. Экземпляры афротропического вида *Megalopalpus zymna* были собраны В. В. Аникиным (Россия) и С. Сафианом (Шопрон, Венгрия) (Szabolcs Sáfián, Sopron, Hungary) в Национальном парке Кибале (Kibale Forest National Park) в Уганде на основании разрешения, выданного Департаментом охраны природы Уганды. Серия экземпляров ориентального вида *Allotinus substrigosus* собрана А. Л. Монастырским и А. И. Корзеевым в южном Вьетнаме в национальном парке Кат Тьен [Cat Tien National Park (Nam Cat Tien)]. Там же А. И. Корзеевым в 2018 и 2019 гг. была собрана большая серия *Miletus chinensis*.

Полевые работы во Вьетнаме, в том числе сбор материала, проводились в соответствии с Соглашением 505/HD о научном сотрудничестве между Национальным парком Кат Тьен и совместным Российско-Вьетнамским тропическим научно-исследовательским центром. Собранные виды не входят в число охраняемых.

Бабочки были зафиксированы непосредственно в природе в 70%-ном этаноле. Структуру скелета и расположение мышц исследовали на временных препаратах путем рассечения гениталий с помощью ножниц-пинцета и скальпеля. В качестве фиксатора использовали глицерин либо 70%-ный этанол. Скелетно-мышечные препараты окрашивали водным раствором эозина или красителем Evans Blue, изучали их с использованием совмещенного с бинокулярным микроскопом Nikon SMZ-1500 фотоаппарата Nikon D700, позволяющего оцифровывать изображения анатомических структур.

В работе для обозначения мышц использована номенклатура, совмещающая 2 широко применяемых ее варианта. В приведенных в статье обозначениях первый знак, расположенный до скобок, соответствует номенклатуре Форбса (Forbes, 1939), а в скобках помещены цифровые обозначения, использовавшиеся российскими исследователями (Кузнецов, Стекольников, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Miletus chinensis C. Felder, 1862.

Скелет

Генитальный аппарат самцов трибы Miletini характеризуется крайней степенью специализации основных генитальных структур: тегумена, винкулума, ункуса, субункусов, вальв, юксты и эдеагуса. Хотя схематические изображения скелета гениталий многих видов этой трибы были опубликованы ранее (Stempffer, 1967; Eliot, 1973, 1986), описаний мускулатуры не существует.

Дорсальная область гениталий самцов гипертрофирована и подвижно сочленена с вентральной частью; она характеризуется сложным строением вальварно-фаллического комплекса придатков и присутствием в прегенитальном отделе брюшка уникальных для самцов структур – апофизов (Eliot, 1986).

Тегумен (рис. 1, *1*, *2*) разделен тонкой перетяжкой на 2 неравные, подвижно сочлененные части: широкую дистальную и менее развитую проксимальную. Дистальная часть тегумена в дорсальной области узкая, но книзу значительно расширяется в латеральные доли, соединенные с ункусом, но отделенные от него складкой. Проксимальная часть тегумена отделена от винкулума дуговидным ребром жесткости. Собственно винкулум (рис. 1, *1*) расширен дорсально, становясь узким в латеральной и вентральной частях. Саккус отсутствует, но вентральная стенка винкулума вытянута каудально в заостренный язычок («saccus directed caudal», по: Eliot, 1973) (рис. 1, *2*). Тегумен возле винкулума образует пару аподемальных лопастей – прочно склеротизованную и заостренную переднюю и пластинчатую заднюю, налегающую на латеральные доли дистальной части тегумена. Вершина задней лопасти служит местом прикрепления мышцы, отходящей от апофиза VIII сегмента – *map 8–9(1)*.

Ункус (рис. 1, *1*, *2*) сочленен с тегуменом, парный, состоящий из 2 очень крупных и вытянутых прямоугольных пластин. Каждая лопасть ункуса, как и прилегающие дистальные части тегумена, укреплены вдоль вентрального края ребрами жесткости. Обе лопасти ункуса расположены в парасагиттальной плоскости, и их медиальные стенки обращены друг к другу. С вентрокаудальными углами латеральных долей тегумена в области их соединения с лопастями ункуса сочленены прямые субункусы, необычно направленные вперед. Анальный конус расположен под лопастями ункуса, мембранозный и без субанальной пластинки.

Вальвы (рис. 1, *1*; 2, *1–3*) значительно уступают по величине гигантским лопастям ункуса. Вместе с эдеагусом и окружающим его анеллусом они формируют сложный вальварно-фаллический комплекс (рис. 2, *1–3*). Вентральные края вальв слиты между собой в основании до трети своей длины, формируя непарную вальварную структуру, сочлененную с винкулумом. Медиальная стенка слитых вальв включает склеротизованный участок, латеральные края которого двумя лентами переходят на анеллус, охватывая эдеагус сверху и сливаясь над ним (рис. 2, *2*). В этой части анеллус образует дивертикул со склеротизованной и раздвоенной на конце вент-

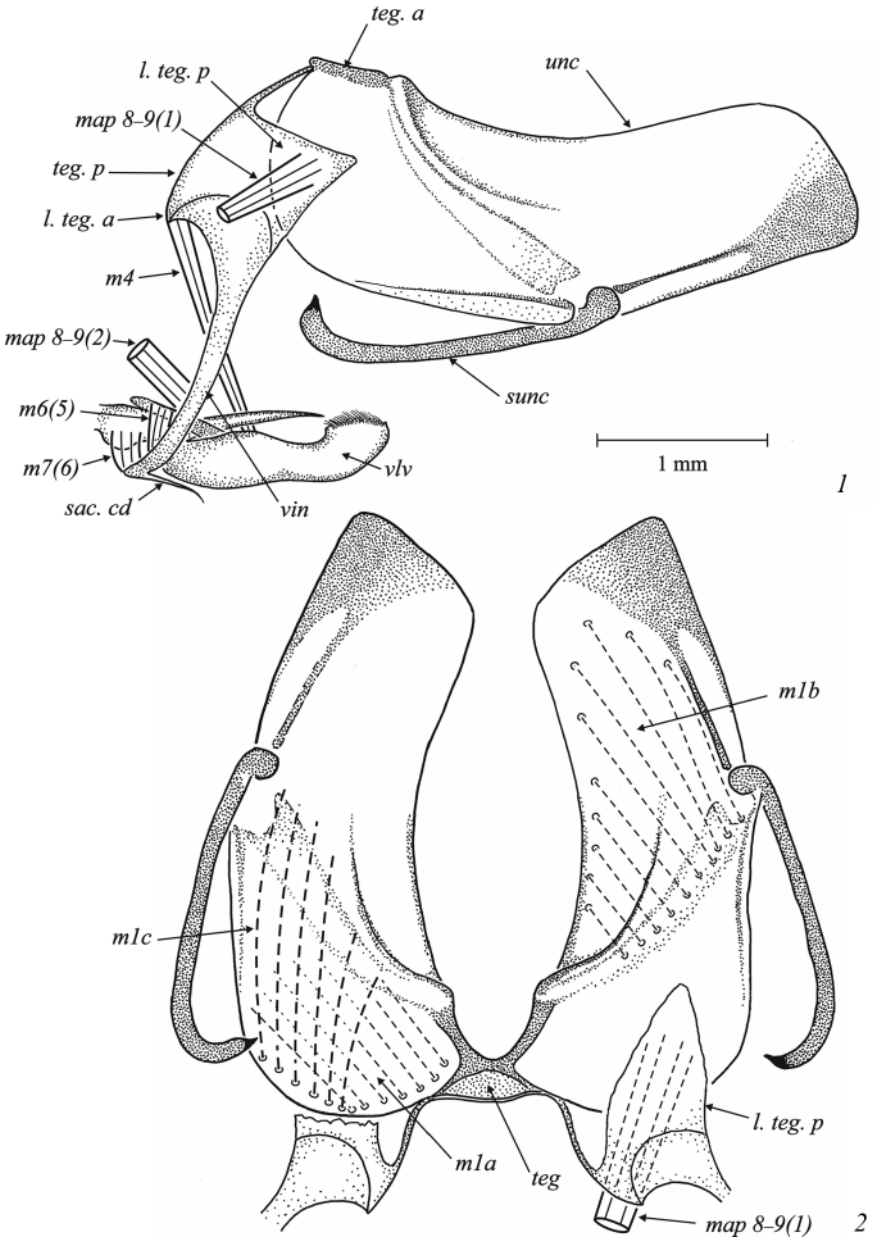

Рис. 1. *Miletus chinensis* C. Felder, 1862, гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 –вид сбоку; *2* – вид сверху, правая и левая половины гениталий распластаны в горизонтальной плоскости, мышцы *m1* изображены только на правой части гениталий, мышцы *mt 8–9* – на левой части.

Обозначения на рис. 1–7. *aed* – эдеагус; *amp* – ампула; *an. t* – анальная трубка; *anl* – анеллус; *ap 7*, *ap 8* – апофизы VII и VIII сегментов; *c. pn* – базальный вырост эдеагуса; *l. teg. a* – передняя лопасть тегумена; *l. teg. p* – задняя лопасть тегумена; *sac. cd* – направленный назад саккус; *sunc* – субункус; *szon* – субзональная область эдеагуса; *teg* – тегумен; *teg. a* – передняя часть тегумена; *teg. p* – задняя часть тегумена; *tr* – транстилла; *unc* – ункус; *vin* – винкулум; *vlv* – вальва. *VI–VIII* – сегменты брюшка.
Названия мышц приведены в тексте.

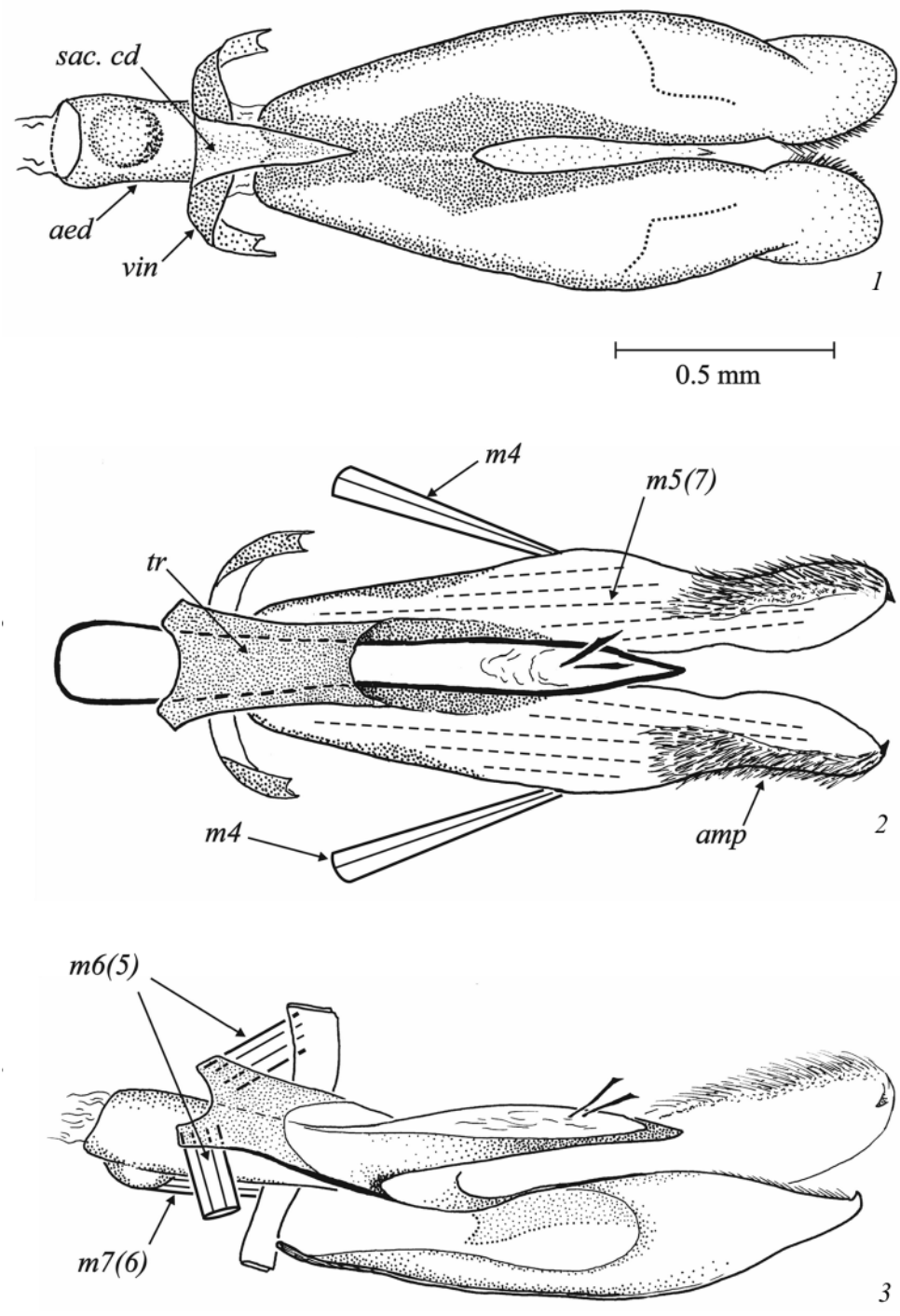

Рис. 2. *Miletus chinensis* C. Felder, 1862, вальварно-фаллический комплекс, скелет и мускулатура.

1 – вид снизу, *2* – вид сверху, *3* – изображение вполоборота.

ральной стенкой (рис. 2, *2*, *3*). В результате эдеагус окружен твердой рамкой, берущей начало на медиальной стенке непарного вальварного органа. Субзональная область эдеагуса слита снизу с центральной склеротизацией медиальной стенки вальв и сверху – с вентральной стенкой дивертикула анеллуса. В дистальной части костального края вальв развито плотное утолщение (ampulla), покрытое густой щеткой жестких волосков.

Эдеагус (рис. 1, *1*; 2, *2*, *3*) цилиндрический, с заостренной вершиной, в основании снизу он вздут. Семяизвергательный канал (*ductus ejaculatorius*) входит в основание эдеагуса сзади.

Мускулатура

Обнаружено 8 пар мышц: *m1a*, *m1b*, *m1c, m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)* и *m7(6)*.

Мышцы *m1* – депрессоры ункуса (рис. 1, *1*, *2*) – дифференцированы на 3 производные пары мышц в виде широких пучков. Все эти мышцы связаны с тегуменом: *m1a* отходят от переднего края латеральных долей тегумена к медиальной стенке возле складки, расположенной между тегуменом и ункусом; *m1c* располагаются ниже мышцы *m1a* и под небольшим, но отчетливым углом к ней. Мышцы *m1b* внедряются в пределы ункуса, начинаясь от прикраевого ребра жесткости латеральной стенки тегумена и одновременно в основании ункуса на дуговидном ребре. Они располагаются веерообразно внутри лопастей ункуса, прикрепляясь к их медиальной стенке вплоть до вершины.

Мышцы *m2(10)* – ретракторы анального конуса. Это тонкие мышцы, связывающие тегумен с основанием анального конуса латерально (на рисунках не изображены).

Мышцы *m4* (рис. 1, *1*; 2, *2*) соответствуют аддукторам вальв большинства чешуекрылых. Они отходят от мыщелков передних лопастей тегумена, направляются вниз и прикрепляются к костальному краю вальв на уровне слияния их вентральных краев.

Мышцы *m5(7)* (рис. 2, *2*) сгибают вальвы поперечно. Эти интравальварные продольные мышцы связывают нижний край единого вальварного основания с дистальными концами вальв.

Мышцы *m6(5)* (рис. 1, *1*; 2, *3*) – гомологи протракторов эдеагуса – отходят от винкулума парамедиально к склеротизированным стенкам дивертикула анеллуса и частично к базальному выросту эдеагуса.

Мышцы *m7(6)* (рис. 1, *1*; 2, *3*) – гомологи ретракторов эдеагуса. Они идут к базальному выросту эдеагуса от медиальной области винкулума, включая основание языковидного склерита.

Allotinus substrigosus (Moore, 1884).

Скелет

Allotinus substrigosus сходен с *Miletus chinensis* по морфологии тегумена, ункуса, субункусов и винкулума (рис. 3, *1–4*). Сходны у них также вальвы и эдеагус, формирующие вальварно-фаллический комплекс. У обоих видов склеротизованный анеллус охватывает эдеагус, но у *Allotinus substrigosus* он формирует кожух вокруг его

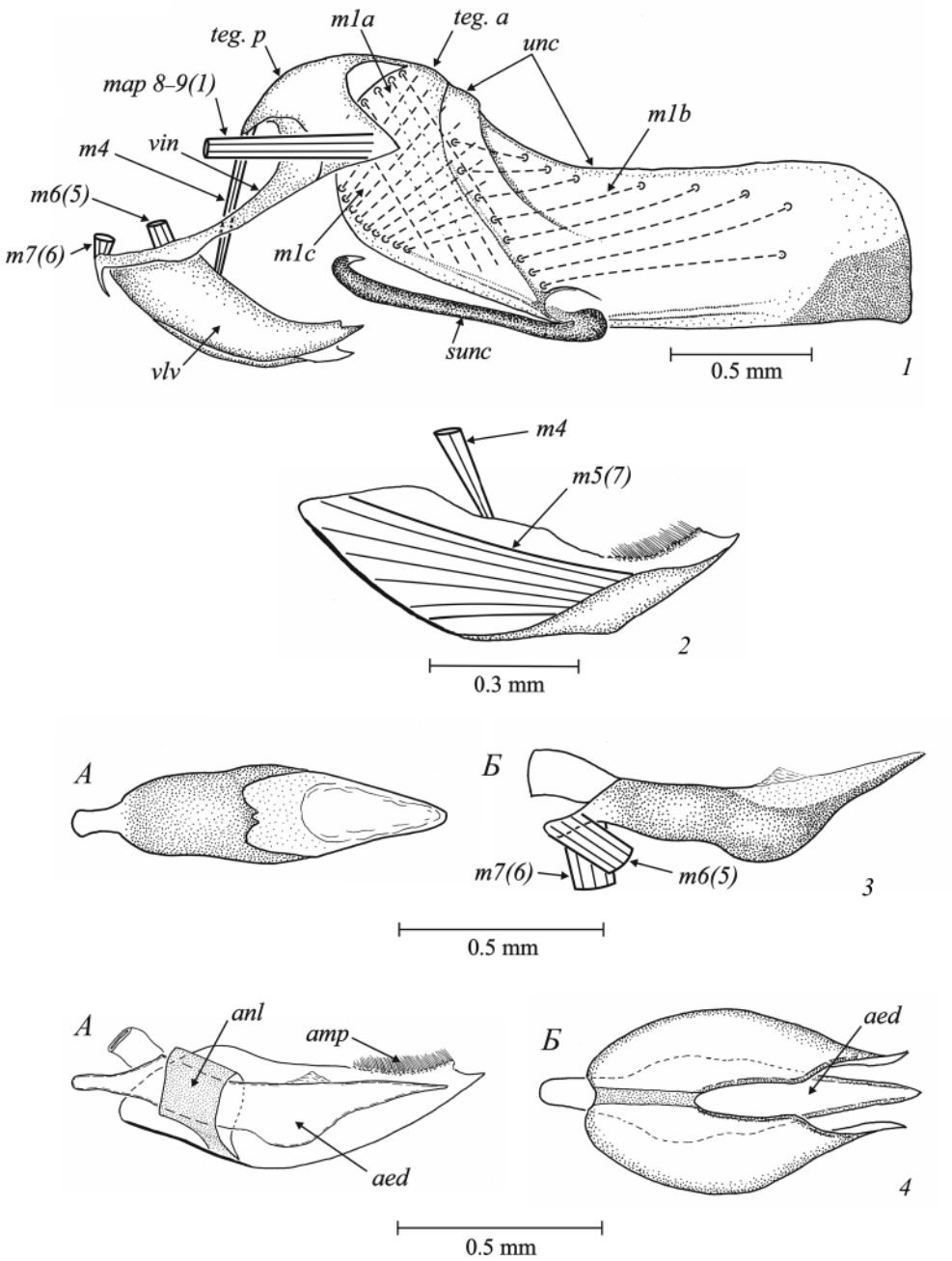

Рис. 3. *Allotinus substrigosus* (Moore, 1884), гениталии и их части, скелет и мускулатура.

1 – гениталии, вид сбоку, эдеагус удален; *2* – вальва, медиальная сторона; *3* – эдеагус, вид сверху (*А*) и сбоку (*Б*); *4* – вальварно-фаллический комплекс, вид сбоку, правая вальва удалена (*А*), и вид снизу (*Б*).

базальной части, а у *Miletus chinensis* образует жесткую рамку с развитым дивертикулом.

Мускулатура

В гениталиях *A. substrigosus* обнаружено 8 пар мышц, тех же, что у *Miletus chinensis*. Мышцы *m6(5)* прикрепляются к базальному выросту эдеагуса; остальные мышцы расположены так же, как у *M. chinensis.*

Megalopalpus zymna (Westwood, 1851).

Скелет

Несмотря на внешнее сходство гениталий *Megalopalpus zymna* и видов родов *Miletus* Hübner, [1819] и *Allotinus* C. Felder et R. Felder, [1865], некоторые структуры у *M. zymna* характеризуются значительным своеобразием.

Тегумен (рис. 4, *1*) состоит из 2 частей, разделенных глубокой бороздой, но подвижное сочленение между ними отсутствует. Задняя часть тегумена изогнута и сильно склеротизована; его передняя часть лентовидная, опускается вниз вплоть до винкулума, заканчиваясь небольшой задней аподемальной лопастью треугольной формы. Кроме того, от разделительной борозды между обеими частями тегумена внутрь брюшка вдается крупная передняя лопасть, которая заканчивается расходящимися в стороны 2 плоскими полукруглыми аподемальными выростами. Основание тегумена вентрально отделено дуговидным ребром жесткости от узкого винкулума.

Ункус состоит из 2 крупных треугольных лопастей, примыкающих к задней части тегумена. Эти лопасти расположены в парасагиттальной плоскости и сближены между собой медиальными сторонами.

Субункусы (рис. 4, *1*, *2*) крючковидные, и в отличие от *Miletus* и *Allotinus* их вершины направлены не вперед, а назад. Основания субункусов слиты с вентральным краем дистальной части тегумена на его медиальной стороне.

Анальный конус короткий, со слабо склеротизованной узкой субанальной пластинкой и шишковидным утолщением на проксимальном конце **(**рис. 4, *3* (*А*, *Б*)**).**

Вальвы равной длины с ункусом, узкие (рис. 4, *1*). Их вентральные края слиты на 2/3 длины вальв (рис. 5, *А*). Основание слитых вальв сочленено с медиальной частью винкулума. От основания костального края вальв в медиальном направлении отходят умеренно склеротизованные лопасти, сливающиеся над эдеагусом, образуя транстиллу. Медиальная часть транстиллы инвагинирована внутрь брюшка, а от ее вентральной стенки отходит жесткий аподемальный вырост (рис. 5, *Б*). Таким образом, над основанием эдеагуса располагаются один над другим 2 выроста – транстиллы (сверху) и анеллуса (снизу). От основания аподемального выроста вдоль вытянутого в каудальном направлении мембранозного анеллуса, окружающего субзональную часть эдеагуса, отходят 2 струновидных склерита, оканчивающихся на дорсально не замкнутом околозональном кольце (рис. 5, *А*, *Б*). В дистальной части вальвы ее костальный край образует плотное утолщение (*ampulla*), покрытое густой щеткой волосков. Вальвы на конце раздвоены, образуя округлый дорсальный выступ и под ним небольшой крепкий зубец.

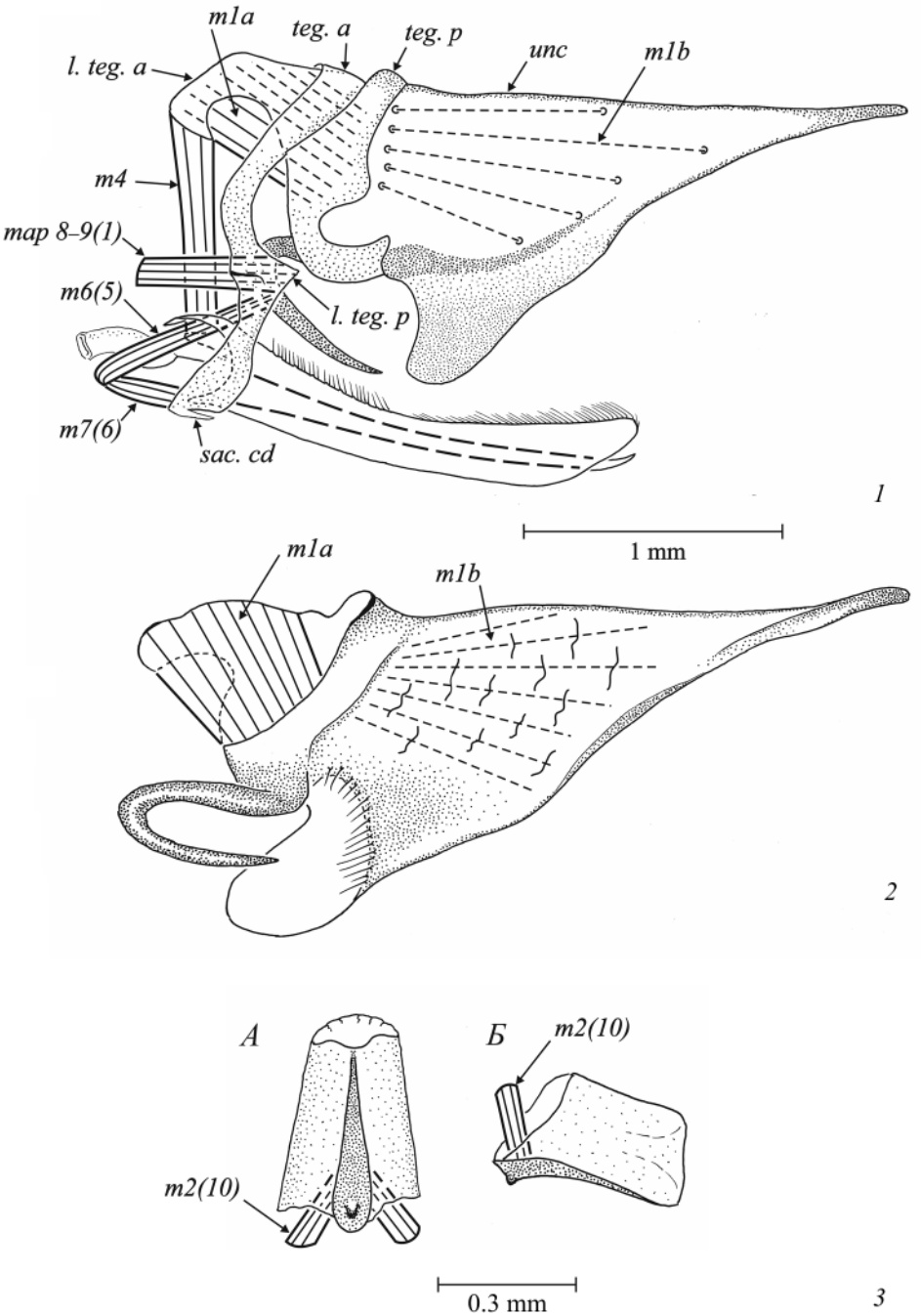

Рис. 4. *Megalopalpus zymna* (Westwood, 1851), гениталии, скелет и мускулатура.

1 – гениталии, вид сбоку; *2* – дорсальная часть гениталий, медиальная сторона; *3* – скелет и мышцы анального конуса, вид снизу (*А*) и сбоку (*Б*).

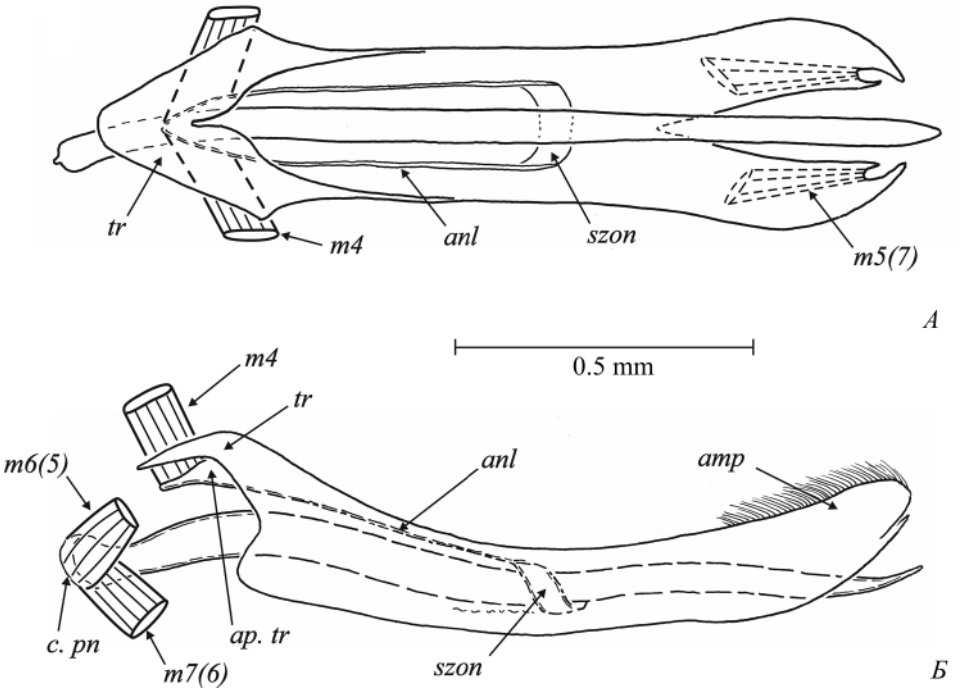

Рис. 5. *Megalopalpus zymna* (Westwood, 1851).

Схема строения вальварно-фаллического комплекса, вид сверху (*А*) и сбоку (*Б*).

Э д е а г у с очень тонкий и длинный, с заостренной вершиной и с развитым базальным выростом (см. рис. 4, *1*; 5, *А*, *Б*), располагается в сформированном вальвами защитном чехле. Семяизвергательный канал входит в эдеагус дорсально.

Мускулатура

Набор мышц идентичен мускулатуре *Miletus chinensis* и *Allotinus substrigosus* за небольшим исключением. Наоборот, положение мышц во многих случаях отличается от позиции тех же мышц у *M. chinensis* или *A. substrigosus*.

Мышцы *m1* – депрессоры ункуса (см. рис. 4, *1*, *2*) – представлены не 3, а 2 парами производных лентовидных мышц, *m1a* и *m1b*. Мышцы *m1a* – производные депрессоров ункуса. Они расположены внутри тегумена и идут от его проксимальных частей к латеральным краям его дистальной части. Мышцы *m1b* – вторая пара производных депрессоров ункуса. Они отходят от латеральных склеротизованных частей тегумена и внедряются в полость лопастей ункуса, прикрепляясь к их медиальной стенке вплоть до вершины.

Мышцы *m2(10)* – ретракторы анального конуса (см. рис. 4, *3*) – отходят от переднего края дорсальных аподемальных выростов тегумена к основанию субанальной пластинки, отсутствующей у предыдущих видов.

Мышцы *m4* (см. рис. 4, *1*) отходят от передних лопастей тегумена и направляются вниз, прикрепляясь не к вальвам, а к аподемальному выросту транстиллы. Функция этих мышц, так же как у *Miletus* и *Allotinus*, не ясна.

Мышцы *m5(7)*, подобно мышцам *M. chinensis* и *A. substrigosus*, занимают продольное положение в вальвах, связывая их основание с дистальным зубцом (рис. 5, *А*). Фаллические мышцы *m6(5)* и *m7(6)* (см. рис. 4, *1*; 5, *Б*) подходят от винкулума к базальному выросту эдеагуса, как у *A. substrigosus*.

Апофизарная система терминалий самцов Miletini (скелет и мускулатура)

Строение VIII абдоминального сегмента самцов Miletini уникально (рис. 6, *1–3*). Его тергит разросся каудально в пару широких латеральных лопастей, прикрывающих снаружи необычайно крупный парный ункус и весь генитальный аппарат. От антеровентральных углов VIII тергита внутрь брюшка отходят длинные апофизы, вершины которых при втянутых гениталиях доходят до VI сегмента. Кроме того, у *Allotinus substrigosus* и *Megalopalpus zymna* есть также вторая пара апофизов, отходящая от переднего края VII сегмента.

С апофизами связаны 2 пары задних апофизарных мышц: *map 8–9(1)* и *map 8–9(2)*, аналогичные задним апофизарным мышцам самок, и пара передних апофизарных мышц *maa 7–8*, аналогичная передним апофизарным мышцам самок. Одна из задних апофизарных мышц, *map 8–9(1)*, у всех изученных видов связывает вершины апофизов VIII сегмента с задними аподемальными лопастями тегумена (см. рис. 1, *1*, *2*; 3, *1*; 4, *1*). Вторая пара задних аподемальных мышц, *map 8–9(2)*, связывает вершины апофизов VIII сегмента либо с винкулумом на уровне верхнего края вальв у *Miletus chinensis* и *A. substrigosus*, либо с задним краем VII тергита непосредственно возле винкулума у *Megalopalpus zymna* (рис. 6, *3*).

Передние апофизарные мышцы, *maa 7–8*, развиты в различной степени у самцов всех изученных видов. Эти мышцы у *A. substrigosus* и *Megalopalpus zymna* связывают вершины апофизов соседних сегментов и по положению аналогичны интерапофизарным мышцам самки (рис. 1, *1*; 4, *1*). У *Miletus chinensis* из-за отсутствия апофизов VII сегмента мышцы *maa 7–8* связывают апофизы VIII сегмента непосредственно с передним краем VII тергита и слабо различимы.

Функционирование апофизарной системы самцов и самок, несмотря на ее конструктивное сходство у них, различно. Мы предполагаем, что передние апофизарные мышцы самцов, *maa 7–8*, при сокращении ретракторов предшествующих сегментов фиксируют положение VIII сегмента, препятствуя выдвижению его апофизов. В результате при сокращении задних апофизарных мышц *map 7–8* и *map 8–9* происходит не выдвижение, а втягивание гениталий внутрь брюшка. Таким образом, мышцы *map 7–8* и *map 8–9* вместе с мышцами *maa 7–8* являются апофизарными ретракторами гениталий. Синергистами апофизарных мышц выступают хорошо развитые тергальные продольные мышцы *mt 7–8*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Признаки основного плана строения гениталий самцов в трибе Miletini

Триба Miletini сформировалась в конце эоцена примерно 43 млн лет назад, а около 30 млн лет назад произошла дивергенция аборигенных африканских видов и ориен-

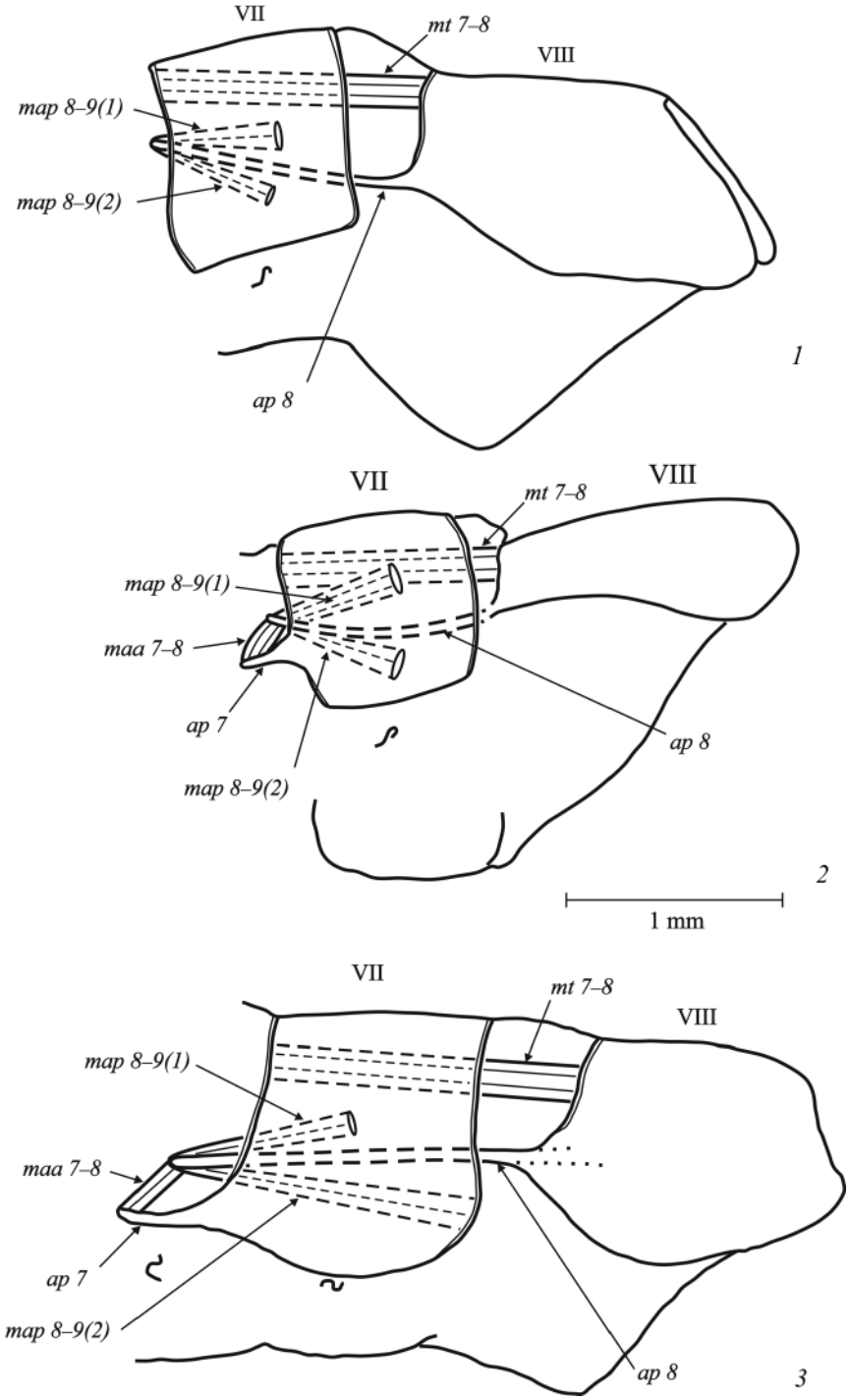

Рис. 6. Miletini, схема мускулатуры апофизарной системы VIII абдоминального сегмента.

1 – Miletus chinensis C. Felder, 1862; *2 – Allotinus substrigosus* (Moore, 1884);
3 – Megalopalpus zymna (Westwood, 1851).

тальных (Kaliszewska et al., 2015). Предположительно к этому времени триба Miletini приобрела в генитальном аппарате самцов многочисленные функционально-морфологические новшества, сохранив лишь немногие анцестральные признаки скелета. Например, у них сохранились субункусы и базальный вырост эдеагуса; обе эти структуры хорошо развиты в анцестральных группах Lycaenidae (Curetinae и Riodininae). В топографии мышц гениталий самцов Miletini обнаружены только 3 анцестральных признака, входящих в основной план строения всех дитризных чешуекрылых, Papilionomorpha (= Ditrysia) (Кузнецов, Стекольников, 2001).

1. Продольное положение интравальварных мышц *m5(7)*, обнаруженное кроме Miletini также у Curetinae, Riodininae (Stekolnikov, Korzeev, 2017) и Lipteninae (Liptenini и Epitolini) (Stekolnikov, Korzeev, 2019), т. е. в наиболее древних подсемействах Lycaenidae.

2. Протракторы эдеагуса *m6(5)* связывают латеральную часть винкулума с базальной частью эдеагуса. Кроме Miletini мышцы *m6(5)* непосредственно отходят от винкулума в таких древних группах, как Curetinae, Riodininae (Stekolnikov, Korzeev, 2017) и Lipteninae (Liptenini и Epitolini) (Stekolnikov, Korzeev, 2019). В филогенетически продвинутых таксонах сем. Lycaenidae, например, в трибе Polyommatini, протракторы эдеагуса начинаются в дорсальной области винкулума или даже на тегумене.

3. Ретракторы анального конуса, *m2(10)*, связывают его основание или субанальную пластинку с тегуменом, и такое их положение практически неизменно внутри отряда (Kristensen, 1984a; Кузнецов, Стекольников, 2001).

Аутапоморфные признаки скелетно-мышечной системы гениталий самцов трибы Miletini

Триба Miletini по признакам генитального аппарата самцов необычайно сильно уклонилась от исходного плана строения сем. Lycaenidae. Их уникальные особенности (непропорционально большой парный ункус, взаимная подвижность дорсальной и вентральной частей генитального сегмента, дорсальное соединение вальв с помощью уплотненного анеллуса или транстиллоподобной структуры, развитие апофизарной системы прегенитальных сегментов самцов) рассматриваются как диагностические признаки Miletini (Eliot, 1973, 1986). Далее приведена характеристика основных эволюционных изменений структур гениталий Miletini.

1. Т е г у м е н. У представителей двух сестринских родов (*Miletus* и *Allotinus*) наблюдается обособление дистальной и проксимальной частей тегумена параллельно с развитием подвижного сочленения между ними. При этом между проксимальной частью тегумена и винкулумом сочленение отсутствует, но имеется разделяющее их ребро жесткости. Такое уникальное строение IX сегмента сохраняется у всех ориентальных родов трибы Miletini, включая *Logania* Distant, 1884 (Eliot, 1986). У африканского рода *Megalopalpus*, сестринского по отношению к ориентальным родам *Miletus*, *Allotinus* и *Logania*, дифференциация тегумена на 2 части не сопровождается развитием подвижного сочленения между ними. По Элиоту (Eliot, 1973), подвижное сочленение возникло не внутри тегумена, а между тегуменом и винкулумом. Если это верно, то придется признать, что депрессоры ункуса, *m1*, отходят от дорсальной части винкулума, что маловероятно, поскольку эти мышцы у дитризных чешуекрылых (инфраотряд Papilionomorpha) характеризуются редким постоянством топографии.

Таким образом, разделение тегумена на 2 части – аутапоморфия всей трибы Miletini, а возникновение вторичного подвижного сочленения между частями тегумена – аутапоморфия исключительно ориентальных родов трибы Miletini.

2. Ункус. В отличие от большинства Lycaenidae, ункус у Miletini без непарного основания и состоит из 2 обособленных лопастей сходного строения. У большинства ориентальных видов лопасти ункуса прямоугольные или трапециевидные, реже круглые (Eliot, 1986), и только у всех видов африканского рода *Megalopalpus* они имеют форму треугольных лопастей. Лопасти ункуса значительно увеличены, расположены в парасагиттальных плоскостях, и их медиальные поверхности сближены между собой. В других группах Lycaenidae сопоставимое увеличение лопастей ункуса неизвестно.

3. Мышца *m1*. К необычному скелету ункуса добавляется дифференциация депрессоров ункуса, *m1*, одной из наиболее постоянных пар мышц в гениталиях Lepidoptera. Известны лишь единичные случаи расщепления *m1* у Tineidae (Кузнецов, Стекольников, 1996), Castniidae (Kozlov et al., 1998) и Lycaenidae (у *Polyommatus icadius* (Grum-Grshimailo, 1890)). У ориентальных родов Miletini они разделяются на 3 пары пластинчатых мышц, в то время как у *Megalopalpus* их только 2 пары. Дифференциация депрессоров ункуса, вероятно, связана с исключительным увеличением ункуса и свойственна всем представителям трибы Miletini, представляя собой аутапоморфию этой трибы.

4. Каудальный выступ вентромедиальной стенки винкулума. В трибе Miletini отсутствует типичный саккус (Eliot, 1986) – обычно овальный полый выступ вентральной стенки медиальной области винкулума, направленный внутрь брюшка. Вместо него возникает так называемый «saccus directed caudal» (Eliot, 1973) – вытянутый назад треугольный выступ медиальной области винкулума. У *Miletus chinensis* этот выступ имеет языковидную форму и частично служит аподемой для протракторов эдеагуса *m7(6)*. В остальных трибах подсем. Miletinae сохраняется типичный саккус, и, таким образом, «saccus directed caudal» является аутапоморфией трибы Miletini. Соответственно, его развитие в подсем. Lipteninae произошло независимо и не дает основания считать подсемейства Lipteninae и Miletinae сестринскими таксонами.

5. Вальварно-фаллический комплекс. Масштабные изменения возникают у Miletini в вентральной области гениталий (рис. 7, *А–Г*). Вальвы сливаются в основании вентральными краями, превращаясь в непарный орган (рис. 7, *Б–Г*). У чешуекрылых нередко наблюдается сближение вальв, но их слияние с утратой взаимной подвижности встречается нечасто. Среди Lycaenidae слияние вальв найдено у некоторых Theclinae (Кузнецов, Стекольников, 1998) и Miletinae, в древнем африканском роде *Thestor* Hübner, [1819] (Eliot, 1973). Неясно, насколько широко представлен этот существенный признак в пределах всего подсем. Miletinae.

Параллельно у Miletini за счет вентрального сокращения площади анеллуса эдеагус оказывается плотно прижатым к вальвам или даже частично сливается с их вентральной областью. В результате возникает вальварно-фаллический комплекс, формирование которого завершает модифицированный анеллус, обладающий специфическим строением у всех 3 исследованных родов (рис. 7, *Б–Г*). Однако, как и в отношении других признаков, *Megalopalpus* значительно отличается от *Miletus* и *Allotinus* разви-

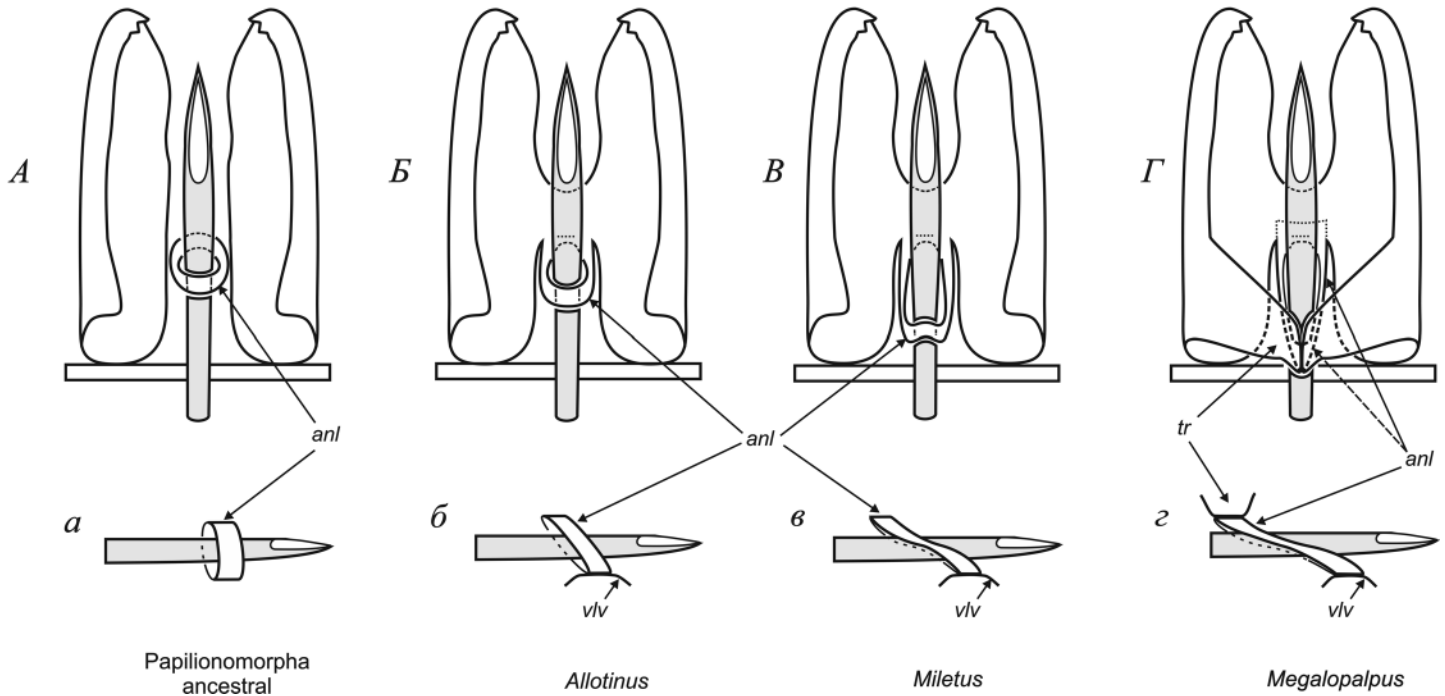

Рис. 7. Морфологический ряд вальварно-фаллического комплекса (схема), верхний ряд (*А–Г*) – вид сверху; нижний ряд (*а–г*) – вид сбоку.

тием транстиллы за счет медиального срастания оснований костального края вальв. Эдеагус в этом случае оказывается целиком окруженным вальвами. Таким образом, формирование вальварно-фаллического комплекса – одна из наиболее ярких аутапоморфий всей трибы Miletini, а развитие транстиллы мы рассматриваем как аутапоморфию рода *Megalopalpus*.

6. Мышцы *m4* – леваторы вальв. Исходно мышцы *m4* у Papilionoidea отходят от латеральной области винкулума, тогда как в трибе Miletini – от тегумена. Переход места прикрепления *m4* с винкулума на тегумен происходит независимо и внутри некоторых других подсемейств Lycaenidae: у Lipteninae (Stekolnikov, Korzeev, 2019) и Polyommatinae (Стекольников, Кузнецов, 2005; Стекольников, Корзеев, 2019). В остальных изученных группах голубянок эти мышцы отходят от винкулума (плезиоморфное состояние признака). Таким образом, базальное прикрепление у Miletini *m4* к тегумену трактуется как аутапоморфия этой трибы.

7. Гомологи протракторов эдеагуса *m6(5)*. Если у *A. substrigosus* и *Megalopalpus zymna* мышцы *m6(5)* отходят от базального выроста эдеагуса, то у *Miletus chinensis* они начинаются от склеротизованных стенок дивертикула анеллуса и только частично – от базального выроста эдеагуса. Такое прикрепление возникло благодаря близости дивертикула анеллуса к эдеагусу и может считаться аутапоморфией *M. chinensis* и, предположительно, всего рода *Miletus*.

8. Гомологи ретракторов эдеагуса *m7(6)*. Прикрепление этих фаллических мышц к базальному выросту эдеагуса является аутапоморфией трибы Miletini. Такое положение ретракторов эдеагуса среди Lycaenidae описывалось неоднократно: у *Polycaena tamerlana* Staudinger, 1886 (Nemeobiinae) (Кузнецов, Стекольников, 1998), анцестральных Lipteninae (Liptenini и Epitolini) (Stekolnikov, Korzeev, 2019), а также независимо в некоторых филогенетически удаленных таксонах, например, у *Zanclabara scabiosa* Butl. (Drepanidae), *Lyssa zampa* Butl. (Uraniidae), *Colias hyale* (L.) (Pieridae) или у большинства видов Olethreutinae (Tortricidae) с каулисом на эдеагусе (Кузнецов, Стекольников, 2001).

9. Редукция юксты и ее мышц *m3*. Обнаруженная у Miletini одновременная редукция юксты и мышц *m8(3)* ранее была известна исключительно в специализированных трибах подсем. Theclinae, таких как Eumaeini и Tomarini (Кузнецов, Стекольников, 1998). Таким образом, приведенный признак является неуникальной аутапоморфией трибы Miletini.

Апофизарная система VII и VIII абдоминальных сегментов самцов трибы Miletini

Апофизарная система самцов – уникальная аутапоморфия трибы Miletini, не имеющая аналогов среди чешуекрылых. Апофизы VIII сегмента прегенитальных сегментов Melitini были отмечены Элиотом (Eliot, 1986) в качестве диагностического признака этой трибы. Внешне сходная, но не гомологичная апофизарная система в брюшке самцов была описана для некоторых специализированных пустынных видов Psychidae, самки которых не покидают куколочного экзувия, например, у *Deuterohyalina malvinella* (Millière, 1858), *D. albida* Esper, 1987 или *Lepidoscioptera plumistrella* (Hübner, [1796]) (Кожанчиков, 1976). В отличие от апофизов Miletini, у Psychidae они отходят не от тергита, а от сильно склеротизованного стернита VIII сегмента. Таким

образом, апофизарные системы самцов Miletini и Psychidae возникли независимо и могут считаться аутапоморфиями этих групп.

Наиболее вероятная гипотеза функциональной роли апофизарных мышц у самцов Miletini – ретракция после копуляции гениталий с гипертрофированным ункусом. Предложенная нами трактовка функционирования мышц косвенно подтверждается находкой брюшка самца *Allotinus substrigosus*, у которого сильно выдвинуты лопасти ункуса и втянут VIII тергит, а также выдвинут и опущен винкуло-вальварный комплекс. При этом было установлено растяжение вентральной области VIII сегмента. Таким образом, роль апофизарной системы самцов предположительно связана с копулятивной функцией, а само возникновение апофизов, в свою очередь, зависит от необычного увеличения дорсальной области гениталий и, в частности, ункуса.

Развитие апофизарной системы в брюшке самцов может служить косвенным доказательством легкости возникновения в эволюции подобных функциональных систем у самок, ставя под сомнение признание их апофизарной системы в качестве признака общего плана строения чешуекрылых (Kristensen, 1984b).

Сходство и различия между афротропическим и ориентальными родами Miletini

Афротропический вид *Megalopalpus zymna* хорошо отличается от исследованных ориентальных видов *Miletus chinensis* и *Allotinus substrigosus* функционально-морфологическими признаками гениталий самцов. Так, у *Megalopalpus zymna* отсутствует подвижное сочленение между проксимальной и дистальной частями тегумена, депрессоры ункуса разделены не на 3, а только на 2 мышцы; кроме того, иначе сформирован вальварно-фаллический комплекс и возникла сложная транстилла, на аподемальный вырост которой частично сдвинулось место прикрепления *m4*. Таким образом, имеется существенное расхождение признаков скелета и мускулатуры гениталий между афротропическим и ориентальными видами. Однако, учитывая незначительные внутриродовые различия у Miletini, проиллюстрированные в монографии Элиота (Eliot, 1986), мы полагаем, что это обнаруженное расхождение признаков *Megalopalpus zymna* с одной стороны и *Miletus chinensis* и *Allotinus substrigosus* с другой можно экстраполировать на родовой уровень. Таким образом, этот морфологический разрыв внутри трибы характеризует таксономическую дивергенцию между аборигенным африканским родом и ориентальными родами – *Miletus* и *Allotinus*. Особое таксономическое положение *Megalopalpus* в трибе Miletini было отмечено ранее Элиотом (Eliot, 1973), выделившим в ее составе 2 секции: Miletus и Megalopalpus.

Можно предположить, что миграция части Miletini за пределы Африки около 29.8 (24.4–35.6) млн лет назад (Kaliszewska et al., 2015) привела к возникновению за это время нескольких специфических различий в строении гениталий и прегенитальных сегментов между *Megalopalpus* и переселенцами в Южную Азию. Таким образом, молекулярная кладограмма, содержащая хронологию дивергенции таксонов (Kaliszewska et al., 2015), дает приблизительное представление о времени трансформации морфологических структур.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Уникальные функционально-морфологические особенности гениталий, в том числе признаки мускулатуры, противопоставляют трибу Miletini остальным таксонам подсемейства. Это прежде всего такие уникальные признаки, как дифференциация тегумена на 2 части, гипертрофия ункуса и дифференциация его депрессоров, возникновение необычного вальварно-фаллического комплекса, модификация анеллуса, а также изменение топографии фаллических мышц и одновременная редукция юксты и ее мышц. По сравнению с Miletini, скелет гениталий триб Lachnocnemini и Liphyrini демонстрирует ярко выраженный анцестральный тип строения (Stempffer, 1967; Eliot, 1973; Sáfián, 2015). В этих трибах аннулус имеет хорошо развитый саккус, короткий тегумен, негипертрофированный ункус, цилиндрический эдеагус с корнутусами, развитую юксту и широкие вальвы, не слитые между собой. Таким образом, триба Miletini, возраст которой составляет 29.8 (24.4–35.6) млн лет (Kalisztwska et al., 2015), отличается от более древних Liphyrini и Lachnocnemini (возраст – около 40 млн лет) высоким уровнем специализации. Этим подсем. Miletinae сходно с Lipteninae, в котором одна из триб, Pentilini (возраст – около 30 млн лет) (Espeland et al., 2018) достигает не менее высокой степени специализации гениталий по сравнению с другими трибами близкого возраста (Liptenini и Epitolini), сохранившими почти весь комплекс исходных для семейства особенностей (Stekolnikov, Korzeev, 2019). Оба древних подсемейства булавоусых чешуекрылых иллюстрируют закон неравномерности эволюции таксонов.

Интересно, что аборигенный африканский род *Megalopalpus* и ориентальные переселенцы трибы Miletini, несмотря на длительную эволюцию на разных континентах, продолжающуюся около 29.8 (24.4–35.6) млн лет (Kaliszewska et al., 2015), и приобретение морфологических различий в гениталиях самцов, одновременно сохранили унаследованные от общих предков уникальные признаки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Генеральным директорам совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского центра А. Н. Кузнецову и Нгуен Хон Зы за помощь в организации работы в национальном парке Кат Тьен (Вьетнам), а также А. Л. Монастырскому (Вьетнам) за передачу в наше распоряжение большой серии экземпляров *Allotinus substrigosus*, пригодных для изучения скелета и мускулатуры. Мы благодарны В. В. Аникину (Россия) и С. Сафиану (Szabolcs Sáfián, Hungary) за предоставление для изучения экземпляров *Megalopalpus zymna*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00312).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кожанчиков И. В. 1976. Чехлоносы-мешочницы (сем. Psychidae). Фауна СССР, новая серия № 62. Насекомые чешуекрылые. Т. 3, ч. 2. М.; Л.: Издательство Академии наук СССР, 516 с.

Корзеев А. И., Стекольников А. А. 2016. Сопоставление сравнительно-морфологических данных с «молекулярными» филогенетическими деревьями: заключительный этап эволюции скелетных признаков гениталий самцов в подтрибе Polyommatina (Lepidoptera, Lycaenidae). Часть 1. Вальвы, эдеагус и юкста. Энтомологическое обозрение **95** (3): 473–503. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28368599 **(**Korzeev

A. I., Stekolnikov A. A. 2016. Congruence between comparative morphology and molecular phylogenies: the final stage of evolution of the skeletal characters of male genitalia in the subtribe Polyommatina (Lepidoptera, Lycaenidae). Part 1. Valvae (distal part), aedeagus, and juxta. Entomological Review **96** (6): 647–671. doi: 10.1134/S0013873816060014**).**

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. 1996. Филогенетические отношения некоторых подсемейств настоящих молей (Lepidoptera, Tineidae) по результатам изучения функциональной морфологии гениталий самцов. Энтомологическое обозрение **75** (2): 323–337.

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. 1998. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействах Riodinidae и Lycaenidae (Lepidoptera). Энтомологическое обозрение **77** (2): 443–461. **(** Kuznetzov V. I., Stekolnikov A. A. 1998. Evolution of male genital skeleton and muscles in the families Riodinidae and Lycaenidae (Lepidoptera). Entomological Review **78** (6): 691–705**).**

Кузнецов В. И., Стекольников А. А. 2001. Новые подходы к системе чешуекрылых мировой фауны (на основе функциональной морфологии брюшка). СПб.: Наука, 462 с.

Стекольников А. А. 2010. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействе Lycaenidae (Lepidoptera). II. Инфратриба Polyommatina Swainson, 1827. Энтомологическое обозрение **89** (3): 561–587. **(** Stekolnikov A. A. 2011. Evolution of the skeleton and musculature of the male genitalia in the family Lycaenidae (Lepidoptera): II. Infratribe Polyommatina Swainson, 1827. Entomological Review **91** (1): 37–57. doi: 10.1134/S0013873811010040**).**

Стекольников А. А., Корзеев А. И. 2019. Мускулатура гениталий самцов ориентальных видов сем. Lycaenidae (Lepidoptera). Трибы Lycaenisthini и Polyommatini. Энтомологическое обозрение **98 (**2): 339–357. doi: 10.1134/S0367144519020084 **(**Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2019. Morphology of the male genitalia in the Oriental species of the family Lycaenidae (Lepidoptera). Tribes Lycaenesthini and Polyommatini. Entomological Review **99** (3): 1–16). doi: 10.1134/S001387381903001X**).**

Стекольников А. А., Кузнецов В. И. 2005. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействе голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae). I. Секции *Cupido*, *Glaucopsyche*, *Lycaenopsis*, *Itylos*. Энтомологическое обозрение **84** (4): 738–760. **(**Stekolnikov A. A., Kuznetzov V. I. 2005. Evolution of skeleton and musculature of the male genitalia in the family Lycaenidae (Lepidoptera): I. The *Cupido*, *Glaucopsyche*, *Lycaenopsis*, and *Itylos* sections. Entomological Review **85** (9): 1055–1073**).**

Стекольников А. А., Лухтанов В. А., Корзеев А. И. 2013. Сопоставление сравнительно-морфологических данных с «молекулярными» филогенетическими деревьями: эволюция скелетно-мышечной системы гениталий самцов в подтрибе Polyommatina (Lepidoptera, Lycaenidae). Энтомологическое обозрение **92** (3): 517–536. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20205535 **(**Stekolnikov A. A., Lukhtanov V. A., Korzeev A. I. 2014. Congruence between comparative morphology and molecular phylogenies: Evolution of the male genital skeletal/muscular system in the subtribe Polyommatina (Lepidoptera, Lycaenidae). Entomological Review **94** (2): 166–180**).** doi: 10.1134/S0013873814020031**).**

Eliot J. N. 1973. *The higher classification of the Lycaenidae* (*Lepidoptera): a tentative arrangement.* Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology **28** (6): 371–505. https://doi.org/10.5962/bhl.part.11171

Eliot J. N. *1986. A review of the Miletini* (Lepidoptera: Lycaenidae). Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology **53** (1): 1–105.

Espeland M., Breinholt J., Willmott K. R., Warren A. D., Vila R., Toussaint E. F. A., Maunsell S. C., Aduse-Poku K., Talavera G., Eastwood R., Jarzyna M. A., Guralnick R., Lohman D. J., Pierce N. E., Kawahara A. Y. 2018. A comprehensive and dated phylogenomic analysis of butterflies. *Current Biology* **28** (6): 770–778. doi: 10.1016/j.cub.2018.01.061

Forbes W. T. M. 1939. The muscles of the lepidopterous male genitalia. Annals of the Entomological Society of America **1**: 1–10.

Fruhstorfer H. 1916. Ein neues Organ bei den Gerydinae (Lycaenidae). Societas Entomologica **31** (1): 2.

Jong de R., Vane-Wright R. I., Ackery P. R. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): Problems and prospects. Entomologica Scandinavica **27** (1): 65–101. doi: 10.1163/187631296X00205

Kaliszewska Z. A., Lohman D. J., Sommer K., Adelson G., Rand D. B., Mathew J., Talavera G., Pierce N. E. 2015. When caterpillars attack: Biogeography and life history evolution of the Miletinae (Lepidoptera: Lycaenidae). Evolution **69** (3): 571–588. https://doi.org/10.1111/evo.12599

Korzeev A. I., Stekolnikov A. A. 2017. Congruence between comparative morphology and molecular phylogenies: the Final stage of evolution of the skeletal characters of male genitalia in the subtribe Polyommatina (Lepidoptera, Lycaenidae). Part 2. Uncus and subunci. Entomological Review **97** (8): 1031–1047. doi: 10.1134/S0013873817080024

Kozlov M. V., Kuznetzov V. I., Stekolnikov A. A. 1998. Skeleto-muscular morphology of the pterothorax and male genitalia of *Synemon plana* Walker (Castniidae) and *Brachodes appendiculata* (Esper) (Brachodidae), with notes on phylogenetic relationships of tortricoid-grade moth families (Lepidoptera). Invertebrate Systematics **12** (2): 245–256.

Kristensen N. P. 1984a. The male genitalia of *Agathiphaga* (Lepidoptera: Agathiphagidae) and the lepidopteran ground plan. Entomologica Scandinavica **15** (2): 151–178.
Kristensen N. P. 1984b. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). Steenstrupia **10** (5): 141–191.
Sáfián S. 2015. *Aslauga larseni* (Lycaenidae: Miletinae: Liphyrini), a unique new species from the Nimba Mountains, Liberia. Metamorphosis **26**: 27–30.
Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2017. The musculoskeletal system of male genitalia in *Curetis bulis* Westwood, 1851 (Lepidoptera, Lycaenidae: Curetinae) and *Paralaxita damajanti* (C. Felder et R. Felder, 1860) (Lepidoptera, Riodinidae: Nemeobiinae). Entomological Review **97** (1): 1–9. doi: 10.1134/S001387381701001X
Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2019. Male genitalia muscles in the Afrotropical subfamily Lipteninae (Lepidoptera, Lycaenidae). Entomological Review **99** (9): 1239–1266. doi: 10.1134/S0013873819090021
Stempffer H. 1967. The genera of the African Lycaenidae (Lepidoptera, Rhopalocera). Bulletin of the British Museum (National History). Entomology, **10** (Supplement): 3–322.
Talavera G., Lukhtanov V. A., Pierce N. E., Vila R. 2013. Establishing criteria for higher-level classification using molecular data: The systematics of *Polyommatus* blue butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae). Cladistics **29**: 166–192. doi: 10.1111/j.1096–0031.2012.00421.x

MALE GENITALIA MUSCLES OF THE BLUES' TRIBE MILETINI (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE: MILETINAE)

A. I. Korzeev, A. A. Stekolnikov

Key words: Lepidoptera, Lycaenidae, Miletinae, male genitalia, muscles, phylogeny.

SUMMARY

The skeleto-muscular characters of the male genitalia in three species of the tribe Miletini have been compared for establishing its phylogenetic position and clarifying relationships between the genera. The muscles of the male genitalia are for the first time described in *Allotinus substrigosus* (Moore, 1884), *Miletus chinensis* C. Felder, 1862 and *Megalopalpus zymna* (Westwood, 1851). A set of unique characters was found to oppose Miletini to the majority of the rest taxa of the Miletinae: the previously unknown in lepidopterans differentiation of the depressors of uncus and formation of an unpaired valvar-phallic organ. Muscles of the unique structure present in the Lepidoptera, the apophysar system of the male abdominal segment VIII, are described for the first time. The common features and distinctions in the functional organization of the genitalia between the aborigine African and the Oriental species of the Miletini have been revealed.

УДК 595.785: 591.342.5

МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПЯДЕНИЦ РОДА *EUPITHECIA* CURT. (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE)

© 2021 г. В. Г. Миронов

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
e-mail: pugs@zin.ru

Поступила в редакцию 23.09.2020 г.
После доработки 5.02.2021 г.
Принята к публикации 5.02.2021 г.

Приведены краткие данные по биологии, кормовым растениям гусениц и стациям 17 видов рода *Eupithecia* Curt. (Lepidoptera, Geometridae) (цветочные пяденицы) из различных районов Азии (Казахстан, Туркмения, Киргизия, Таджикистан, Дальний Восток России). Описано строение гусениц и куколок 14 видов цветочных пядениц.

Ключевые слова: Lepidoptera, Geometridae, *Eupithecia*, преимагинальные стадии, морфология, биология.

DOI: 10.31857/S0367144521010068

Морфология и биология ранних стадий развития имеют большое значение для систематики, а также понимания эволюции и филогении чешуекрылых. Между тем, в семействе пядениц (Geometridae), и в частности в роде *Eupithecia* Curt. (цветочные пяденицы) – наиболее богатом видами не только в этом семействе, но, пожалуй, и во всем отряде Lepidoptera, преимагинальные стадии изучены крайне слабо. Более или менее полные сведения есть только для европейских и североамериканских видов, а богатейшая фауна азиатского континента в этом отношении плохо исследована, за исключением отдельных японских видов (Inoue, 1979, 1980; Murase, 2000). Пробел в знаниях о преимагинальных стадиях и биологии видов особенно заметен теперь, после изучения фауны цветочных пядениц в странах Ближнего Востока (Турция, Сирия, Израиль, Иордания, Саудовская Аравия, ОАЭ, Оман, Иран, Афганистан, Пакистан), в Южной Сибири, на Дальнем Востоке России (от Камчатки до южного Приморья), в Монголии, Китае, Непале, Индии, Корее, Японии, Тайване и странах Юго-Восточной Азии.

Настоящая публикация основана на материалах полевых исследований автора в Казахстане, Туркмении, Киргизии, Таджикистане и на юге Дальнего Востока России (южное Приморье). Морфология преимагинальных стадий, особенности биологии и кормовые растения гусениц приводятся для 17 видов рода *Eupithecia*

(рис. 1–5). Гусениц еще 10 видов цветочных пядениц из различных районов Средней Азии, а также из южного Приморья не удалось довести до стадии имаго по ряду причин: гибель от болезней или паразитоидов, недостаток свежего корма из-за частых переездов, гибель куколок из-за неблагоприятных условий содержания и других факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Гусеницы пядениц собирались в природе преимущественно на соцветиях или плодах (семенах) травянистых растений и кустарников. Для их содержания и выкармливания применялись методика и рекомендации Х.-Й. Вайгта (Weigt, 1980, 2006) с небольшими изменениями. В полевых условиях гусенички помещались в прозрачные пластмассовые стаканы объемом 500 мл, плотно закрытые мелкоячеистой сеткой. Эти емкости очень удобны в дальних поездках благодаря малому весу и компактности. Кроме того, в подобных воронковидных сосудах хорошая циркуляция воздуха, в них не создается избытка влаги. Стаканы с помощью длинного пинцета или увлажненной кисточки легко чистить от массы экскрементов, оказывающих влияние не только на развитие гусениц, но и на их зараженность грибками и болезнями. Как субстрат для окукливания гусениц использовались речной песок и подстилка из мелких листьев. Кормовые растения помещались в небольшой стеклянный сосуд с водой. Свободное пространство в горлышке сосуда заполнялось кусочком ваты, поскольку при соприкосновении с водой гусеницы многих видов пядениц тонут. Корм менялся через сутки-двое. В период зимней диапаузы куколки, освобожденные из коконов, содержались в стеклянном сосуде при низкой температуре (не ниже –10…–15 °С) на вате в отдельных отмаркированных коробочках, помещенных на слой песка и прикрытых слоем увлажненного мха *Sphagnum* sp.

Для определения специалистами Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург) и кафедры высших растений Санкт-Петербургского государственного университета кормовых растений гусениц собирались гербарные образцы. В некоторых случаях для определения были собраны плоды (например, видов родов *Clematis* и *Cuscuta*), помещенные в спиртовой раствор. Названия растений приведены преимущественно по монографиям Н. Х. Кармышевой (1973) и В. Н. Ворошилова (1982) с учетом незначительных изменений на популярном ботаническом сайте www.plantarium.ru.

При описании гусениц использована терминология из монографии Г. Хинтона (Hinton, 1946), куколок – из публикаций К. Болта (Bolte, 1990) и Я. Паточки (Patočka, 1996). При перечислении материала названия стадий развития указаны сокращенно (гусеница – гус.; куколка – кук.).

Бóльшая часть выведенного материала хранится в коллекции Зоологического института РАН (С.-Петербург; ЗИН).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Eupithecia olgae Mironov, 1986.

М а т е р и а л (63 гус., 32 кук., 7 имаго). **Киргизия.** Внутренний Тянь-Шань, северный склон хр. Нарын-Тау, 14 км В г. Нарын, 2200 м, 24.VII–15.VIII.1988 (В. Г. Миронов).

Г у с е н и ц а (рис. 1, *1*) длиной 12.0–15.0 мм, шириной 3.0–3.2 мм. Голова относительно маленькая, рыжевато-бурая. Окраска тела зеленовато- или желтовато-белая. Дыхальца относительно крупные, черные. Щетинки расположены на мелких черных бородавочках. Рисунок в виде дорсальной красновато-бурой или бурой полосы и таких же, но более узких парных субдорсальных продольных полос (рис. 1, *4*). Вентральная сторона тела без рисунка, одноцветная, зеленовато- или желтовато-белая. Субстигмальная складка тела белесоватая. Грудные и брюшные ноги зеленовато-белые или желтовато-белые. Схема хетотаксии – см. рис. 2, *1*.

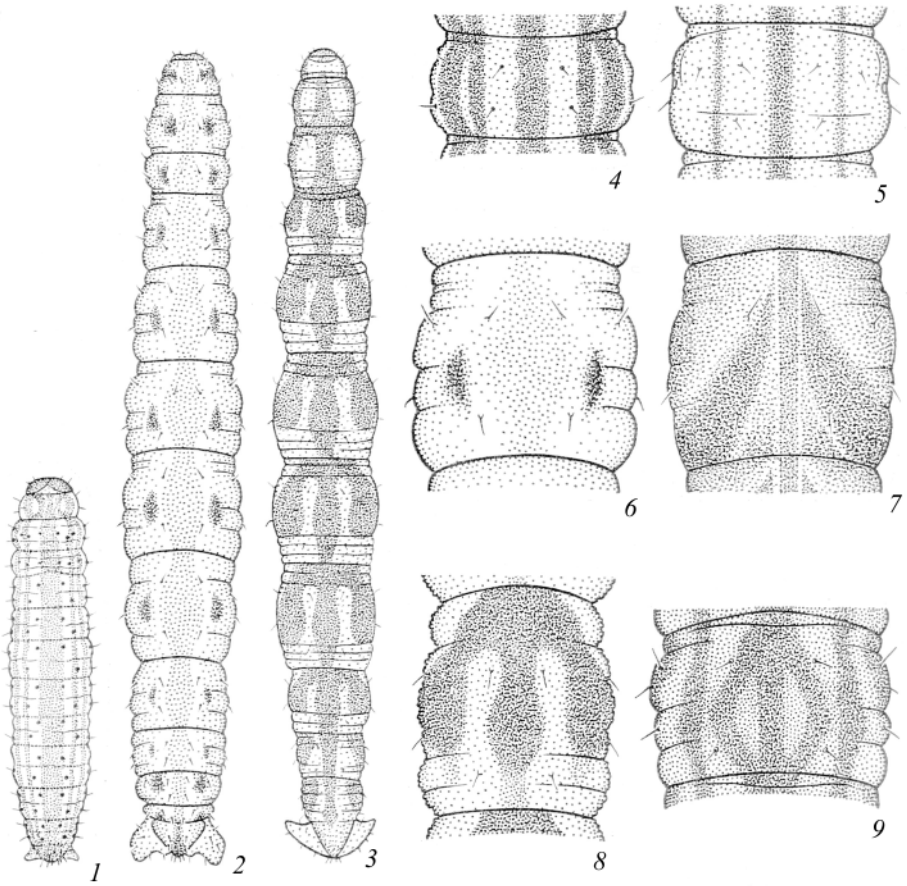

Рис. 1. *Eupithecia* Curt., гусеницы, общий вид сверху и рисунок на дорсальной стороне сегментов.

1, *4* – *Eu. olgae* Mironov; *2*, *6* – *Eu. barteli* Dietze; *3*, *8* – *Eu. centaureata centralisata* Stgr.; *5* – *Eu. plumbeolata* Haw.; *7* – *Eu. suboxydata* Stgr.; *9* – *Eu. denotata livida* Dietze.

К у к о л к а. Длина 5.3–6.9 мм, ширина 1.6–2.3 мм. Окраска буровато-желтая; дорсальная линия отсутствует. Крыловые чехлы буровато-желтые, иногда со слабым зеленоватым оттенком. Край выступа между IX и X тергитами мелкозубчатый, слабо склеротизованный. Кремастер слабо склеротизованный, короткий, широкий, округлый; щетинки *D2*, *L1, D1* и *SD1* почти равной длины и толщины; основания щетинок *L1* и *SD1* расположены на дорсальной стороне кремастера (рис. 4, *1*, *2*).

Б и о л о г и я. Гусеница малоподвижная, вероятно, олигофаг на ломоносах, питается тычинками и пестиками внутри бутонов ломоносов восточного *Clematis orientalis* и сизого *C. glauca* (Ranunculaceae). В период развития в июле–августе одна гусеница повреждает несколько бутонов, которые легко распознать по характерному отверстию. Окукливание с конца июля до конца августа в овальном шелковинном коконе на поверхности или в верхнем слое почвы. Зимует куколка.

П а р а з и т о и д ы. Hymenoptera, Encyrtidae: *Tyndarichus scaurus* (Walker) (определение А. В. Шаркова); Ichneumonidae: *Campoplex* sp. (определение Д. Р. Каспаряна).

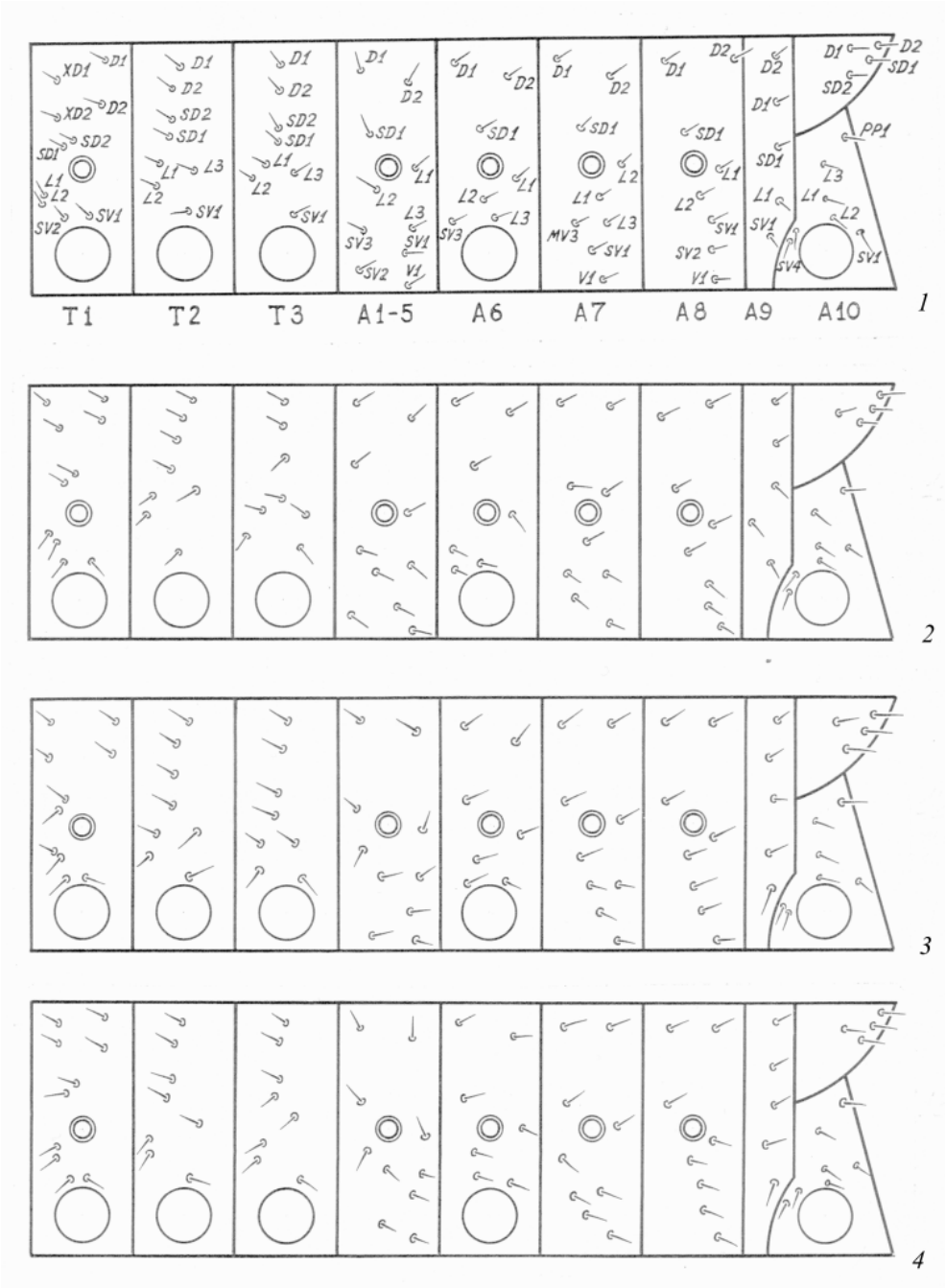

Рис. 2. *Eupithecia* Curt., хетотаксия сегментов гусениц
(Т1–Т3 – грудные сегменты; А1–А10 – брюшные сегменты).

1 – Eu. olgae Mironov, *2 – Eu. barteli* Dietze, *3 – Eu. simpliciata* Haw., *4 – Eu. pallescens* Dietze.

Б и о т о п. Заросли кустарников по берегам рек и вдоль арыков.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Гусеницы *Eu. olgae* похожи по форме, окраске и узору на гусениц европейского *Eu. haworthiata* Doubleday, 1856 (Dietze, 1910, 1913; Weigt, 1980, 1988), которые питаются в бутонах ломоноса виноградолистного *Clematis vitalba* (Ranunculaceae).

Eupithecia jezonica Matsumura, 1927.

М а т е р и а л (10 гус., 8 кук., 3 имаго). **Россия.** *Приморский край*, окр. с. Кроуновка, 25 км З г. Уссурийск, 10–15.VIII.1999 (В. Г. Миронов).

Г у с е н и ц а. Тело толстое, короткое, веретеновидное. Голова светло-коричневая. Основная окраска тела грязно-белая, с легким желтоватым оттенком. 1-й сегмент с двумя черными дорсальными штрихами и парой черных латеральных точек. Остальные сегменты со сплошной относительно тонкой, расширенной на передних сегментах, вишнево-бурой дорсальной линией и парными более тонкими сплошными вишнево-бурыми субдорсальными линиями. На последнем сегменте только черный дорсальный штрих. Отверстия дыхалец окружены черными ободками. Поверхность кутикулы гладкая. Грудные ноги на 1-м сегменте грязно-белые, на 2-м – черные, на 3-м – коричневые. Брюшные ноги грязно-белые.

К у к о л к а. Длина 5.0–6.2 мм, ширина 2.0–2.4 мм. Основная окраска светлая, буровато-желтая; дорсальная полоса узкая, темная, нечеткая. Крыловые чехлы желтовато-зеленые, реже буровато-желтые с легким зеленоватым оттенком.

Б и о л о г и я. Гусеница малоподвижная, питается незрелыми семенами ломоноса бурого *Clematis fusca* (Ranunculaceae), оплетает шелковиной часть верхних листьев и стебель под соплодием. Живет внутри соплодий, проделывая ход, начинающийся, как правило, от основания соплодия. По наблюдениям в неволе, гусеница редко покидает соплодие в поисках нового. В отдельных соплодиях были обнаружены по 2 гусеницы, делающие каждая независимый проход. Развитие продолжается с начала–середины августа до конца августа – начала–середины сентября. Окукливание с середины–конца августа до середины сентября в легком шелковинном коконе под опавшими листьями; одна гусеница окуклилась внутри соплодия. Зимует куколка.

П а р а з и т о и д ы. Hymenoptera, Ichneumonidae: *Triclistus* sp. (определение Д. Р. Каспаряна).

Б и о т о п. Лесные опушки и заросли кустарников.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч н и я. Гусеницы *Eu. jezonica* похожи по форме, окраске и узору на гусениц европейского *Eu. haworthiata* Doubleday, 1856 (Dietze, 1910, 1913; Weigt, 1980, 1988).

Eupithecia minusculata Alphéraky, 1882.

М а т е р и а л (20 гус., 17 кук., 15 имаго). **Туркмения.** Окр. г. Мары, берег Каракумского канала, 29–31.VIII.1991 (В. Г. Миронов).

Б и о л о г и я. Гусеница очень подвижная, питается на цветках, реже – листьях гребенщика тонкоколосого *Tamarix leptostachys* (Tamaricaceae). Кормится обычно ночью, днем прячется среди листвы. Окукливание в верхнем слое почвы под растительными остатками в непрочном овальном шелковистом коконе.

Б и о т о п. Заросли кустарников вдоль Каракумского канала, преимущественно около водоемов, по краям культивированных земель и вдоль дорог.

П р и м е ч а н и е. В Испании гусеницы этого вида, описанного как *Eu. herrenschmidti* Metzer et Moberg, 1992, питаются цветками и листьями гребенщика галльского *Tamarix gallica* (Tamaricaceae) и его гибридными формами (Gómez de Aizpurúa, 1994). В этой же публикации приведены цветные фоторафии гусениц (l. c., figs 3a–3d).

Eupithecia opistographata Dietze, 1906.

М а т е р и а л (23 гус., 18 кук., 15 имаго). **Туркмения.** Окр. г. Ташауз, 20 км Ю г. Тахта, 15.VIII.1990 (В. Г. Миронов).

Б и о л о г и я. Гусеница очень подвижная, питается цветками гребенщиков тонколосого *Tamarix leptostachys* и ветвистого *T. ramosissima* (Tamaricaceae). Активна ночью, днем прячется среди листвы. Окукливание в верхнем слое почвы под растительным опадом в непрочном овальном шелковинном коконе.

Б и о т о п. Песчаные пустыни с зарослями гребенщиков, окрестности поселков, обочины дорог.

Eupithecia plumbeolata Haworth, 1809.

М а т е р и а л (33 гус., 30 кук., 17 имаго). **Киргизия.** Внутренний Тянь-Шань, северный склон хр. Нарын-Тау, 14 км В г. Нарын, 2200 м, 9–23.VIII.1988 (В. Г. Миронов).

Г у с е н и ц а. Тело короткое, толстое, веретеновидной формы. Голова светло-бурая. Окраска тела бледно-желтая, зеленовато-желтая или грязно-белая. Рисунок в виде узкой темно-красной дорсальной линии и таких же, но более узких субдорсальных линий (рис. 1, *5*). Грудные и брюшные ноги бледно-желтые или зеленовато-желтые.

К у к о л к а. Длина 6.5–7.6, ширина 2.4–2.5 мм. Окраска буровато-желтая; дорсальная линия отсутствует. Крыловые чехлы буровато-желтые. Край выступа между IX и X тергитами мелкозубчатый. Кремастер короткий, широкий, округлый; щетинки *D2* лировидные, толще и длиннее остальных; щетинки *L1*, *D1* и *SD1* почти равной длины и толщины; основания щетинок *D1* и *SD1* расположены почти на одном уровне, причем *D1* – медиальнее, т. е. на дорсальной стороне кремастера (рис. 4, *3*, *4*).

Б и о л о г и я. Гусеница малоподвижная, питается незрелыми семенами в семенных коробочках погремка джунгарского *Rhinanthus songaricus* (Scrophulariaceae) во второй половине июля и в августе. В молодых коробочках личинка полностью выедает семена, в более зрелых – не более половины. Окукливание во второй половине августа – начале сентября в непрочном овальном коконе в верхнем слое почвы. Зимует куколка.

Б и о т о п. Заросли кустарников по берегам рек и вдоль арыков.

П р и м е ч а н и е. В Европе гусеницы этого вида питаются цветками и незрелыми семенами в семенных коробочках марьянников *Melampyrum pratense*, *M. sylvaticum*, *M. arvense*, *M. nemorosum* и погремков *Rhinanthus major* (= *alectorolophus*), *Rh. minor* (Scrophulariaceae) (Crewe, 1865; Buckler, 1899; Barrett, 1904; Dietze, 1910, 1913; Lhomme, 1935; Juul, 1948; Seppänen, 1970; Weigt, 1980, 1988). В качестве кормовых растений, вероятно, ошибочно, указаны также ломонос виноградолистный *Clematis vitalba* (Ranunculaceae), вереск *Calluna vulgaris* (Ericaceae) (Lhomme, 1935) и пикульник *Galeopsis* sp. (Lamiaceae) (Seppänen, 1970).

Eupithecia barteli Dietze, 1908.

М а т е р и а л (83 гус., 63 кук., 55 имаго). **Киргизия.** Внутренний Тянь-Шань, северный склон хр. Нарын-Тау, 14 км В г. Нарын, 2200 м, 11.VIII–7.IX.1988 (В. Г. Миронов).

Г у с е н и ц а (рис. 1, *2*). Длина 15.0–16.0 мм, ширина 2.2–2.3 мм. Голова от светло-зеленой до красновато-коричневой окраски. Окраска тела также варьирует от беловато-зеленой, зеленой до красновато-коричневой. Темные, красновато-коричневые экземпляры более обычны. У молодых гусениц узкие субдорсальные полосы разбиты на две пары пятен на каждом сегменте. У взрослых гусениц дорсальный рисунок на каждом сегменте представлен темноватым ромбовидным или треугольным пятном и парой более темных пятен по обеим его сторонам (рис. 1, *6*). Схема хетотаксии – см. рис. 2, *2*.

К у к о л к а. Длина 7.5–8.3 мм, ширина 2.4–2.5 мм. Окраска желтовато-бурая или красновато-бурая; спинка светло-зеленая или с зеленоватым оттенком, реже желтовато-бурая. Крыловые чехлы также светло-зеленые или с зеленоватым оттенком, реже желтовато-бурые. Край выступа между IX и X тергитами неровный, сильно склеротизованный, с неглубокой медиальной выемкой и 3 парами маленьких щелей. Кремастер шероховатый, удлиненный, треугольный; щетинки *D2* лировидные, толще и длиннее остальных, основания щетинок *SD1* расположены медиальнее, на дорсальной стороне кремастера (рис. 4, *5*, *6*).

Б и о л о г и я. Гусеница питается созревающими семенами крупной одностолбиковой повилики *Cuscuta monogyna* (Cuscutaceae) в августе, прогрызает отверстие в оболочке соплодия и полностью выедает семена. Активна ночью, днем прячется в листве кустарников, на которых паразитирует повилика. Окукливание с середины–конца августа до начала сентября в легком овальном коконе на поверхности почвы под растительным опадом. Зимует куколка.

Б и о т о п. Заросли кустарников по берегам рек и вдоль арыков.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Дорсальный рисунок на теле взрослых гусениц похож на таковой у гусениц европейских видов *Eu. denticulata* (Treitschke, 1828), *Eu. impurata* (Hübner, 1813) и *Eu. semigraphata* Bruand, 1851 (Weigt, 1980, 1991).

П р и м е ч а н и е. В коллекции ЗИН был обнаружен один, вероятно, выведенный экземпляр *Eu. barteli* из Южного Казахстана (окр. Алматы) с этикеткой «*Cuscuta lupuliformis*».

Eupithecia virgaureata Doubleday, 1861.

М а т е р и а л (11 гус., 6 кук., 3 имаго). **Россия.** *Приморский край*: гора Синегорка, 30 км СЗ г. Арсеньев, 30.VII.1999 (В. Г. Миронов); окр. с. Кроуновка, 25 км З г. Уссурийск, 10.VIII.1999 (В. Г. Миронов).

Г у с е н и ц а. Окраска зеленовато-серая или грязно-зеленая. Рисунок в виде цепочки стреловидных буровато-красных дорсальных пятен на IV–VIII сегментах и пары узких субдорсальных полос, а также маленьких косых буровато-красных боковых пятен, иногда отсутствующих.

К у к о л к а. Длина 7.3–8.0 мм, ширина 2.2–2.5 мм. Окраска темная, красновато-бурая; дорсальная линия отсутствует. Крыловые чехлы светлее, буровато-зеленые, с рельефно выступающими жилками.

Б и о л о г и я. Гусеница – полифаг, питается цветками, а затем созревающими семенами борщевика Мелендорфа *Heracleum moellendorffii* (Apiaceae) в июле–августе. Живет, как правило, на боковых соцветиях. Окукливание в августе в овальном непроч-

ном шелковинном коконе под травяной подстилкой в верхнем слое почвы. Зимует куколка.

Биотоп. Опушки широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, обочины дорог.

Примечание. В Европе гусеницы первого поколения питаются листьями *Crataegus oxyacantha*, *C. monogyna*, *Prunus padus*, *P. spinosa*, *Rubus chamaemorus* (Rosaceae); второго поколения – преимущественно цветками и семенами *Solidago virgaurea*, *S. canadensis*, *S. giganthea*, *S. serotina*, *S. japonica*, *Senecio jacobaea*, *S. nemorensis*, *S. vulgaris*, *S. fuchsii*, *Centaurea* sp., *Cirsium palustre*, *Artemisia vulgaris*, *Hieracium* sp., *Eupatorium cannabinum*, *Taraxacum officinale*, *Inula conyza* (Asteraceae), *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix* (Ericaceae), *Lysimachia* sp. (Primulaceae), *Heracleum sphondylium*, *Anthriscus sylvestris*, *Chaerophyllum* sp., *Pimpinella saxifraga*, *Angelica sylvestris* (Apiaceae), *Gentiana* sp. (Gentianaceae) (Crewe, 1862, 1863; Dietze, 1872, 1875b, 1910, 1913; Lhomme, 1935; Juul, 1948; Seppänen, 1970; Weigt, 1993). В Японии гусеницы этого вида найдены на цветках калимериса Юмена *Kalimeris yomena* и дендрантемы японской *Dendranthema japonicum* (Asteraceae) (Murase, 2000).

Eupithecia uliata Staudinger, 1897.

Материал (1 гус., 1 кук., 1 самец). **Казахстан.** Окр. г. Алматы, хр. Заилийский Алатау, Медео, гусеница найдена 25.VIII.1986 (В. Г. Миронов).

Биология. Гусеница питалась цветками жабрицы порезниковой *Seseli libanotis* (Apiaceae), окукливалась на следующий день (26.VIII.1986) в верхнем слое почвы. Зимует куколка.

Биотоп. Безлесный каменистый, хорошо освещенный и прогреваемый горный склон юго-западной экспозиции.

Eupithecia denotata livida Dietze, 1910.

Материал (42 гус., 38 кук., 34 имаго). **Киргизия.** Внутренний Тянь-Шань, северный склон хр. Нарын-Тау, 14 км В г. Нарын, 2200 м, 2–15.VIII.1988 (В. Г. Миронов).

Гусеница. Тело толстое, длиной около 20–25 мм. Голова темно-коричневая. Основная окраска зеленовато-бурая или светло-бурая с бурым (разной интенсивности) спинным рисунком, который состоит из линий, пересекающихся на каждом сегменте в виде буквы «Ф», и субдорсальных полосок (рис. 1, *9*). Вентральная сторона тела светлее дорсальной, желтовато-бурая, с узкой бурой линией посередине. Грудные и брюшные ноги светло-бурые или желтовато-бурые. Схема хетотаксии – см. рис. 3, *2*.

Куколка. Длина 8.0–9.0 мм, ширина 2.6–3.1 мм. Окраска красновато-коричневая; спинка и крыловые чехлы буровато-желтые. Край выступа между IX и X тергитами волнистый, с неглубокой медиальной выемкой, сильно склеротизованный. Кремастер треугольный, слегка удлиненный, с гладкой поверхностью; щетинки *D2* лировидные, толще и длиннее остальных, а основания *SD1* расположены медиальнее, на дорсальной стороне кремастера (рис. 5, *3*, *4*).

Биология. Гусеница малоподвижная, в молодом возрасте питается тычинками, пестиками и завязью, выедая полностью содержимое цветка, а позднее – несозревшими семенами в наиболее крупных семенных коробочках кодонопсиса ломоносового *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). Живет с конца июля до конца августа.

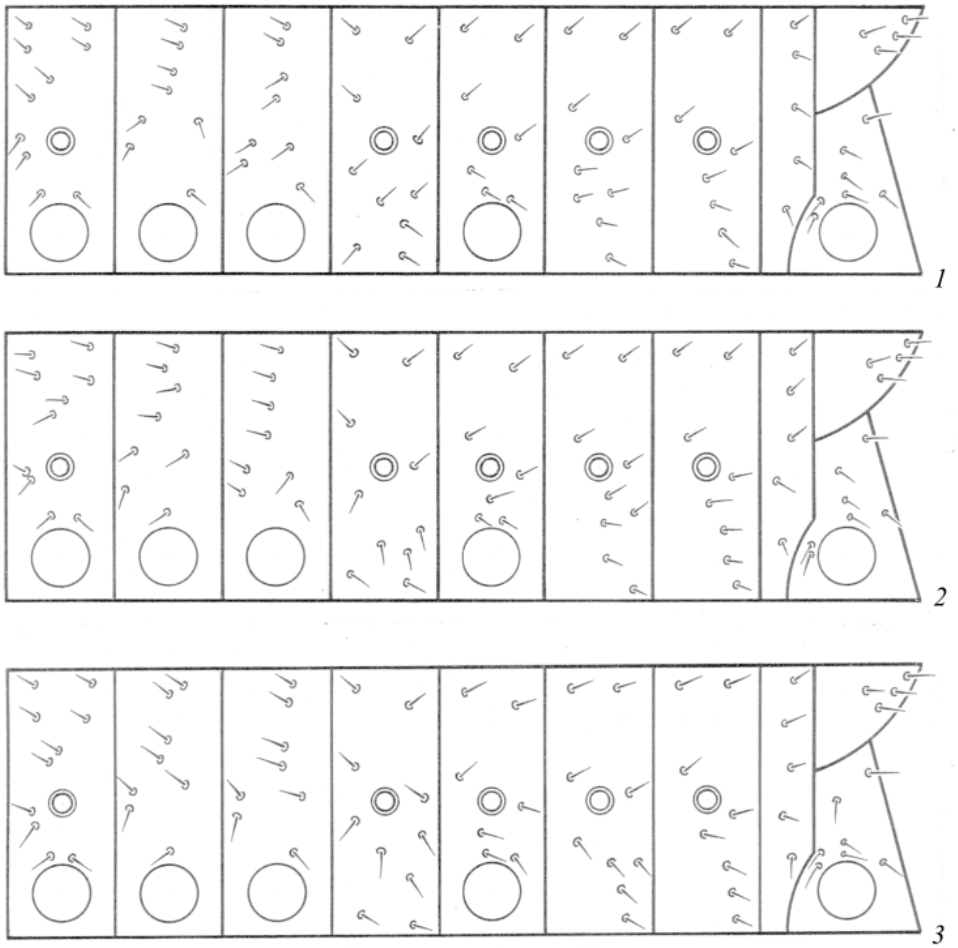

Рис. 3. *Eupithecia* Curt., хетотаксия сегментов гусениц.

1 – Eu. centaureata centralisata Stgr., *2 – Eu. denotata livida* Dietze, *3 – Eu. subumbrata* (Den. et Schiff.).

Окукливание с середины августа до начала сентября в овальном рыхлом коконе в травяной подстилке или поверхностном слое почвы. Зимует куколка.

Б и о т о п. Заросли кустарников по берегам мелких рек в среднегорье.

П р и м е ч а н и е. В Европе гусеницы *Eu. denotata* питаются незрелыми семенами в семенных коробочках, реже тычинками и пестиками в цветках различных видов колокольчиков – *Campanula trachelium*, *C. rotundifolia*, *C. barbata*, *C. persicifolia*, *C. media*, *C. latifolia*, *C. collina*, *C. patula*, *C. carpatica*, *C. rapunculus*, *C. rapunculoides*, *C. urticaefolia*, *C. glomerata*, кольников *Phyteuma campanuloides*, *Ph. halleri*, букашника горного *Jasione montana* (Campanulaceae) (Herrich-Schäffer, 1861; Crewe, 1864, 1865; Millière, 1869–1874; Dietze, 1872, 1874, 1910, 1913; Püngeler, 1889; Buckler, 1899; Barrett, 1904; Favre, 1905; Weigt, 1991) и, вероятно, случайно были найдены на белокудреннике черном *Ballota foetida* (Lamiaceae) (Mabille, 1872), первоцвете цельнолист-

ном *Primula integrifolia* (Primulaceae) (Favre, 1905; Vorbrodt, 1928) и голубике *Vaccinium uliginosum* (Ericaceae) (Seppänen, 1970).

Eupithecia suboxydata Staudinger, 1897.

Материал (1 гус., 1 кук., 1 самка). **Киргизия.** Внутренний Тянь-Шань, северный склон хр. Нарын-Тау, 14 км В г. Нарын, 2100 м, 5.IX.1988 (В. Г. Миронов).

Гусеница. Тело стройное, длина около 15.0 мм, ширина 2.2 мм. Голова относительно маленькая, ярко-зеленая. Окраска тела ярко-зеленая. Рисунок в виде узкой зеленой дорсальной полосы и отходящих от нее на каждом сегменте парных косых клиновидных темно-зеленых пятен, окаймленных белым (рис. 1, *7*). Вентральная сторона тела одноцветная, ярко-зеленая. Кутикула испещрена мелкими белыми бородавочками. Грудные и брюшные ноги ярко-зеленые.

Куколка. Длина 8.4 мм, ширина 2.5 мм. Окраска зеленовато-бурая; спинка и крыловые чехлы ярко-зеленые. Край выступа между IX и X тергитами неровный, сильно склеротизованный, с неглубокой медиальной выемкой и 3 парами менее глубоких выемок. Кремастер шероховатый, треугольный, сильно склеротизованный, с вентральной стороны имеет продольную срединную выпуклость; щетинки *D2* лировидные, длиннее, но не толще остальных, основания щетинок *SD1* расположены медиальнее, на дорсальной стороне кремастера (рис. 4, *7*, *8*).

Биология. Гусеница, питается соцветиями полыни сантолинолистной *Artemisia santolinifolia* (Asteraceae) в августе и сентябре.

Биотоп. Остепненные горные склоны.

Сравнительные замечания. Из всех известных европейских гусениц цветочных пядениц гусеница *Eu. suboxydata* по форме тела и дорсальному рисунку похожа на зеленых гусениц *Eu. simpliciata* (Haworth, 1809) (Dietze, 1910; Juul, 1948; Weigt, 1991).

Eupithecia simpliciata Haworth, 1809.

Материал (87 гус., 81 кук., 75 имаго). **Киргизия.** Внутренний Тянь-Шань, северный склон хр. Нарын-Тау, 14 км В г. Нарын, 2000–2100 м, 28.VII–30.VIII.1988 (В. Г. Миронов).

Гусеница. Голова относительно крупная, тело стройное. Найдены две цветовые формы.

1. Голова буровато-зеленая. Тело ярко-зеленое с беловатым налетом, с вентральной стороны светло-зеленое; боковые субстигмальные складки темно-зеленые. Дорсальный рисунок зеленый или темно-зеленый, на каждом сегменте в виде перевернутой буквы «Y». Кутикула шероховатая, в многочисленных белых бугорках. Грудные и брюшные ноги ярко-зеленые.

2. Голова желтовато-бурая. Тело также желтовато-бурое, снизу зеленовато-бурое; боковые субстигмальные складки бурые. Дорсальный рисунок такой же, как у первой формы, но коричневого цвета. Грудные и брюшные ноги желтовато-бурые. Схема хетотаксии – см. рис. 2, *3*.

Куколка. Длина 6.8–8.8 мм, ширина 2.3–3.0 мм. Окраска буровато-желтая, дорсальная линия отсутствует. Крыловые чехлы также буровато-желтые, реже со слабым зеленоватым отливом.

Биология. Гусеница питается цветками и созревающими семенами различных видов мари (*Chenopodium* spp.) и лебеды (*Atriplex* spp.) (Chenopodiaceae) (Crewe, 1861; Millière, 1869–1874; Dietze, 1874, 1910, 1913; Mabille, 1872; Buckler, 1899; Barrett, 1904; Juul, 1948; Seppänen, 1970; Weigt, 1991), встречается с конца июля до середины

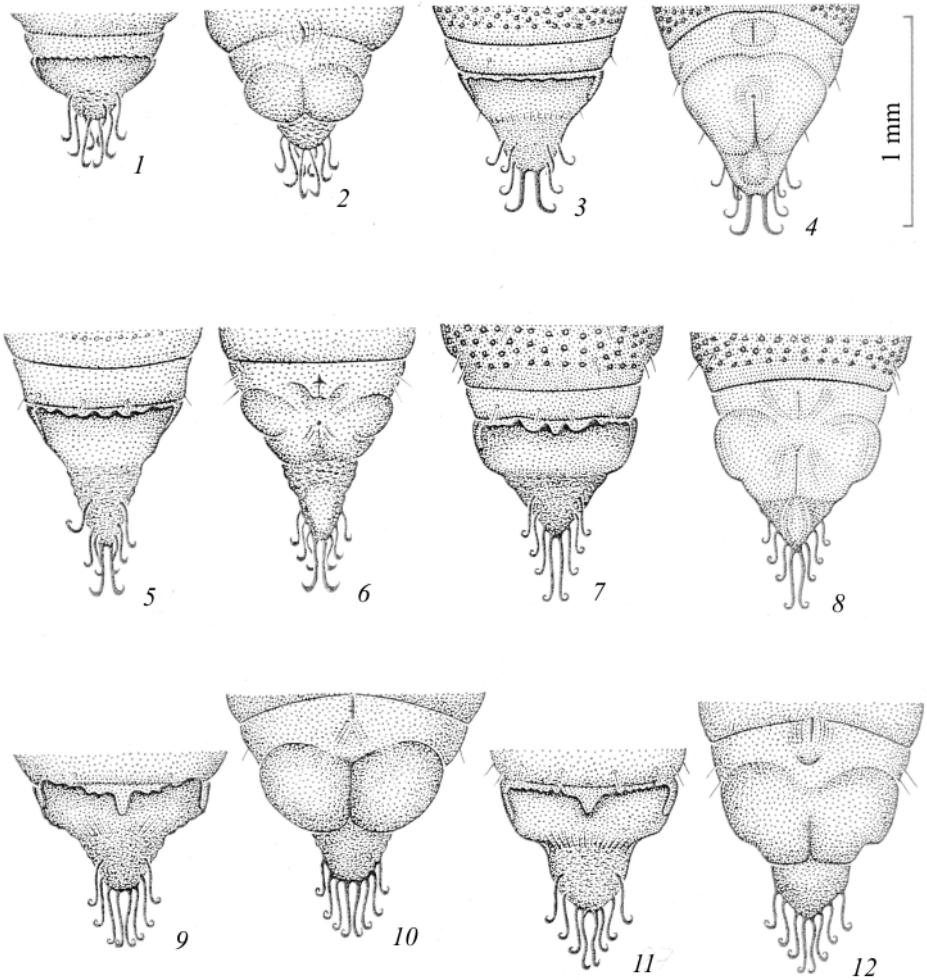

Рис. 4. *Eupithecia* Curt., последние сегменты и кремастер куколки (*1*, *3*, *5*, *7*, *9*, *11* – с дорсальной стороны; *2*, *4*, *6*, *8*, *10*, *12* – с вентральной стороны).

1, *2* – *Eu. olgae* Mironov; *3*, *4* – *Eu. plumbeolata* Haw.; *5*, *6* – *Eu. barteli* Dietze; *7*, *8* – *Eu. suboxydata* Stgr.; *9*, *10* – *Eu. pallescens* Dietze; *11*, *12* – *Eu. centaureata centralisata* Stgr.

сентября. Окукливание в сентябре в непрочном овальном коконе в верхнем слое почвы. Зимует куколка.

Биотоп. Населенные пункты: вблизи жилых построек и ферм, заброшенные загоны для скота с обилием рудеральной растительности.

Eupithecia pallescens Dietze, 1910.

Материал (8 гус., 5 кук., 1 самец, 1 самка). **Киргизия.** Внутренний Тянь-Шань, северный склон хр. Нарын-Тау, 14 км В г. Нарын, 2000–2100 м, 31.VII–29.VIII.1988 (В. Г. Миронов).

Гусеница. Тело стройное. Найдены две цветовые формы.

1. Голова салатно-зеленая. Окраска тела салатно-зеленая. Вершина X сегмента у некоторых экземпляров коричневая. Дорсальный рисунок обычно отсутствует, лишь у одного экземпляра

выражен в виде нечетких темно-зеленых ромбовидных фигур на каждом сегменте. Субстигмальные складки светло-зеленые; межсегментные складки буроватые, красноватые, либо зеленые. Кутикула покрыта мелкими светло-зелеными или беловатыми бородавочками. Грудные и брюшные ноги салатно-зеленые.

2. Голова светло-коричневая. Окраска тела светло-коричневая. Дорсальный рисунок в виде коричневых или темно-коричневых ромбовидных фигур на каждом сегменте. Субстигмальные складки коричневые; межсегментные складки красноватые. Вентральная сторона тела зеленовато-коричневая. Кутикула покрыта мелкими белыми бородавочками. Грудные и брюшные ноги светло-коричневые. Схема хетотаксии – см. рис. 2, *4*.

Куколка. Длина 8.4–8.6 мм, ширина 2.4–2.5 мм. Окраска зеленовато-бурая, спинка и крыловые чехлы ярко-зеленые. Край выступа между IX и X тергитами с глубокой медиальной выемкой и несколькими склеротизованными закругленными выступами. Кремастер сильно склеротизованный, относительно короткий, закругленный, с шероховатой поверхностью; все щетинки почти одинаковой длины и толщины; основания *SD1* расположены медиальнее прочих, на дорсальной стороне кремастера (рис. 4, *9*, *10*).

Биология. Гусеница питается цветками и созревающими семенами лебеды *Atriplex* sp. (Chenopodiaceae) с конца июля до начала сентября. Окукливание в сентябре в непрочном овальном коконе в верхнем слое почвы. Зимует куколка.

Биотоп. Населенные пункты вблизи жилых построек и ферм, заброшенные загоны для скота с обилием рудеральной растительности.

Сравнительные замечания. Гусеницы похожи на гусениц близкого вида *Eu. sinuosaria* (Eversmann, 1848) (Dietze, 1910; Juul, 1948; Weigt, 1991).

Eupithecia centaureata centralisata Staudinger, 1892.

Материал (24 гус., 13 кук., 12 имаго). **Киргизия.** Внутренний Тянь-Шань, северный склон хр. Нарын-Тау, 14 км В г. Нарын, 2700–2800 м, 28.VII–23.VIII.1988 (В. Г. Миронов). **Таджикистан.** Окрестности г. Куляб, соляная сопка Ходжа-Мумин, 18.V.1986 (В. Г. Миронов).

Гусеница. Тело стройное (рис. 1, *3*). Окраска тела сильно варьирует. Гусеницы, найденные на соцветиях тысячелистника (*Achillea* sp.), ярко-желтые с едва проступающим более темным, зеленовато-желтым, характерным для этого вида дорсальным рисунком. Гусеницы на соцветиях зизифоры (*Ziziphora* sp.) бледно-зеленые, реже салатно-зеленой окраски. Дорсальный, обычно трехпальчатый рисунок на сегментах от розовой до карминово-красной окраски (рис. 1, *8*). У некоторых экземпляров развита только бледно-красная дорсальная полоса с расширениями на каждом сегменте и бледно-розовыми тенями по бокам. Субдорсальные линии выражены слабо, в виде бледно-розового налета, либо отсутствуют. Кутикула скульптурирована мелкими белыми коническими бородавочками различной величины. Голова, грудные и брюшные ноги беловато-зеленые или изумрудно-зеленые. Схема хетотаксии – см. рис. 3, *1*.

Куколка. Длина 6.9–8.3 мм, ширина 2.4–2.9 мм. Окраска красновато-бурая, спинка и крыловые чехлы с зеленоватым отливом. Край выступа между IX и X тергитами с глубокой медиальной выемкой и несколькими склеротизованными зубчиками. Кремастер широкий, почти полукруглый, с шероховатой поверхностью; все щетинки почти одинаковой толщины, пара *D2* немного длиннее остальных, а основания *SD1* расположены медиальнее, на дорсальной стороне кремастера (рис. 4, *11*, *12*).

Биология. Гусеница – полифаг, питается тычинками и пестиками на цветках тысячелистника Биберштейна *Achillea biebersteinii* (Asteraceae) и зизифоры клиноподиевидной *Ziziphora clinopodioides* (Lamiaceae). Поливольтинный вид. Окукливание

среди соцветий кормового растения (только в неволе?) или под листовым опадом. Зимует куколка.

Биотоп. Открытые, хорошо прогреваемые горные склоны, скальные обнажения в зоне тянь-шаньских еловых лесов.

Примечание. В Европе гусеницы питаются на цветках почти 70 видов растений из 16 семейств (Crewe, 1861; Mabille, 1868, 1869; Dietze, 1871, 1910, 1913; Goossens, 1871; Buckler, 1899; Barrett, 1904; Carrara, 1928; Juul, 1948; Seppänen, 1970; Valletta, 1973; Weigt, 1990). Гусеницы некоторых видов цветочных пядениц, особенно полифагов, таких как *Eu. centaureata* ([Denis et Schiffermüller], 1775) и *Eu. absinthiata* (Clerck, 1759), характеризуются крайне изменчивой окраской, которая зависит от окраски цветков кормового растения (Crewe, 1861; Goossens, 1871; Buckler, 1899; Dietze, 1910; Weigt, 1987).

Eupithecia amplexata Christoph, 1881.

Материал (12 гус., 12 кук., 9 имаго). **Россия.** *Приморский край*, Горнотаежное, 20 км В г. Уссурийск, 16–26.VII.1999 (В. Г. Миронов).

Гусеница. Тело удлиненное, тонкое, стройное. Окраска от беловато-розовой до светло-желтой. Дорсальная линия сплошная, темно-розовая, расширенная на каждом сегменте и образующая характерный трехлопастный рисунок. Кроме того, на каждом сегменте есть пара продольных узких темно-розовых субдорсальных линий и косые розовые боковые полоски.

Куколка. Длина 6.3–8.0 мм, ширина 2.2–3.0 мм. Основная окраска желтовато-бурая; дорсальная линия узкая, темная, неотчетливая. Крыловые чехлы светлые, буровато-желтые.

Биология. Гусеница, питается тычинками, пестиками и лепестками цветков зверобоя Геблера *Hypericum gebleri* (Clusiaceae), валерианы Форье *Valeriana fauriei* (Valerianaceae), тысячелистника заостренного *Achillea acuminata* (Asteraceae), незрелыми семенами борщевика Меллендорфа *Heracleum moellendorffii* (Apiaceae) в июле–августе, в Японии отмечена на гвоздике пышной *Dianthus superbus* var. *speciosus* (Caryophyllaceae) (Inoue, 1979). Окукливание с конца июля до начала–середины августа в непрочном овальном коконе под растительным опадом. Зимует куколка.

Биотоп. Сырые разнотравные пойменные луга, опушки, обочины дорог.

Сравнительные замечания. Дорсальный рисунок взрослых гусениц похож на таковой у гусениц близкого вида *Eu. satyrata* (Hübner, 1813) (Dietze, 1910; Juul, 1948; Weigt, 1980, 1991).

Eupithecia extensaria sydyi Staudinger, 1885.

Материал (37 гус., 17 кук., 9 имаго). **Киргизия.** Внутренний Тянь-Шань, северный склон хр. Нарын-Тау, 14 км В г. Нарын, 2200 м, 4.VIII–5.IX.1988 (В. Г. Миронов).

Куколка. Длина 7.9–8.8 мм, ширина 2.8–3.3 мм. Основная окраска зеленовато-желтая или зеленовато-бурая; спинка зеленая или желтовато-зеленая с отчетливой темно-зеленой дорсальной линией. Крыловые чехлы зеленые или желтовато-зеленые. Край выступа между IX и X тергитами волнистый, с неглубоким медиальным прогибом, в коротких продольных складках, сильно склеротизованный. Кремастер короткий, широкий, полукруглый, с шероховатой поверхностью, сильно склеротизованный; щетинки *D2* и *L1* одинаковой длины и толщины, широко расставлены; пары *D1* и *SD1* короче и тоньше, причем основания *SD1* расположены медиальнее, на дорсальной стороне кремастера (рис. 5, *1*, *2*).

Биология. Гусеница питается цветками и верхними листьями полыней тяньшаньской *Artemisia tianschanica* и сантолинолистной *A. santolinifolia* (Asteraceae) с конца июля до середины сентября. Окукливание с конца августа до середины сентября в непрочном шелковинном коконе в верхнем слое почвы. Зимует куколка.

Паразитоиды. Hymenoptera, Ichneumonidae: *Mesochorus* sp. (определение Д. Р. Каспаряна); Braconidae: *Microgaster* sp. (определение С. А. Белокобыльского); Diptera, Tachinidae: *Ceranthia tristella* Hert. (определение В. А. Рихтер).

Биотоп. Остепненные горные склоны.

Примечание. В Европе гусеницы этого вида питаются цветками и листьями полыней полевой *Artemisia campestris* и приморской *A. maritima* (Asteraceae) (Barrett, 1904; Dietze, 1910, 1913).

Eupithecia addictata Dietze, 1908.

Материал (40 гус., 24 кук., 22 имаго). **Россия.** *Приморский край*: хр. Лозовый в 22 км СВ г. Находка, 19–24.VII.1999 (В. Г. Миронов); Горнотаежное, 20 км В г. Уссурийск, 27.VII–7.VIII.1999 (В. Г. Миронов); окр. с. Кроуновка, 25 км З г. Уссурийск, 10–11.VIII.1999 (В. Г. Миронов); берег р. Медведица, 20 км ЮЗ с. Кроуновка, 12.VIII.1999 (В. Г. Миронов).

Гусеница. Голова ярко-зеленая или светлая, зеленовато-коричневая. Тело стройное, окраска ярко-зеленая или светло-зеленая, нередко с легким красноватым оттенком; рисунок сильно варьирует: либо в виде ярких черных поперечных полос и пары боковых черных пятен на каждом сегменте, либо в виде узкой черной дорсальной полосы, образующей расширения в середине каждого сегмента, и с парами боковых красновато-черных или черных пятен, начиная со 2-го сегмента, которые образуют широкие косые полоски на IV–IX сегментах; иногда рисунок состоит из заметной узкой грязно-зеленой дорсальной полосы. Грудные ноги бледно-зеленые, брюшные – ярко-зеленые.

Куколка. Длина 6.0–7.5 мм, ширина 2.5–2.7 мм. Основная окраска красновато-бурая; дорсальная полоса узкая, темно-зеленая, неотчетливая. Крыловые чехлы темно-зеленые, иногда с буроватым оттенком.

Биология. Гусеница питается цветками, затем незрелыми семенами василистников малого *Thalictrum minus* и амурского *T. amurense* (Ranunculaceae). Наиболее активна гусеница ночью, хотя питается и в дневное время. Развитие с середины июля до середины–конца августа. Окукливание (в неволе) под листвой и в верхнем слое почвы в непрочном шелковинном коконе. Зимует куколка.

Биотоп. Открытые горные склоны, опушки, редкие заросли кустарников, обочины дорог; преимущественно хорошо освещенные и прогреваемые места.

Сравнительные замечания. Гусеницы очень похожи на гусениц близкого вида *Eu. thalictrata* (Püngeler, 1902) и имеют те же варианты рисунка тела (Dietze, 1910; Weigt, 1990).

Eupithecia subumbrata ([Denis et Schiffermüller], 1775).

Материал (16 гус., 11 кук., 9 имаго). **Киргизия.** Внутренний Тянь-Шань, северные склоны хр. Нарын-Тау, 14 км В г. Нарын, 2100–2800 м, 29.VII–16.VIII.1988 (В. Г. Миронов).

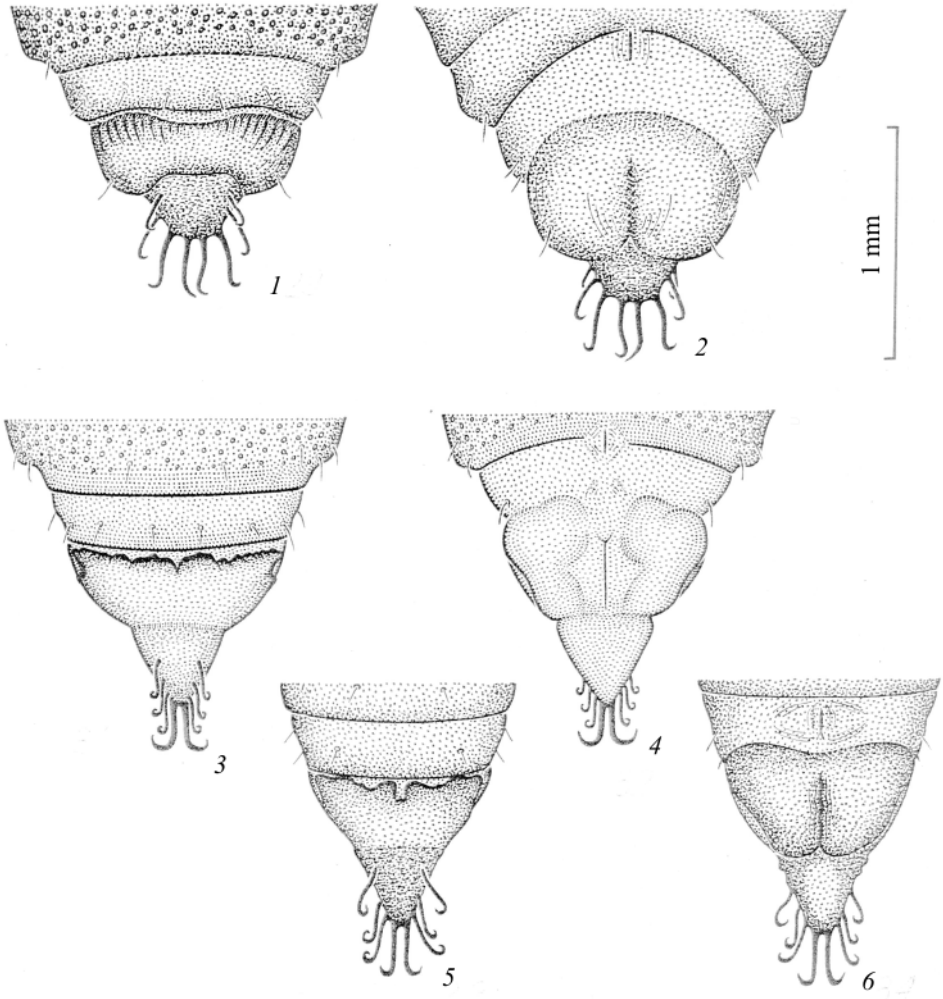

Рис. 5. *Eupithecia* Curt., последние сегменты и кремастер куколки (*1*, *3*, *5* – с дорсальной стороны; *2*, *4*, *6* – с вентральной стороны).

1, *2* – *Eu. extensaria sydyi* Stgr.; *3*, *4* – *Eu. denotata livida* Dietze; *5*, *6* – *Eu. subumbrata* (Den. et Schiff.).

Г у с е н и ц а. Голова относительно маленькая. Тело тонкое, длинное (~ 24 мм). Найдены две цветовые формы.

1. Голова светло-зеленая с зелеными пятнами. Окраска тела светло-зеленая или зеленая. Рисунок в виде широкой темно-зеленой, более темной на последних сегментах дорсальной полосы и двух пар узких зеленых субдорсальных полос. Вентральная сторона тела беловато-зеленая. Грудные и брюшные ноги светло-зеленые.

2. Голова буровато-желтая в мелких бурых пятнах. Окраска тела буровато-желтая. Рисунок такой же, как у предыдущей формы, но дорсальная полоса бурая, субдорсальные полосы розовые. Вентральная сторона тела розовато-желтая. Грудные и брюшные ноги также розовато-желтые. Схема хетотаксии – см. рис. 3, *3*.

К у к о л к а. Длина 8.0–8.3 мм, ширина 2.5–2.8 мм. Окраска красновато-коричневая или зеленовато-бурая; дорсальная линия отсутствует. Крыловые чехлы ярко-зеленые или желтовато-бурые. Край выступа между IX и X тергитами волнистый, с глубокой и узкой медиальной выемкой и двумя парами сильно склеротизованных округлых выпуклостей. Кремастер треугольный, слегка удлиненный, с шероховатой поверхностью; щетинки *D2* лировидные, толще и длиннее остальных, а основания *SD1* расположены немного медиальнее, на дорсальной стороне кремастера (рис. 5, *5*, *6*).

Б и о л о г и я. Гусеница чрезвычайно подвижная, полифаг, питается на цветках скабиозы джунгарской *Scabiosa soongorica* (Dipsacaceae), качима высокого *Gypsophila altissima* (Caryophyllaceae), горечавки туркестанцев *Gentiana turkestanorum* (Gentianaceae), кодонопсиса ломоносового *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae), зизифоры клиноподиевидной *Ziziphora clinopodioides* (Lamiaceae), мордовника тянь-шаньского *Echinops tianschanicus* и полыни *Artemisia* sp. (Asteraceae) с конца июля до начала сентября. Окукливание с середины августа до начала сентября под растительной подстилкой и в верхнем слое почвы в овальном непрочном шелковинном коконе. Зимует куколка.

Б и о т о п. Горные склоны, скальные обнажения, опушки и поляны среди еловых лесов, заросли кустарников по берегам рек и вдоль арыков.

П р и м е ч а н и е. В Европе гусеницы питаются цветками и семенами (реже листьями) более чем 40 видов растений из 19 семейств (Crewe, 1861; Millière, 1870; Dietze, 1874, 1875a, 1875b, 1910, 1913; Barrett, 1904; Lhomme, 1935; Sälzl, 1935; Juul, 1948; Seppänen, 1970; Weigt, 1991; Mironov, 2003).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен за помощь в определении растений сотрудникам Ботанического института РАН (С.-Петербург) Г. Ю. Конечной, Г. Л. Кудряшовой и О. В. Черневой, а за определение паразитических перепончатокрылых и двукрылых, сотрудникам Зоологического института РАН (С.-Петербург) С. А. Белокобыльскому, Д. Р. Каспаряну и покойной В. А. Рихтер, а также А. В. Шаркову (США). За полезные советы при подготовке текста автор глубоко благодарен С. Ю. Синёву (ЗИН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гостемы АААА-А19-119020690101-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. 1982. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 672 с.

Кармышева Н. Х. 1973. Флора и растительность заповедника Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау). Алма-Ата: Наука Казахской ССР, 177 с.

Barrett C. G. 1904. The Lepidoptera of the British Islands. Heterocera (Geometrina–Pyralidina). Vol. 9. London: Lovell Reeve and Co. Limited, 454 p., pls. 377–424.

Bolte K. B. 1990. Guide to the Geometridae of Canada (Lepidoptera). VI. Subfamily Larentiinae. 1. Revision of the genus *Eupithecia*. Memoirs of the Entomological Society of Canada **151**: 1–253.

Buckler W. 1899. The Larvae of the British Butterflies and Moths. Vol. 8. London: Printed for the Ray Society, i–xii + 120 p., pls. 128–147.

Carrara G. 1928. I Macrolepidotteri del territorio di Trieste. Atti del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste **11** (1): 63–116.

Crewe H. H. 1861. Notes on *Eupithecia* larvae. The Entomologist's Annual: 126–146.

Crewe H. H. 1862. Notes on *Eupithecia* larvae. The Entomologist's Annual: 38–49.

Crewe H. H. 1863. Notes on some of the genus *Eupithecia*. The Entomologist's Annual: 116–128.

Crewe H. H. 1864. Occurrence of *Eupithecia campanulata*, Herrich-Schäffer, in Bucks. Description of the larva and pupa. The Entomologist's Monthly Magazine **1**: 142–143.
Crewe H. H. 1865. Notes on Eupitheciae. The Entomologist's Annual: 117–127.
Dietze C. 1871. Beschreibung der Raupe von *Eupithecia laquearia* HS. Fig. 181 u. 82, *perfidata* Mn., *merinata* Gn. Stettiner Entomologische Zeitung **32** (4–6): 207–211.
Dietze C. 1872. Beiträge zur Kenntniss der Arten der Gattung *Eupithecia* Curt. Stettiner Entomologische Zeitung **33** (4–6): 184–204.
Dietze C. 1874. Beiträge zur Kenntniss der Arten der Gattung *Eupithecia* Curt. Stettiner Entomologische Zeitung **35** (4–6): 209–221.
Dietze C. 1875a. Beiträge zur Kenntniss der Arten der Gattung *Eupithecia* Curt. Stettiner Entomologische Zeitung **36** (1–3): 69–76.
Dietze C. 1875b. Beiträge zur Kenntniss der Arten der Gattung *Eupithecia* Curt. Stettiner Entomologische Zeitung **36** (4–6): 236–256.
Dietze K. 1910. Biologie der Eupithecien. Teil I. Abbildungen. 82 Tafeln. Berlin: R. Friedländer & Sohn.
Dietze K. 1913. Biologie der Eupithecien. Teil II. Text. Berlin: R. Friedländer & Sohn, 173 p.
Favre E. 1905. Supplément à la Faune des Macrolépidoptères du Valais. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft **11** (Suppl.): 1–39.
Gómez de Aizpurúa C. 1994. Nota sobre la morfología de cuatro orugas (Insecta: Lepidoptera), sin describir anteriormente. Boletín de Sanidad Vegetal – Plagas **20** (4): 955–962.
Goossens M. T. 1871. Des variations chez les Chenilles. Annales de la Société Entomologique de France 1 (5 serie): 111–118.
Herrich-Schäffer G. A. W. 1861. Die Arten der Spannergattung *Eupithecia*. Correspondenzblatt für Sammler von Insecten, insbesondere von Schmetterlingen **16**: 121–125; **17**: 129–133.
Hinton H. E. 1946. On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. The Transactions of the Royal Entomological Society of London **97** (1): 1–37.
Inoue H. 1979. Revision of the genus *Eupithecia* of Japan, Part 1 (Lepidoptera: Geometridae). Bulletin of the Faculty of Domestic Sciences, Otsuma Womens' University **15**: 157–224.
Inoue H. 1980. Revision of the genus *Eupithecia* of Japan, Part 2 (Lepidoptera: Geometridae). Bulletin of the Faculty of Domestic Sciences, Otsuma Womens' University **16**: 153–213.
Juul K. 1948. Nordens Eupithecier. Aarhus: Gravers Andersens Forlag, 147 p., 13 pls.
Lhomme L. 1935. Catalogue des Lépidoptères de France et de Belgique; fam. xviii Geometridae. T. I: Macrolépidoptères (2ème partie). Le Carriol, Douelle (Lot), p. 378–622.
Mabille P. 1868. Énumération monographique des Eupithécies de l'île de Corse (1e partie). Annales de la Société Entomologique de France **7** (4 sér.): 642–658.
Mabille P. 1869. Énumération monographique des Eupithécies de l'île de Corse (2e partie). Annales de la Société Entomologique de France 9 (4 sér.): 64–80.
Mabille P. 1872. Recherches et observations lépidoptèrologiques. Annales de la Société Entomologique de France 2 (5 sér.): 489–502.
Millière P. 1869–1874. Iconographie et description de Chenilles et Lépidoptères inédits. Annales de la Société Linnéenne de Lyon **3** (livraison 23–35): 1–488, pls. 101–148.
Mironov V. 2003. Larentiinae II (Perizomini and Eupitheciini). In: A. Hausmann (ed.). The Geometrid Moths of Europe. Vol. 4. Stenstrup: Apollo Books, 463 p.
Murase M. 2000. Larvae of Geometridae found on the flowers in Wakayama Prefecture II. Yugato **161**: 97–98.
Patočka J. 1996. Die Puppen der mitteleuropäischen Blütenspanner. Dortmunder Beiträge zur Landeskunde **30**: 185–283.
Püngeler R. 1889. Lepidopterologische Mittheilungen aus der Schweiz. Stettiner Entomologische Zeitung **50** (4–6): 143–151.
Sälzl M. 1935. Spanner (XIX. Geometridae). In: C. Metschl, M. Sälzl (eds). Die Schmetterlinge der Regensburger Umgebung. I. Teil Grossschmetterlinge. Deutsche Entomologische Zeitschrift Iris **49**: 58–132.
Seppänen E. J. 1970. Suomen suurperhostoukkien ravintokasvit. Suomen Eläimet, Animalia Fennica **14**: 1–179. Porvoo – Helsinki: Werner Söderström Osakeyhiö.
Valletta A. 1973. The Moths of the Maltese Islands. Malta: Progress Press, 118 p.
Vorbrodt C. 1928. Die Schmetterlinge von Zermatt. Deutsche Entomologische Zeitschrift Iris **42** (1/2): 7–80, 81–130.
Weigt H.-J. 1980. Blütenspanner-Beobachtungen 4 (Lepidoptera, Geometridae). Dortmunder Beiträge zur Landeskunde **14**: 3–83.
Weigt H.-J. 1987. Die Blütenspanner Mitteleuropas (Lepidoptera, Geometridae: Eupitheciini). Teil 1: Biologie der Blütenspanner. Dortmunder Beiträge zur Landeskunde **21**: 5–57.
Weigt H.-J. 1988. Die Blütenspanner Mitteleuropas (Lepidoptera, Geometridae: Eupitheciini). Teil 2: *Gymnoscelis rufifasciata* bis *Eupithecia insigniata*. Dortmunder Beiträge zur Landeskunde **22**: 5–81.

Weigt H.-J. 1990. Die Blütenspanner Mitteleuropas (Lepidoptera, Geometridae: Eupitheciini). Teil 3: *Eupithecia sinuosaria* bis *pernotata*. Dortmunder Beiträge zur Landeskunde **24**: 5–100.
Weigt H.-J. 1991. Die Blütenspanner Mitteleuropas (Lepidoptera, Geometridae: Eupitheciini). Teil 4: *Eupithecia satyrata* bis *indigata*. Dortmunder Beiträge zur Landeskunde **25**: 5–106.
Weigt H.-J. 1993. Die Blütenspanner Mitteleuropas (Lepidoptera, Geometridae: Eupitheciini). Teil 5: *Eupithecia pimpinellata* bis *lanceata*. Dortmunder Beiträge zur Landeskunde **27**: 5–108.
Weigt H.-J. 2006. Blütenspanner erkennen und bestimmen (Lepidoptera, Geometridae: Eupitheciini). Hinweise und Tipps für die Feldarbeit. Dortmunder Beiträge zur Landeskunde **3**: 1–138.

MORPHOLOGY AND BIOLOGY OF THE PREIMAGINAL STAGES OF SOME SPECIES OF THE GENUS *EUPITHECIA* CURT. (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE)

V. G. Mironov

Key words: Lepidoptera, Geometridae, *Eupithecia*, preimaginal stages, morphology, biology.

SUMMARY

The descriptions of morphology and biology of larvae and pupae of 17 Asian species of the genus *Eupithecia* Curt. (Lepidoptera, Geometridae) are given.

УДК 595.754.1(470)

ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ СЕМ. LYGAEIDAE (HETEROPTERA) СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2021 г. А. Н. Зиновьева

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия
e-mail: zinovyeva@ib.komisc.ru, aurika_z@mail.ru

Поступила в редакцию16.12.2019 г.
После доработки 20.08.2020 г.
Принята к публикации 20.08.2020 г.

Приведен аннотированный список 36 видов из 22 родов 7 подсемейств полужесткокрылых сем. Lygaeidae (Heteroptera) северо-востока европейской части России, обобщающий сведения о находках видов в регионе, их зонально-ландшафтном распределении, экологии и общем распространении. Наибольшим числом видов представлено подсем. Rhyparochrominae (24 вида), остальные подсемейства представлены 1–4 видами. Впервые для региона указаны *Ischnodemus sabuleti* (Fallén, 1826), *Geocoris ater* (Fabricius, 1787), *Oxycarenus modestus* (Fallén, 1829), *Gastrodes abietum* Bergroth, 1914, *Pachybrachius luridus* Hahn, 1826, *Peritrechus geniculatus* (Hahn, 1832), *Rhyparochromus phoeniceus* (Rossi, 1794) и *Stygnocoris rusticus* (Fallén, 1807). Основу фауны составляют виды с голарктическим (30 %), трансевразиатским (25 %) и транспалеарктическим (16 %) распространением, по типу широтного простирания ареалов преобладают бореально-субтропические виды (84 %).

Ключевые слова: земляные клопы, фауна, Heteroptera, Lygaeidae, северо-восток европейской части России, новые указания.

DOI: 10.31857/S036714452101007X

Данное сообщение продолжает серию работ по изучению биологического разнообразия полужесткокрылых на северо-востоке европейской части России. Земляные клопы (Heteroptera: Lygaeidae) насчитывают в мировой фауне около 4000 видов из 650 родов, в Сибири и на Дальнем Востоке России отмечено 137 видов из 62 родов 11 подсемейств (Péricart, 2001; Винокуров и др., 2010). Обитают они на почве под растениями и упавшими ветвями, между камнями, в лесной подстилке, на травянистых растениях, в кронах деревьев и кустарников, в шишках. В большинстве своем это олиго- или полифитофаги, питаются ягодами, семенами растений, хищников среди них немного. Первые сведения о нахождении *Nysius groenlandicus* (Zetterstedt, 1838) в Малоземельской тундре опубликованы в середине XX в. (Кириченко, 1960). Спустя десять лет И. М. Кержнером и А. Н. Кириченко были изучены сборы К. Ф. Седых в 1946–1965 гг. и Е. Н. Габовой в 1949–1963 гг. в Ухтинском и западной части Троицко-Печорского районов Коми АССР. Этот материал лег в основу фаунистического списка

клопов Южного Тимана, включающего среди прочих 15 видов лигеид (Кержнер, Седых, 1970). Постепенно К. Ф. Седых расширяет географию находок земляных клопов в Коми, добавляя сведения из Сыктывкара и Печоры (Седых, 1974). В дальнейшем региональный список лигеид был дополнен в ряде таксономических ревизий (Винокуров, 1990; Нейморовец, 2002; Labina, 2003). С 2001 г. нами проводятся фаунистические исследования полужесткокрылых на северо-востоке европейской части России (Зиновьева, 2005а, 2005б, 2007а, 2007б, 2013), за это время собран обширный материал по фауне и экологии Lygaeidae, в связи с чем возникла необходимость обобщения накопленных данных, коллекционных материалов и литературных сведений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Северо-восток европейской части России ограничен на севере побережьем Баренцева моря (69° с. ш.) и включает близлежащие острова, на юге – Северными Увалами (59° с. ш.). Северо-восточная граница региона идет по Полярному Уралу, восточную границу образуют Уральские горы (64° в. д.), западную – Тиманский кряж (48° в. д.). Уральская горная страна в пределах рассматриваемого региона представлена склонами Северного, Приполярного, Полярного Урала и хр. Пай-Хой. Равнинная часть расположена в таежной и тундровой зонах. Первая включает подзоны южной, средней, северной, крайнесеверной тайги и южной лесотундры, вторая – подзоны северной лесотундры, южной и типичной тундры (Юдин, 1954). Северные районы (тундра, лесотундра, частично крайнесеверная тайга и Полярный Урал) лежат в области многолетней мерзлоты. Климат умеренно-холодный и избыточно влажный. Исследования проводили с 2001 по 2019 г. (рис. 1), материал собирали кошением энтомологическим сачком по травянистой и кустарниковой растительности, ручным методом и почвенными ловушками. Обработку материала проводили по общепринятой методике эколого-фаунистических исследований полужесткокрылых (Кержнер, Ячевский, 1964). Помимо собственных сборов изучена коллекция Зоологического института РАН (Санкт-Петербург; ЗИН), учтены также литературные данные (Пучкова, 1956; Кириченко, 1960; Винокуров, 1990; Labina, 2003; Макарова, Макаров, 2006). В аннотированном списке для каждого вида указаны изученный материал, дата и место сбора клопов (пункты сбора соответствуют номерам на рис. 1), имя сборщика (для сборов автора опущено). Сборы К. Ф. Седых и автора хранятся в научном музее Института биологии Коми НЦ УрО РАН (ИБ Коми НЦ, Сыктывкар). Виды, впервые приведенные из региона, отмечены звездочкой (*). Всего изучено свыше 3000 экз. имаго. Распространение видов указано согласно каталогам (Péricart, 2001; Винокуров и др., 2010). Сходство фаун по видовому составу (присутствие / отсутствие вида) определено с помощью индекса Чекановского–Сёренсена ($I_{C–S}$). В работе указываются следующие местонахождения: 1 – Малоземельская тундра (Винокуров, 1990); 2 – о. Долгий (Макарова, Макаров, 2006); 3 – оз. Большой Харбей; 4 – г. Воркута; 5 – пос. Советский; 6 – ж.-д. ст. Полярный Урал; 7 – северо-западный склон горы Сланцевая; 8 – восточные отроги хр. Рай-Из; 9 – ж.-д. ст. Сейда; 10 – памятник природы «У фермы Юнь-Яга»; 11 – устье р. Сарёда (приток р. Тобыш); 12 – с. Усть-Цильма; 13 – заказник «Небеса-Нюр»; 14 – заказник «Надпойменный»; 15 – г. Усинск; 16 – заказник «Понью-Заостренная»; 17 – заказник «Адак»; 18 – заказник «Уса-Юньягинское»; 19 – заказник «Удорский», пойма р. Нижняя Пузла; 20 – заказник «Пижемский»; 21 – заказник «Белая Кедва»; 22 – пос. Том, заказник «Лэньюнюр»; 23 – пос. Путеец; 24 – г. Печора; 25 – пос. Кедровый Шор; 26 – Северо-восточные отроги хр. Сабля, правый берег р. Войвож-Сыня; 27 – хр. Малды-Нырд, правый берег р. Балбанью; 28 – гора Неройка; 29 – пос. Междуреченск; 30 – пос. Селэгвож; 31 – заказник «Чутьинский»; 32а – пос. Водный; 32б – г. Ухта; 33 – пос. Ярега; 34 – дер. Лемты; 35 – хр. Щука-Ель-Из; 36 – гора Макар-Из; 37 – хр. Яны-Пупу-Нёр; 38 – заказник «Уньинский», памятник природы «Чамейный плёс»; 39 – пос. Якша; 40 – пос. Знаменка; 41 – пос. Нижняя Омра; 42 – дер. Гришестав; 43 – пос. Синдор; 44 – ж.-д. ст. Тракт, заказник «Болото без названия»; 45 – г. Микунь; 46а – с. Ляли; 46б – с. Серегово; 47 – заказник «Белый»; 48 – дер. Малая Слуда; 49 – дер. Красная; 50 – заказник «Белоярский»; 51 – пос. Собино; 52 – с. Корткерос; 53а – г. Эжва; 53б – г. Сыктывкар; 54 –

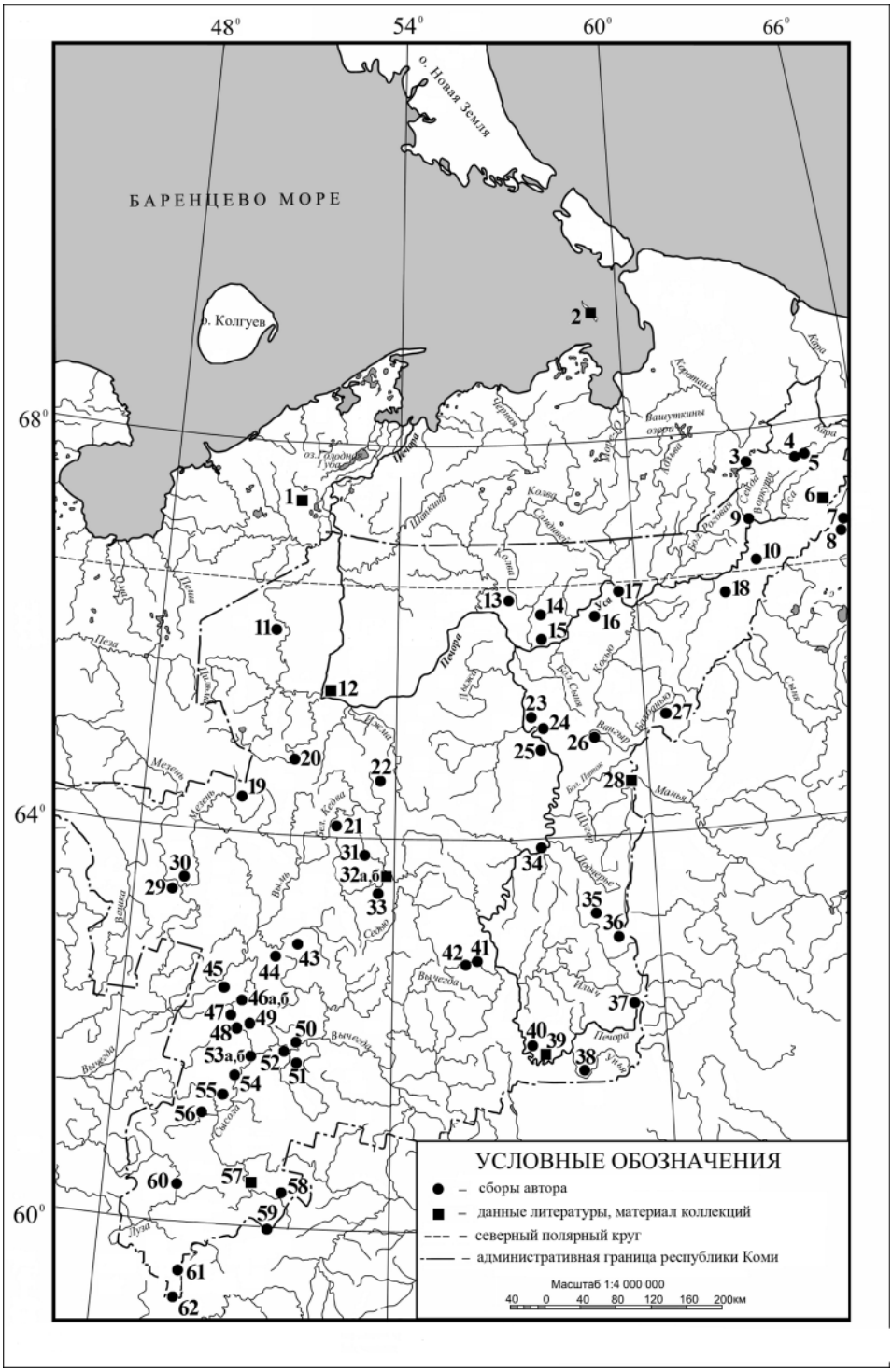

Рис. 1. Карта района исследований с указанием мест сборов.

с. Пажга; 55 – пос. Ёльбаза; 56 – пос. Визиндор; 57 – с. Койгородок; 58 – пос. Кажым; 59 – дер. Турубановская, пойма р. Кобра; 60 – с. Объячево; 61 – с. Гурьевка; 62 – с. Прокопьевка.

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ СЕМ. LYGAEIDAE СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Сем. **LYGAEIDAE**

Подсем. ORSILLINAE

Nithecus jacobaeae (Schilling, 1829).

Материал. **19:** 7.VIII.2011, 1 экз. **20:** 20.VII.2006, 4 экз. **21:** 18.VII.2005, 9 экз. **22:** 11.VII.2009, 2 экз. **30:** 26.VI.2005, 7 экз. **32б:** 8.VIII.1980 (К. Ф. Седых), 1 экз. **38:** 10.VIII.2006, 1 экз. **39:** 13 и 21.VII.1976, 2 экз.; 19.VII.1981 (К. Ф. Седых), 2 экз. **40:** 27.VII.2005, 1 экз. **41:** 24.VII.2005, 2 экз.; 17.VIII.2009, 1 экз. **43:** 4.VII.2010, 6 экз. **44:** 8.VII.2010, 3 экз. **46а:** 20.VII.2005, 3 экз. **53б:** 2.VIII.2005, 2 экз. **55:** 13.VIII.2005, 2 экз. **56:** 13.VIII.2005, 2 экз. **57:** без даты (К. Ф. Седых), 2 экз. **58:** 4–19.VII.2004, 16 экз. **59:** 18.VIII.2011, 3 экз. **60:** 16 и 22.VII.1978 (К. Ф. Седых), 2 экз.

Биология. В регионе встречается в подзонах южной, средней и северной тайги. Заселяет пойменные луга, поляны, лесные опушки. Хортобионт, на травянистых растениях и под ними. Отмечен на растениях семейств Asteraceae и Fabaceae.

Распространение. Трансевразиатский бореально-суббореальный вид.

Nysius ericae ericae (Schilling, 1829).

Материал. **32б:** 24.IX.1970 (К. Ф. Седых), 5 экз. **58:** 16.VII.2004, 1 экз.

Распространение. Транспалеарктический бореально-субтропический подвид.

Nysius ericae groenlandicus (Zetterstedt, 1838).

Макарова, Макаров, 2006 (**2**).

Материал. **3:** 30.VII.2009, 1 экз. **4:** 29–30.VII.2008, 3 экз. **5:** 31.VII.2005, 1 экз. **7:** 25.VII.2017, 1 экз. **8:** 27.VII.2017, 2 экз. **13:** 12.VIII.2008, 3 экз. **17:** 27.VII.2018, 1 экз. **27:** 8.VIII.2017, 1 экз. **28:** 4–5.VIII.1988 (А. Ю. Малозёмов), 1 экз. (ЗИН).

Примечание. Указание *N. ericae groenlandicus* для Удорского р-на Республики Коми (Зиновьева, 2007а, 2007б) относится к *N. thymi*.

Биология. Встречается в подзоне южной тундры и в горных районах Полярного и Приполярного Урала, местами заходит в крайнесеверную тайгу. Обычен на травянистых растениях и в детрите, в Воркуте обнаружен на *Matricaria recutita* и *Papaver lapponicum jugoricum*, в горной тундре Полярного Урала собран на мохово-лишайниковой подушке среди зарослей *Betula nana*. На о. Долгий найден в «лугоподобных местообитаниях» на склонах песцового норовища, предпочитает наиболее дренированные и прогреваемые участки луговой растительности (Макарова, Макаров, 2006).

Распространение. Голарктический аркто-монтанный вид.

Nysius thymi thymi (Wolff, 1804).

Материал. **11:** 16.VIII.2009, 2 экз. **21:** 11.VII.2005, 3 экз. **30:** 23.VI.2005, 1 экз. **32а:** 14 и 25.VII.1964 (К. Ф. Седых), 3 экз. **33:** 22.VII.2005, 1 экз. **40:** 27.VII.2005, 8 экз. **41:** 23–24.VII.2005, 5 экз. **46а:** 1.VII.1999, 1 экз. **46б:** 20.VII.2005, 11 экз. **48:** 10.VII.2010, 3 экз. **52:** 25–28.VIII.1978

(К. Ф. Седых), 3 экз. **56:** 13.VIII.2005, 5 экз. **58:** 16.VII–13.VIII.2004, 14 экз. **59:** 16–18.VIII.2011, 6 экз. **60:** 11.VIII.2005, 1 экз. **61:** 9.VIII.2005, 12 экз.

Биология. Населяет таежную зону региона. Хортобионт, на мелкозлаковых и разнотравно-мелкотравных лугах, встречается также в поймах рек, в березняках. Питается семенами растений. Зимует имаго.

Распространение. Голарктический бореально-субтропический вид.

Подсем. ISCHNORHYNCHINAE

Kleidocerys resedae resedae (Panzer, 1797).

Материал. **19:** 6.VIII.2011, 2 экз. **37:** 1.VII.2002, 6 экз. **38:** 6–8.VIII.2006, 5 экз. **53а:** 18.V.2011, 1 экз. **58:** 21.VII.2004, 1 экз. **59:** 18.VIII.2011, 4 экз. **60:** 5.VI.2004, 1 экз. **61:** 31.V.2011, 1 экз.

Биология. Населяет таежную зону региона. Встречается в березняках, елово-березовых и елово-березово-пихтовых лесах, на окраинах болот на *Betula pubescens* и *Alnus incana*. Зимует имаго под корой деревьев, в подстилке. Перезимовавшие имаго встречаются в мае – начале июня. По сведениям Л. В. Пучковой (1956), самка приклеивает яйца к летучкам семян березы в июне–июле.

Распространение. Голарктический бореально-субтропический вид.

Подсем. CYMINAE

Cymus aurescens Distant, 1883.

Материал. **59:** 18.VIII.2011, 4 экз. **62:** 26.V.2005, 4 экз.

Биология. Обнаружен в подзоне южной тайги на пойменных лугах на *Carex* sp. Зимует имаго.

Распространение. Трансевразиатский бореально-субтропический вид.

Cymus glandicolor Hahn, 1832.

Материал. **19:** 3.VIII.2011, 3 экз. **21:** 16.VII.2005, 3 экз. **29:** 22.VI.2005, 1 экз. **30:** 11.VI.2005, 1 экз. **32б:** 15.VI.1968, 1 экз.; 19.VII.1968 (К. Ф. Седых), 1 экз. **37:** 18.VII.2002, 1 экз. **38:** 12.VIII.2006, 1 экз. **41:** 24.VII.2005, 1 экз. **42:** 22.VII.2005, 2 экз. **51:** 26.VI.1978 (К. Ф. Седых), 2 экз. **53б:** 27.V.1973, 6 экз.; 29.V.1973, 7 экз.; 9.VI.1973, 2 экз.; 7.VI.1978 (Е. Н. Габова), 1 экз. (ИБ Коми НЦ). **55:** 27.V.2005, 1 экз. **56:** 27.V.2005, 1 экз. **58:** 20–22.VI.2004, 23 экз. **59:** 18.VIII.2011, 1 экз. **60:** 11.VIII.2005, 4 экз. **61:** 24.V.2005, 4 экз.; 9.VIII.2005, 1 экз.; 2.VI.2011, 1 экз. **62:** 26.V.2005, 6 экз.

Биология. Отмечен в подзонах южной, средней и северной тайги. Населяет пойменные луга, осоково-сфагновые болота, встречается вдоль рек, стариц, озер, обитает на *Carex* spp. По данным Л. В. Пучковой (1956), самка откладывает яйца за пластинки свернутых трубкой молодых листьев осок, а также на их стебли и колоски. Зимует имаго.

Распространение. Трансевразиатский бореально-субтропический вид.

Подсем. BLISSINAE

***Ischnodemus sabuleti** (Fallén, 1826).

Материал. **61:** 24.V.2008, 2 экз. **62:** 15.VI.2017, 1 экз.

Биология. На пойменных злаково-разнотравных лугах. Обитает за влагалищами листьев злаков или на земле под злаками (*Elymus* sp. и другие) (Кержнер, Ячевский, 1964).

Распространение. Транспалеарктический бореально-субтропический вид.

Подсем. GEOCORINAE

***Geocoris ater** (Fabricius, 1787).

Материал. **57:** 28.VIII.1978 (К. Ф. Седых), 1 экз.

Распространение. Трансевразиатский бореально-субтропический вид.

Geocoris dispar (Waga, 1839).

Материал. **53а:** (без даты и имени сборщика), 1 экз.

Биология. На земле под растениями и камнями (Кержнер, Ячевский, 1964). Самки откладывают яйца во второй половине июля – августе на растительные остатки, листья и стебли приземных, предпочтительно опушенных частей растений, зимуют яйца (Пучкова, 1956).

Распространение. Европейско-сибирский (на восток до Прибайкалья) бореально-суббореальный вид.

Geocoris lapponicus Zetterstedt, 1838.

Материал. **15:** 12.VIII.2008, 1 экз. **32б:** 2.VIII.1956 (К. Ф. Седых), 1 экз. **39:** 13.VII.1981 (К. Ф. Седых), 1 экз. **57:** 12.VIII.1978 (К. Ф. Седых), 1 экз.

Биология. Широко распространен в таежной зоне региона, обычен под различными растениями. Хищник, охотится на мелких насекомых и их личинок, может питаться соком растений.

Распространение. Трансевразиатский бореально-субтропический вид.

Подсем. OXYCARENINAE

***Oxycarenus modestus** (Fallén, 1829).

Материал. **30:** 13.VI.2005, 1 экз. **53а:** 10.VIII.1953 (Е. Н. Габова), 1 экз. (ИБ Коми НЦ). **57:** 14.VI.1980 (К. Ф. Седых), 1 экз.

Биология. В соплодиях («шишках») ольхи (Кержнер, Ячевский, 1964).

Распространение. Западно-центральноевразиатский бореально-субтропический вид, отмечен в Европе, Турции, Юго-Западном Китае.

Philomyrmex insignis R. F. Sahlberg, 1848.

Материал. **30:** 13.VI.2005, 1 экз. **32б:** 14.V.1957 (К. Ф. Седых), 1 экз.

Б и о л о г и я. Обнаружен в подстилке соснового леса. Обитает в шишках сосны (Кержнер, Ячевский, 1964).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Трансевразиатский бореально-суббореальный вид.

Подсем. RHYPAROCHROMINAE

Drymus brunneus brunneus (R. F. Sahlberg, 1848).

М а т е р и а л. **16:** 21.VI.2010, 1 экз. **17:** 23.VII.2018, 1 экз. **19:** 7.VIII.2011, 2 экз. **23:** 30.VIII.2002, 3 экз. **31:** 18–25.VI.2005, 1 экз. **38:** 10.VIII.2006, 2 экз. **45:** 8–10.VII.2004, 5 экз. **46б:** 5.VIII.2001, 1 экз. **53а:** 13.IX.2010, 1 экз.

Б и о л о г и я. В лесной подстилке или в детрите под растениями. Питается опавшими семенами, соком прикорневых частей растений. Самка откладывает яйца по одному или группами по 2–5 на почву или под растительные остатки (Пучкова, 1956). Зимует имаго.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Голарктический бореально-субтропический вид.

Drymus sylvaticus (Fabricius, 1775).

М а т е р и а л. **32б:** 6.VI.1965 (К. Ф. Седых),1 экз. **52:** 25.VIII.1978 (К. Ф. Седых), 1 экз. **56:** 27.V.2005, 1 экз. **58:** 20.VI.2004, 1 экз. **60:** 5.VI.2004, 1 экз.

Б и о л о г и я. Среди растительного опада, на пойменных и суходольных лугах. Питается опавшими семенами *Rumex acetosella*, *Urtica dioica*, *Capsella bursa-pastoris*, *Stellaria media.* Зимует имаго.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Европейско-сибиро-центральноазиатский бореально-субтропический вид.

Eremocoris abietis (Linnaeus, 1758).

М а т е р и а л. **9:** 21.VI.1965 (К. Ф. Седых), 1 экз. **17:** 23.VII.2018, 1 экз. **24:** 6.IX.2008, 2 экз. **26:** 10.VII.2006, 2 экз. **29:** 14.IV.2005, 3 экз. **32б:** 20.VI.1963 (К. Ф. Седых), 1 экз. **35:** 3–9.VII.2006, 3 экз. **36:** 16.VII.2007, 3 экз. **37:** 23.VII.2002, 1 экз. **45:** 8.VII.2004, 1 экз. **47:** 26.V–2.VI.2010, 1 экз. **49:** 26.IX.2010, 1 экз. **53а:** 18.VI.2007, 2 экз. **58:** 20–22.IV.2004, 4 экз.

Б и о л о г и я. Встречается в подзонах средней, северной, крайнесеверной тайги, в лесотундре. Живет в подстилке, преимущественно в хвойных лесах (ельниках, сосняках, пихтарниках). Южнее встречается в смешанных и лиственных лесах (Нейморовец, 2002). Питается опавшими семенами *Alnus incana*, *Betula pubescens*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Транспалеарктический бореально-субтропический вид.

Eremocoris plebejus plebejus (Fallén, 1807).

М а т е р и а л. **47:** 26.V–2.VI.2010, 2 экз. **49:** 21.IX.2010, 2 экз. **58:** 22.VI.2004, 1 экз.

Б и о л о г и я. В подстилке елово-березового леса, в сосняках лишайниковых.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Трансевразиатский бореально-субтропический вид. Подвид встречается в лесной зоне европейской части России и в Северном Казахстане (Нейморовец, 2002).

***Gastrodes abietum** Bergroth, 1914.

М а т е р и а л. **53а:** 24.V.2006, 1 экз.

Б и о л о г и я. В елово-березовых и елово-березово-пихтовых лесах, обитает в шишках ели.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Европейско-сибирский бореально-суббореальный вид.

Gastrodes grossipes grossipes (De Geer, 1773).

М а т е р и а л. **32б:** 15–20.V.1975 (К. Ф. Седых), 2 экз. **37:** 1.VII.2002, 1 экз. **53а:** 6.VIII.2010, 1 экз. **58:** 14.VIII.2004, 1 экз.

Б и о л о г и я. Широко распространен в таежной зоне, встречается под корой, на ветках и в шишках сосны и пихты. Зимует имаго.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Транспалеарктический бореально-субтропический вид.

Scolopostethus pilosus Reuter, 1875.

М а т е р и а л. **35:** 13.VII.2006, 1 экз. **54:** 28.V.2005, 1 экз. **62:** 15.VI.2017, 1 экз.

Б и о л о г и я. На разнотравных лугах среди растительного детрита. Питается семенами растений. Яйца откладывает во влажную, но не мокрую подстилку (Пучкова, 1956).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Западно-центральнопалеарктический бореально-субтропический вид.

Scolopostethus thomsoni Reuter, 1875.

М а т е р и а л. **22:** 11.VII.2009, 1 экз. **26:** 10.VII.2006, 2 экз. **32а:** 16.VII.1964, 1 экз.; 21.VIII.1964 (К. Ф. Седых), 1 экз. **33:** 22.VII.2005, 1 экз. **35:** 7.VII.2006, 5 экз. **36:** 28.VII.2007, 1 экз. **37:** 30.VI.2002, 2 экз. **41:** 21.VII.2005, 1 экз. **53а:** 25.VII.2018, 1 экз. **54:** 28.V.2005, 1 экз. **58:** 30.VI.2004, 1 экз. **59:** 18.VIII.2011, 2 экз.

Б и о л о г и я. Широко распространен в таежной зоне региона, встречается в траве, среди листвы. Питается опавшими семенами *Betula pubescens*, *Urtica dioica*, *Capsella bursa-pastoris*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Голарктический бореально-субтропический вид.

Pterotmetus staphyliniformis (Schilling, 1829).

М а т е р и а л. **58:** 5.VII.2004, 1 экз. **59:** 18.VIII.2011, 1 экз.

Б и о л о г и я. Встречается на злаках, отмечен также на плодах *Fragaria vesca*. Зимует имаго.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Трансевразиатский бореально-субтропический вид.

Trapezonotus arenarius arenarius (Linnaeus, 1758).

М а т е р и а л. **30:** 20.VI.2005, 1 экз. **32а:** 13.VII.1964 (К. Ф. Седых), 1 экз. **32б:** 19.V.1968 (К. Ф. Седых), 1 экз. **52:** 25.VIII.1978, 1 экз. **57:** 1.VI.1980 (К. Ф. Седых), 1 экз.

Б и о л о г и я. На земле под растениями. Питается опавшими семенами *Solidago vulgaurea*, *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum nigrum*. Зимует имаго.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Европейско-сибиро-центральноазиатский бореально-субтропический вид.

Trapezonotus desertus Seidenstücker, 1951.

Винокуров, 1990 (**1**).

М а т е р и а л. **6:** 22.VI.1965 (К. Ф. Седых), 1 экз. **8:** 7.VII.2018, 2 экз. **12:** 17.VII.1905 (А. В. Журавский), 1 экз. (ЗИН). **37:** 29.VI.2002, 1 экз. **53б:** 5.VI.1958, 2 экз.

П р и м е ч а н и е. Указание для Печоро-Илычского заповедника *Trapezonotus anorus* (Зиновьева, 2003) относится к *T. desertus.*

Б и о л о г и я. Широко распространен в регионе, отмечен в подзонах средней и северной тайги, в подзоне южной тундры, на Полярном и Северном Урале. Встречается на поверхности почвы среди растений и камней. Питается семенами растений.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Голарктический бореально-субтропический вид.

Megalonotus antennatus (Schilling, 1829).

М а т е р и а л. **32б:** 9.V.1965 (К. Ф. Седых), 1 экз. **53б:** 7.VIII.2007, 1 экз. **58:** 23.VI.2004, 1 экз. **59:** 18.VIII.2011, 1 экз. **61:** 2.VI.2011, 1 экз.

Б и о л о г и я. В подстилке и на земле под растениями. Питается опавшими семенами растений. Зимует имаго.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Трансевразиатский бореально-субтропический вид.

Megalonotus chiragra (Fabricius, 1794).

М а т е р и а л. **34:** 18.VIII.2008, 1 экз. **53б:** 7.VIII.2007, 1 экз. **58:** 22.VI.2004, 2 экз. **59:** 18.VIII.2011, 1 экз. **61:** 24.V.2008, 1 экз.

Б и о л о г и я. На пойменных и суходольных лугах среди детрита. Питается опавшими семенами растений. Самки откладывают яйца в конце мая – июне, помещая их среди мха, растительного детрита и в верхнем слое почвы. Зимует имаго (Пучкова, 1956).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Западно-центральнопалеарктический бореально-субтропический вид.

Sphragisticus nebulosus (Fallén, 1807).

М а т е р и а л. **12:** без даты (А. В. Журавский), 1 экз. (ЗИН). **32а:** 30.IV.1962 (К. Ф. Седых), 1 экз.

Б и о л о г и я. Встречается на лугах среди детрита. Питается семенами растений. Зимуют имаго, яйца откладывают на почву или в трухлявую сердцевину остатков стеблей (Пучкова, 1956).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Голарктический бореально-субтропический вид.

Ligyrocoris sylvestris (Linnaeus, 1758).

М а т е р и а л. **8:** 29.VII.2017, 3 экз. **10:** 3.VIII.2008, 7 экз. **11:** 12–16.VIII.2009, 10 экз. **12:** без даты (А. В. Журавский), 1 экз. (ЗИН). **13:** 13.VIII.2008, 3 экз. **14:** 11.VIII.2008, 5 экз. **18:** 6.VIII.2008, 6 экз. **24:** 23.VII.2008, 1 экз. **32б:** 25.VII.1954 (К. Ф. Седых), 1 экз. **34:** 30.VII.2008, 2 экз. **37:** 7.VII.2008, 4 экз. **38:** 4.VIII.2006, 1 экз. **39:** 12.VII.1981 (К. Ф. Седых), 1 экз. **41:** 19.VIII.2009, 1 экз. **44:** 7.VII.2010, 1 экз. **50:** 18.VII.2001, 2 экз. **53б:** 2.VIII.2005, 1 экз. **58:** 31.VII.2004, 1 экз. **62:** 8.VIII.2005, 1 экз.

Б и о л о г и я. Широко распространен в таежной зоне, лесотундре, на Полярном и Северном Урале. В северных районах обычен на бугристых болотах, в центральных и южных районах – на пойменных разнотравных лугах, в травянистых ельниках. Питается соком ягод *Rubus chamaemorus* и семенами растений. Зимует имаго.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Голарктический бореально-субтропический вид.

Pachybrachius fracticollis (Schilling, 1829).

М а т е р и а л. **58:** 20.VI.2004, 1 экз.

Б и о л о г и я. Встречается на заболоченных лугах (Кержнер, Ячевский, 1964). Самка откладывает яйца во влажных биотопах в мокрые скопления растительного детрита у водоемов и на мшистых берегах (Пучкова, 1956).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Голарктический бореально-субтропический вид.

***Pachybrachius luridus** Hahn, 1826.

М а т е р и а л. **58:** 20.VI.2004, 1 экз.

Б и о л о г и я. Отмечен в подзоне средней тайги на пойменном злаково-разнотравном лугу.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Амфиевразиатский бореально-суббореальный вид, отмечен в Европе, на юге Дальнего Востока России, в северо-восточной части Китая, в Северной и Южной Корее и в Японии (Pericart, 2001; Винокуров и др., 2010).

***Peritrechus geniculatus** (Hahn, 1832).

М а т е р и а л. **25:** 4.IX.2005, 1 экз. **37:** 30.VI.2002, 1 экз. **54:** 13.VIII.2005, 3 экз. **58:** 22.VI.2004, 8 экз. **59:** 18.VIII.2011, 2 экз. **60:** 11.VIII.2005, 1 экз.

П р и м е ч а н и е. Указание *Peritrechus nubilus* для региона (Зиновьева, 2005а, 2005б, 2007б) относится к *P. geniculatus*.

Б и о л о г и я. Питается соком прикорневых частей растений и опавшими семенами. Зимует имаго.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Западно-центральнопалеарктический бореально-субтропический вид.

***Rhyparochromus phoeniceus** (Rossi, 1794).

М а т е р и а л. **58:** 5.VII.2004, 1 экз.

Б и о л о г и я. Отмечен в подзоне средней тайги на мятликовом лугу.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Западнопалеарктический бореально-субтропический вид.

Rhyparochromus pini (Linnaeus, 1758).

М а т е р и а л. **26:** 10.VII.2006, 1 экз. **30:** 11 и 20.VI.2005, 2 экз. **32б:** 30.IV.1962 (К. Ф. Седых), 1 экз. **35:** 13.VII.2006, 6 экз. **50:** 29.VI.2001, 1 экз. **53б:** 30.IV.1960, 1 экз.; 14 и 23.V.1962, 2 экз.; 16.VI.1978 (Е. Н. Габова), 1 экз. (ИБ Коми НЦ). **56:** 27.V.2005, 1 экз. **58:** 5.VII.2004, 1 экз. **60:** 11.VIII.2005, 1 экз. **62:** 8.VIII.2005, 1 экз.

Биология. На земле под растениями и камнями, среди детрита, в ельниках-черничниках, смешанных елово-пихтовых и елово-пихтово-березовых лесах, на разнотравных лугах. Питается семенами *Urtica dioica*, *Rumex acetosa*. Зимуют имаго, собираясь группами под разные укрытия, яйца откладывают в конце мая – июне.

Распространение. Транспалеарктический бореально-субтропический вид.

Acompus rufipes (Wolff, 1804).

Материал. **16:** 21.VI.2010, 1 экз. **26:** 29.VI.2006, 1 экз. **30:** 13.VI.2005, 3 экз. **32б:** 15.V.1979 (К. Ф. Седых), 1 экз. **37:** 1.VII.2002, 1 экз. **51:** 24.VI.1978, 1 экз. **58:** 21.VI.2004, 2 экз. **60:** 5.VI.2004, 6 экз. **62:** 26.V.2005, 7 экз.

Примечание. Указание для региона *Acompus pallipes* (Зиновьева, 2007а) относится к *A. rufipes*.

Биология. В лесной подстилке или растительном детрите, на мелкозлаковых, крупнозлаковых, разнотравно-мелкотравных лугах. Зимуют имаго, в мае–июне спариваются, яйца откладывают в чашечки валерианы (*Valeriana* sp.) (Пучкова, 1956).

Распространение. Транспалеарктический бореально-субтропический вид.

Stygnocoris fuligineus (Geoffroy, 1785).

Материал. **58:** 20.VI.2004, 1 экз. **60:** 11.VIII.2005, 1 экз.

Биология. На разнотравных лугах, опушках смешанного леса.

Распространение. Западнопалеарктический бореально-субтропический вид.

***Stygnocoris rusticus** (Fallén, 1807).

Материал. **41:** 19.VIII.2009, 3 экз. **54:** 13.VIII.2005, 6 экз. **58:** 31.VII.2004, 2 экз. **60:** 11.VIII.2005, 1 экз.

Биология. На лугах; предпочитает хорошо прогреваемые биотопы, обочины дорог. Личинки часто поднимаются на растения *Ranunculus* sp., *Rumex acetosella*. Яйца склеены между собой не растворяющейся в воде прозрачной массой в рыхлые кучки. Зимуют яйца (Пучкова, 1956).

Распространение. Голарктический бореально-субтропический вид.

Stygnocoris sabulosus (Schilling, 1829).

Labina, 2003 (**12**).

Материал. **19:** 4.VIII.2011, 1 экз. **32а:** 18.VIII.1964 (К. Ф. Седых), 2 экз. **32б:** 23.VIII.1983 (К. Ф. Седых), 1 экз. **60:** 11.VIII.2005, 1 экз.

Биология. На пойменных лугах. Имаго встречаются в конце июля – августе.

Распространение. Голарктический бореально-субтропический вид.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили расширить сведения о составе фауны клопов-лигеид на северо-востоке европейской части России, где с учетом литературных данных выявлено 36 видов из 22 родов 7 подсемейств. Впервые для региона указаны

Ischnodemus sabuleti, *Geocoris ater*, *Oxycarenus modestus*, *Gastrodes abietum*, *Pachybrachius luridus*, *Peritrechus geniculatus*, *Rhyparochromus phoeniceus* и *Stygnocoris rusticus*. В составе фауны преобладает подсем. Rhyparochrominae, насчитывающее 24 вида, остальные подсемейства представлены небольшим числом видов: Orsillinae – 4, Geocorinae – 3, Cyminae и Oxycareninae – по 2, Blissinae – 1. Указание для Коми *Microplax interrupta* (Зиновьева, 2007а) основано на ошибочном определении.

Для выявления особенностей региональной фауны мы сравнили полученные данные с имеющимися в литературе сведениями по лигеидам сопредельных территорий (Шернин, 1974; Винокуров и др., 2010; Козьминых, 2019). Фауна земляных клопов северо-востока европейской части России наиболее сходна с фауной лигеид Кировской обл. ($I_{C–S}$ = 74 %) и Пермским краем ($I_{C–S}$ = 68 %), меньше сходство с лигеидофауной Тюменской обл. ($I_{C–S}$ = 63 %), что объясняется наличием в Западной Сибири восточнопалеарктических и степных видов (*Geocoris itonis* Horv., *Lygaeosoma sibiricum* Seid., *Lygaeus simulans* Deck. и др.). Зональное распределение Lygaeidae неравномерно, подавляющее большинство клопов (35 видов) обитает в таежной зоне, и лишь два вида, *Trapezonotus desertus* и *Nysius ericae groenlandicus*, встречаются в южной тундре. Разнообразие земляных клопов снижается в северном направлении. Наиболее полно изучена фауна полужесткокрылых в подзоне средней тайги, где отмечено 34 вида земляных клопов. В подзоне южной тайги выявлено 23 вида, при дальнейших исследованиях там возможно обнаружение еще 13 видов (виды рода *Geocoris*, *Oxycarenus modestus*, *Drymus sylvaticus*, *Gastrodes abietum*, *Scolopostethus pilosus* и др.), встречающихся на южной границе средней тайги и известных в фауне Кировской обл. В подзонах северной и крайнесеверной тайги зарегистрировано 14 и 10 видов. В таежной зоне региона широко распространены *Nithecus jacobaeae*, *Nysius thymi*, *Kleidocerys resedae*, *Cymus glandicolor*, *Drymus brunneus*, *Scolopostethus thomsoni*, *Sphragisticus nebulosus*, *Rhyparochromus pini*, *Acompus rufipes*. В таежной зоне и лесотундре встречаются *Eremocoris abietis* и *Ligyrocoris sylvestris*. В таежной зоне и южной тундре отмечен *Trapezonotus desertus*. В лесотундре, на плакорах южной тундры, в горных районах Полярного и Приполярного Урала обычен *Nysius ericae groenlandicus*. В северной тундре исследования не проводили. Фауна полужесткокрылых сем. Lygaeidae северо-востока европейской части России образована широко распространенными бореально-субтропическими (84 %) и бореально-суббореальными (13 %) видами с голарктическим (30 %), трансевразиатским (25 %) и транспалеарктическим (16 %) типами ареалов. Доли видов с западно-центральнопалеарктическим (8 %), западнопалеарктическим (5 %), европейско-сибирским (5 %), европейско-сибиро-центральноазиатским (5 %), западно-центральноазиатским (3 %) и амфиевразиатским (3 %) распространением невелики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность Н. Н. Винокурову (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск) и В. В. Нейморовцу (Всероссийский институт защиты растений РАН, С.-Петербург) за проверку правильности определения некоторых видов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы НИР «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского Северо-Востока России»

(№ гос. регистрации АААА-А17-117112850235-2), работа с коллекцией ЗИН проведена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-00464-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Винокуров Н. Н. 1990. Полужесткокрылые рода *Trapezonotus* (Heteroptera, Lygaeidae) фауны СССР и Монголии. Насекомые Монголии, вып. 11. Л.: Наука, с. 70–90.

Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В., Голуб В. Б. 2010. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) азиатской части России. Новосибирск: Наука, 320 с.

Зиновьева А. Н. 2003. Клопы (Hemiptera) Печоро-Илычского заповедника. В кн.: Т. К. Головко и др. (редакторский коллектив). Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов X молодежной научной конференции. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, с. 86–88.

Зиновьева А. Н. 2005а. Таксономическая структура и биотопическое распределение клопов (Heteroptera) Койгородского района Республики Коми. В кн.: Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): материалы конференции 26–30 сентября 2005 г. Ч. 1. (А–Л). Петрозаводск: Издательство Петрозаводского государственного университета, с. 135–138.

Зиновьева А. Н. 2005б. О фауне и экологии полужесткокрылых (Heteroptera) горной части Печоро-Илычского заповедника. В кн.: А. И. Таскаев (отв. ред.). Труды Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, с. 129–133 (Труды Печоро-Илычского заповедника, вып. 14).

Зиновьева А. Н. 2007а. Фауна и экология полужесткокрылых (Heteroptera) Удорского района Республики Коми. В кн.: А. И. Таскаев (отв. ред.). Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов Тринадцатой молодежной научной конференции. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, с. 94–97.

Зиновьева А. Н. 2007б. К познанию фауны наземных полужесткокрылых (Heteroptera) подзоны средней тайги Республики Коми. В кн.: М. М. Долгин (отв. ред.). Беспозвоночные европейского Северо-Востока России. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, с. 144–182 (Труды Коми научного центра УрО РАН, № 183).

Зиновьева А. Н. 2013. Фауна полужесткокрылых (Heteroptera) окрестностей озер Харбейской системы (Большеземельская тундра). Известия Коми научного центра УрО РАН **1** (13): 43–49. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18974309

Кержнер И. М., Седых К. Ф. 1970. К фауне полужесткокрылых Hemiptera (Heteroptera) Южного Тимана. Известия Коми филиала географического общества СССР **3** (13): 95–100.

Кержнер И. М., Ячевский Т. Л. 1964. Отряд Hemiptera (Heteroptera) – полужесткокрылые, или клопы. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР в 5 томах. Т. 1. Низшие, древнекрылые, с неполным превращением. М.; Л.: Наука, с. 655–845.

Кириченко А. Н. 1960. Настоящие полужесткокрылые (Heteroptera) восточного сектора арктической Евразии. Энтомологическое обозрение **39** (3): 617–628.

Козьминых В. О. 2019. Список клопов (Heteroptera) Пермской губернии, Пермского края и Свердловской области. Фауна Урала и Сибири **2**: 32–60. doi: 10.24411/2411-0051-2019-10203

Макарова О. Л., Макаров К. В. 2006. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) арктического острова Долгий (Баренцево море). Зоологический журнал **85** (6): 702–711.

Нейморовец В. В. 2002. Виды рода *Eremocoris* Fieber (Heteroptera, Lygaeidae) России и сопредельных стран. Энтомологическое обозрение **81** (3): 666–683. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9289571

Пучкова Л. В. 1956. Яйца настоящих полужесткокрылых (Hemiptera-Heteroptera). II. Lygaeidae. Энтомологическое обозрение **35** (2): 262–284.

Седых К. Ф. 1974. Отряд полужесткокрылые, или клопы – Hemiptera. В кн.: Н. А. Остроумов (ред.). Животный мир Коми АССР. Беспозвоночные. Сыктывкар: Коми книжное издательство, 121 с.

Шернин А. И. 1974. Отряды: Heteroptera – полужесткокрылые, Thysanoptera – трипсы. В кн.: А. И. Шернин (отв. ред.). Животный мир Кировской области. Т. 2. Киров: Кировский государственный педагогический институт имени В. И. Ленина, с. 77–110.

Юдин Ю. П. 1954. Производительные силы Коми АССР. Растительный мир. Т. 3, ч. 1. М.; Л.: Издательство АН СССР, с. 332–360.

Labina E. S. 2003. Species of the genus *Stygnocoris* from Russia and adjacent countries (Heteroptera: Lygaeidae). Zoosystematica Rossica **12** (1): 109–115. https://www.zin.ru/journals/zsr/content/2003/zr_2003_12_1_Labina.pdf

Péricart J. 2001. Family Lygaeidae Schilling, 1829 – Seed-bugs. In: B. Aukema, Ch. Rieger (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 4. Amsterdam: The Netherlands Entomological Society, p. 35–220.

THE SEED BUGS (HETEROPTERA, LYGAEIDAE) OF THE NORTH-EAST OF EUROPEAN PART OF RUSSIA

A. N. Zinovyeva

Key words: seed bugs, fauna, Heteroptera, Lygaeidae, North-East of European Russia, new records.

SUMMARY

The information on the seed bugs (Heteroptera: Lygaeidae) of the North-East of European Russia based on the original and literature data is given in the article. The annotated list includes 36 species from 22 genera of 7 subfamilies, of which *Ischnodemus sabuletii* (Fallén, 1826), *Geocoris ater* (Fabricius, 1787), *Oxycarenus modestus* (Fallén, 1829), *Gastrodes abietum* Bergroth, 1914, *Pachybrachius luridus* Hahn, 1826, *Peritrechus geniculatus* (Hahn, 1832), *Rhyparochromus phoeniceus* (Rossi, 1794) and *Stygnocoris rusticus* (Fallén, 1807) are recorded for the first time from the North-East of European Russia. The subfamily Rhyparochrominae includes 24 species, other subfamilies including one to four species in the region. The core of the fauna consists of species with Holarctic (30 %), Trans-Eurasian (25 %) and Trans-Palaearctic (16 %) distribution. By the type of latitudinal extension of the range, species with the boreal-subtropical distribution (84 %) are predominant.

УДК 595.741 (5)

ОБЗОР И АНАЛИЗ ГЕНЕЗИСА ФАУНЫ МУРАВЬИНЫХ ЛЬВОВ (NEUROPTERA, MYRMELEONTIDAE) МАДАГАСКАРА ПО МАТЕРИАЛАМ КОЛЛЕКЦИИ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ

© 2021 г. В. А. Кривохатский

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
e-mail: krivokhatsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.05.2020 г.
После доработки 25.11.2020 г.
Принята к публикации 25.11.2020 г.

На основе коллекции Зоологического института РАН (17 видов) и литературных данных рассмотрены особенности фуны муравьиных львов о. Мадагаскар и анализируются пути ее происхождения.

Незначительная самая древняя часть современной фауны острова унаследована, по-видимому, от гондванской фауны и характеризует Мадагаскар как ее меловой рефугиум. Другие виды или их предки преодолевали водные преграды по воздуху или по воде, этот способ заселения острова с муссонами и цунами продолжается и в настоящее время.

Большинство известных с острова видов из родов *Centroclisis* Navás, 1909, *Cymothales* Gerstaecker, 1894, *Neuroleon* Navás, 1909, *Creoleon* Tillyard, 1918, *Myrmeleon* Linnaeus, 1767 и *Cueta* Navás, 1911 – общие с африканским континентом, преимущественно с Восточной Африкой. Неоднократное древнее и современное проникновение африканских видов на остров порой приводило к изоляции таксонов с последующим видообразованием. Прослеживается проникновение на Мадагаскар единого предка из видовой группы *Palpares insularis–tristis* из Африки в четвертичном периоде с дальнейшим образованием эндемичных видов *Palpares insularis* McLachlan, 1894 и *P. amitinus* Kolbe, 1906. Похожим образом возникли, видимо, и другие эндемичные виды рода *Palpares* Rambur, 1842 и представители видовой группы *Centroclisis maillardi* (Sélys-Longchamps, 1862), включающей виды, отделившиеся от панафриканского *Centroclisis distincta* (Rambur, 1842). К современным субэндемикам острова относится и близкий к *Neuroleon* монотипический род *Neguitus* Navás, 1912 с автохтонным видом *Neguitus calcaratus* Navás, 1912, возникшим, вероятно, в олигоцене–голоцене на острове и позже проникшим со штормами на континент.

Гигантизм самых крупных представителей эндемичной фауны, *Macroleon validus* (McLachlan, 1894), *Crambomorphus grandidieri* Weele, 1907b и *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe, 1906) (в составе эндемичного подрода *Palpagretus* subgen. n.) с более древним, меловым–палеоценовым гондванским происхождением, рассматривается как их плезиоморфная черта. Предполагаются также гондванское происхождение монотипической трибы Voltorini Stange, 1976 и отделение эндемич-

ного монотипического рода *Lybekius* Navás, 1934 от корней трибы Pseudoformicaleontini Hölzel, 1987 в Восточной Гондване.

Ориентальные связи мадагаскарских эндемиков менее выражены, однако происхождение эндемичных родов *Madagascarleon* Fraser, 1951 и *Doblina* Navás, 1927, вероятно, связано с распадом блоков Восточная Гондвана и Индигаскар в мелу. Мадагаскарский эндемик *Paraglenurus pinnula* (Auber, 1955) и индонезийский *P. scopifer* (Gerstaecker, 1888) предположительно произошли от ориентального предка многих видов в Восточной Гондване до отделения от нее Индигаскара. Эндемичный *Pseudoformicaleo olsoufieffi* (Navás, 1934) также имеет австрало-ориентальные связи.

Для *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe, 1906) установлен подрод *Palpagretus* **subgen. n.** Установлена новая синонимия: *Syngenes maritimus* (Needham, 1913) = *S. dolichocercus* Navás, 1914, **syn. n.** У *Syngenes maritimus* выделены две морфы: *Syngenes maritimus* morpha *typica* с меланизированными пятнами на анастомозах *CuA* передних крыльев и *S. maritimus* morpha *dolichocercus* Navás без таких пятен. Образованы новые комбинации *Centroclisis rixosa* (Navás, 1912), **comb. n.** (ex *Sogra*) и *Macroleon madagascariensis* (Weele, 1908), **comb. n.** (ex *Formicaleo*).

Ключевые слова: зоогеография, коллекции, Мадагаскар, муравьиные львы, новые комбинации, новый синоним, фаунистика.

DOI: 10.31857/S036714452101081

Мадагаскар с давних пор был центром притяжения натуралистов и сборщиков экзотических коллекций. Определением поступающих с этого острова муравьиных львов (сем. Myrmeleontidae) занимались такие известные ученые, как Г. Кольбе (Kolbe, 1906), Г. ван дер Виль (Weele, 1907b), Л. Навас (Navás, 1909, 1934, 1935, 1936), Ф. Клапалек (Klapálek, 1913), Ф. Фрэйзер (Fraser, 1951a), Ж. Обер (Auber, 1955, 1957), Э. Хандшин (Handschin, 1963), Н. Пенни (Penny, 2004), а также Л. Абрахам и Р. Добош (Ábrahám, Dobosz, 2011). Наибольшее число видов муравьиных львов для Мадагаскара отметили Ф. Клапалек (Klapálek, 1913) и Н. Пенни (Penny, 2004). Данные о разрозненных экземплярах из сборов XIX в. и результаты специальных сборов российских энтомологов в последние десятилетия до сих пор не были опубликованы. Предлагаемый аннотированный список закрывает этот пробел. В нем содержатся авторские определения и данные этикеток 17 видов муравьиных львов из основной сухой смонтированной коллекции Зоологического института РАН, С.-Петербург (ЗИН). Помимо сборов российских энтомологов в коллекции есть экземпляры, полученные в результате обмена.

На основе коллекционных данных и литературных сведений в статье сделана первая попытка реконструкции происхождения фауны Myrmeleontidae Мадагаскара – отдельной провинции Афротропического зоогеографического царства.

В небольшом обзоре муравьиных львов в монографии по естественной истории Мадагаскара Норман Пенни (Penny, 2004) особо выделяет два вида, *Palparellus voeltzkowi* с размахом крыльев 160 мм (крупнейший среди Palparinae) и *Macroleon validus* (120 мм) – один из самых больших среди Myrmeleontinae). Если рассматривать крупные размеры этих видов как унаследованный палеогеновый гигантизм мирмелеонтоидов, который ранее оставался без внимания, то местообитания обоих видов на Мадагаскаре следует признать климатическими рефугиумами Восточной Гондваны возрастом около 130–135 млн лет.

При таксономическом рассмотрении других, как крупных, так и более мелких видов оказывается, что часть из них также сохранилась на острове со времени отделения Мадагаскара от Восточной Гондваны и впоследствии от Индигаскара, но значительная часть фауны получила неогеновое и современное пополнение через проливы и океаны, преимущественно из Африки. Изучению этих процессов посвящено настоящее исследование.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили коллекция ЗИН, а также коллекции Музея естественной истории Калифорнийской академии наук в Сан-Франциско (CAS), куратором которой в 2002 г. был Норман Пенни (Normann Penny, San Francisco, U. S. A.), и Музея Верхней Силезии в Бытоме, Польша (USMB), где в 2005 г. куратором был Роланд Добош (Roland Dobosz, Upper Silesian Museum, Bytom, Poland). Результаты моих определений материала польской коллекции через несколько лет частично были опубликованы в большом обзоре (Ábrahám, Dobosz, 2011).

Сборы с Мадагаскара в коллекции ЗИН влиты в общую коллекцию Myrmeleontidae в систематическом порядке по классификации, принятой автором (Кривохатский, 1998, 2011). Мадагаскар рассматривается здесь в составе Мадагаскарской области Афротропического царства (Кривохатский, 1998) гондванского генезиса, а датировки распада Гондваны, процессов отделения острова от тектонических плит и смены климатов взяты преимущественно из обзоров С. Маклафлина (Mcloughlin, 2001), К. Скотиза (Scotese, 2006) и А. Буко с соавт. (Boucot et al., 2013).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СПИСОК И ОБЗОР ФАУНЫ

В таксономическом списке с подробным цитированием публикаций представлены виды из коллекции ЗИН.

Сем. **MYRMELEONTIDAE** Latreille, 1802

Подсем. PALPARINAE Banks, 1911

Компактное (около 140 видов, число родов окончательно не определено) подсемейство крупных муравьиных львов с примитивным жилкованием крыльев и уникальным «пальпаринным» типом гениталий самцов, распространенное в Афротропическом и Ориентальном царствах и в жарких районах Палеарктики.

Род **CRAMBOMORPHUS** McLachlan, 1867

Типовой вид: *Palpares haematogaster* Gerstaecker, 1863.

Л. Стэнге (Stange, 2004 : 38) включил в этот род также *Stenares madagascariensis* Weele, 1907b, описанный с Мадагаскара в той же работе, где и *C. grandidieri* (Weele, 1907b : 250), что было принято в ревизии М. Манселла (Mansell, 2018a). Мне этот мадагаскарский эндемик в натуре не известен.

1. **Crambomorphus grandidieri** Weele, 1907.

– *Crambomorphus grandidieri* Weele, 1907b : 252; Klapálek, 1913 : 380; Navás, 1935 : 45; Whittington, 2002 : 381; Stange, 2004 : 38; Mansell, 2018a : 492; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 110.

– *Stenares* (*Crambomorphus*) *grandidieri* (Weele): Banks, 1913b : 189.

– *Stenares grandidieri* (Weele): Penny, 2004 : 666.

М а т е р и а л. **Madagascar.** 1 ♂, Mapinga, [18]53 (A. Lamaitre). Экземпляр получен в обмен от Мартина Мейнандера (Prof. M. Meinander [1940–2004], Finnish Natural History Museum, Helsinki) в 1997 г.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Мадагаскар.

Род **PALPARELLUS** Navás, 1912

Типовой вид: *Palpares spectrum* Rambur, 1842.

Мадагаскарский *Palparellus voeltzkowi* – такой же крупный и длиннокрылый, как и типовой вид рода *Negretus* Navás, 1912, к которому он был отнесен описавшим этот род Л. Навасом, ангольский *N. ertli* Navás, 1912. Я принимаю доводы М. Манселла (Mansell, 1996) в пользу включения *Palpares voeltzkowi* в состав рода *Palparellus*, но устанавливаю для него в этом роде новый подрод.

Подрод **P a l p a g r e t u s** Krivokhatsky, subgen. n.

Типовой вид: *Palpares voeltzkowi* Kolbe, 1906.

Новый подрод отличается от номинативного крупными размерами тела имаго, синим металлическим блеском крыльев и разделенными парными парамерами в гениталиях самца, не сросшимися с гонаркусом. Последний признак я считаю переходным от плезиоморфного мирмелеонтинного типа гениталий самца с парными чечевицеобразными парамерами и дуговидным гонаркусом к пальпаринному типу с бобовидными сросшимися парамерами, врастающими в вершину конуса гонаркуса. Таким образом, подрод *Palpagretus* оказывается в вершине филетической ветви Palparinae Banks, 1911, отходящей от основного ствола Myrmeleontinae Latreille, 1802 возле ответвлений Pseudimarinae Markl, 1954 и Echthromyrmicinae Markl, 1954, которые характеризуются мирмелеонтинным типом строения гениталий самца (Кривохатский, 1998).

Подрод включает только типовой вид.

2. **Palparellus (Palpagretus** subgen. n.**) voeltzkowi** (Kolbe, 1906).

– *Palpares voeltzkowi* Kolbe, 1906 : 139; Weele, 1907b : 255; Banks, 1911 : 3; 1913b : 178; Klapálek, 1913 : 381; Fraser, 1951a : 349; Whittington, 2002 : 385.

– *Negretus voeltzkowi* (Kolbe): Navás, 1912a: 57; Handschin, 1963 : 224.

– *Palpares Woeltkowi* Kolbe (sic!): Navás, 1925a : 181.

– *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe): Mansell, 1996 : 261; Stange, 2004 : 47; Penny 2004 : 666; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 111.

М а т е р и а л. 1 ♂, 1 ♀, топотипы *Palpares voeltzkowi* (Kolbe): ♀, «Madagascar mer., 1899, Sikora»; ♂ без этикетки. **Madagascar.** *Toliara* (= *Tuléar*) *Prov.*: 1 ♀, Beza Mahafaly Reserve, Parcelle I near research station, 23º41.19′ S, 44 º35.46′ E, Malaise trap in dry deciduous forest, elev. 165 m, MA-02-14A-07, 18–25 December 2001, R. Harin'Hala; «CASENT, 3007537, California Acad. of Sciences coll.»; «*Palpares voeltzkowi* det. Penny. 03».

Р а с п р о с т р а н е н и е. Мадагаскар, о. Европа.

Т а к с о н о м и ч е с к и е з а м е ч а н и я. Пара экземпляров, собранных одновременно с голотипом (в описании упомянута одна самка, названная типом, но у един-

ственного типового экземпляра нет соответствующей музейной этикетки) этого самого крупного в коллекции ЗИН вида (длина переднего крыла самки составляет 80 мм), была получена в обмен от самого Г. Колбе и бережно хранилась О. М. и А. В. Мартыновыми. При переводе Палеонтологического института из Ленинграда в Москву в 1935 г. экземпляры были разделены: самка осталась в коллекции ЗИН, которую продолжала курировать Ольга Михайловна, а самец был перевезен Андреем Васильевичем Мартыновым в Москву. Только в начале XXI в. самца, уже без этикеток (возможно, этикеток у самца не было изначально), удалось отыскать в запасниках Зоологического музея Московского государственного университета и объединить с самкой. Единственную самку из современных сборов в Музее естественной истории Калифорнийской Академии наук в Сан-Франциско (CAS) я получил в обмен от Л. Стэнге в 2004 г.

Род **PALPARES** Rambur, 1842

Типовой вид: *Hemerobius libelloides* Linnaeus, 1764.

Н. Бэнкс (Banks, 1913b : 171) выделил группу видов с равномерно изогнутым (plainly sinuated) задним краем крыльев, к которой отнес *P. amitinus*, *P. insularis* и *P. inclemens*. Впоследствии Ф. Фрэйзер (Fraser, 1951a) описал в этой группе *P. weelei* Fraser, 1951 с Мадагаскара.

3. **Palpares amitinus** Kolbe, 1906.

– *Palpares amitinus* Kolbe, 1906 : 140; Weele, 1907b : 261; Banks, 1911 : 3; 1913b : 178; Navás, 1911 : 240; 1927 : 6; 1935: 46; 1936 : 100; Klapálek, 1913 : 383; Fraser, 1951a : 349; Handschin, 1963 : 223; Whittington, 2002 : 384; Stange, 2004 : 48; Penny 2004 : 666; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 111.

М а т е р и а л. **Madagascar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, Andohaela Natn. Park, 6–16.I.2003 (Irwin). Мной изучена также серия в коллекции Калифорнийской академии наук в Сан-Франциско (CAS).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Мадагаскар.

4. **Palpares insularis** McLachlan, 1894.

– *Palpares insularis* McLachlan, 1894 : 514; Kolbe, 1906 : 140; Weele, 1907b : 259; Banks, 1911 : 3; 1913b : 178; Klapálek, 1913 : 382; Navás, 1935 : 45; 1936 : 100; Fraser, 1951a : 348; Handschin, 1963 : 223; Stange, 2004 : 54; Penny 2004 : 666; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 112.

– *Palpares hildebrandti* Kolbe, 1906 : 139; Weele, 1907b : 259 (как вероятный синоним *P. insularis*); Klapálek, 1913 : 382 (как синоним *P. insularis*); Banks, 1913b :178 (как синоним *P. insularis*); Handschin, 1963 : 223 (как синоним *P. insularis*); Whittington, 2002 : 385 (как самостоятельный вид); Stange, 2004 : 54 (как синоним *P. insularis*).

М а т е р и а л. **Madagascar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, Andohaela Natn. Park, 25.X.2002 (Irwin). Кроме экземпляра из коллекции ЗИН мной изучена серия в музее в Сан-Франциско (CAS); были также определены экземпляры из Музея Верхней Силезии (USMB), данные о них опубликованы (Ábrahám, Dobosz, 2011).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Мадагаскар.

5. **Palpares pardaloides** Weele, 1907.

– *Palpares pardaloides* Weele, 1907b : 257; Banks, 1911 : 4; 1913b : 182 (как как вероятный синоним *P. insularis*); Klapálek, 1913 : 380; Navás, 1935 : 46; 1936 : 100; Fraser, 1951a : 349; Handschin,

1963 : 223; Whittington, 2002 : 385; Stange, 2004 : 58; Penny, 2004 : 666; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 112.

М а т е р и а л. **Madagascar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, Natn. Park de Zombitse, 5–9.II.2003 (Fisher); 1 ♂, Manambaro, Taolanaro, Toliara, 8 km SW of airport of Fort-Oafin, 25.0676º S, 46.9363º E, 25.I.2013 (A. A. Lastuchin).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Кения, Мадагаскар.

Т а к с о н о м и ч е с к и е з а м е ч а н и я. Н. Бэнкс (Banks, 1913b : 173) отнес этот вид к группе видов *Palpares tristis*, включающей также *P. interioris*, *P. obsoletus*, *P. klugi*, *P. extensus*, *P. lentus*, *P. similis* и *P. nigrita*, и в том же году (1913b : 182) ошибочно предположил его синонимию с *P. insularis.*

Обзор мадагаскарской фауны подсем. Palparinae

Среди афро-ориентальных пальпарин все три отмеченных таксона родовой группы представлены на Мадагаскаре эндемичными видами. Один из них – монотипичекий подрод *Palpagretus* рода *Palparellus*; род *Crambomorphus* представлен 2 эндемичными видами, а из 11 видов рода *Palpares*, отмеченных на Мадагаскаре, 9 эндемичны для него.

Наиболее древний из них – род *Crambomorphus* – по ряду морфологических признаков занимает промежуточное положение между более ширококрылыми охристо-желтыми *Lachlathetes* Navás, 1926 и узкокрылыми светло-бурыми *Stenares* Hagen, 1866 – пальпаринами гондванского происхождения с индо-африканским современным распространением.

М. Манселл в ревизии рода *Crambomorphus* (Mansell, 2018a : 467) выделяет *Crambomorphus grandidieri* по признаку изогнутой линии заднего края крыльев и помещает его отдельно от *C. madagascariensis* и остальных представителей рода с ланцетовидными крыльями с ровными краями, как у видов рода *Stenares*.

О предположительно гондванском формообразовании в этих пальпаринных ветвях говорит их нынешнее обитание на разошедшихся осколках Гондваны. Род *Lachlathetes* представлен немногими африканскими видами, распространенными южнее экватора, – *Lachlathetes gigas* (Dalman, 1823), *L. furfuraceus* (Rambur, 1842), *L. moestus* (Hagen, 1853), и индокитайским *L. contrarius* (Walker, 1853), не имеющим с африканскими видами географической связи, а несколько трудноразличимых видов рода *Stenares* распространены от Индии, Пакистана и островов до Аравии и Африки. Сам род *Crambomorphus* представлен 2 мадагаскарскими и 4 капскими эндемиками, что может быть объяснено лишь их происхождением от общего гондванского предка. Примечательно и внешнее сходство самого ширококрылого из *Crambomorphus* мадагаскарского *C. grandidieri* с индокитайским *L. contrarius* не только по форме вырезанных заднему краю крыльев, но и по другим характерным, возможно, конвергентным, признакам, таким, как лимонный фон окраски мембраны и изломанная форма брюшка самца.

Другой эндемичный вид пальпарин, *Palparellus* (*Palpagretus*) *voeltzkowi*, вероятно, произошел от единого предка африканских представителей рода *Palparellus* до начала адаптивной радиации относительно небольших видов по африканскому континенту, поскольку он не имеет признаков для объединения с какой-либо таксономической

группой этого рода (по: Mansell, 1996). Даже с группой *Palparellus rothschildi* (Weele, 1907a) – *P. astutus* (Walker, 1853) (Восточная Африка – Индия) мадагаскарский вид имеет видимое сходство лишь в характере рисунка крыльев и в строении эктопроктов самца, на основе чего можно сделать предположение, что он отделился от второго из них во время тектонического отрыва Мадагаскара от Индигаскара. Долгое время изолированный в рефугиуме *P. voeltzkowi* сохранил примитивный гигантизм и наиболее примитивное среди пальпарин строение гениталий самца, переходное от мирмелеонтинного типа к пальпаринному, с парными парамерами, не слившимися с гонаркусом.

Самый многочисленный род этого подсемейства *Palpares* представлен на Мадагаскаре эндемичными видами компактной таксономической группы *P. insularis*, выделенной еще Н. Бэнксом (*Palpares insularis*, *P. amitinus* и *P. weelei* Fraser, 1951), и *P. pardaloides* из группы *P. tristis*, который он также сближал с этой группой. В отличие от *Crambomorphus* и *Palpagretus*, в роде *Palpares* прослеживается недавнее, в четвертичном периоде проникновение единого предка группы из Африки с дальнейшим видообразованием на Мадагаскаре. Еще для 4 мадагаскарских эндемиков и субэндемиков, *P. apicatus* Navás, 1935 (известен также с соседних Коморских островов), *P. decaryi* Navás, 1924, *P. pauliani* Fraser, 1951 и *P. schrammi* Navás, 1914a, африканские родственные связи не прослежены. Родиной еще одного вида, *Palpares martini* Weele, 1907, Л. Абрахам и Р. Добош (Ábrahám, Dobosz, 2011) считают не Мадагаскар, а Марокко.

Таким образом, крупные, тяжелые в полете пальпарины, оказавшись на Мадагаскаре в изоляции, дали на острове широкий круг эндемиченых видов.

Подсем. ACANTHACLISINAE Navás, 1912

Всесветно, кроме Антарктиды, распространенное подсемейство, не разделяемое на трибы, включает 15 родов, 5 из которых отмечены на Мадагаскаре. В коллекции ЗИН представлены 3 вида.

Род **SYNGENES** Kolbe, 1897

Типовой вид: *Acanthaclisis debilis* Gerstaecker, 1888.

В этом небольшом афро-ориентальном роде до современной ревизии М. Манселла (Mansell, 2018b) с Мадагаскара были известны 3 вида, и поступившие в ЗИН экземпляры в соответствии с представлениями Э. Гандшина (Handschin, 1963) были определены мной как две формы *Syngenes longicornis* (Rambur, 1842) в зависимости от наличия или отсутствия пятен на крыльях. После переопределения материала по новой ревизии оказалось, что *S. longicornis*, приведенный в каталоге Л. Стэнге (Stange, 2004) по двум десяткам указаний для Мадагаскара, в действительности на острове не встречается, а гетерогенность имеющейся в ЗИНе серии по ряду признаков объясняется принадлежностью *Acanthaclisis maritimus* и *Syngenes dolichocercus* к разным цветовым формам одного вида, как и предполагал М. Манселл (Mansell, 2018b : 376), у которого не было достаточного материала для установления синонимии. Две самки в коллекции ЗИН имеют пятна в анастомозе, как у всех типовых экземпляров *S. maritimus*, в то время как одна самка без пятен выглядит как типы *S. dolichocercus*. У нее же наименьшее число ветвящихся костальных жилок до развилки радиального сектора (признак, предлагаемый М. Манселлом для *S. maritimus*). Таким образом, я поддерживаю

предположение М. Мансела и устанавливаю здесь для *Syngenes maritimus* (Needham) новую синонимию: *Acanthaclisis maritimus* Needham, 1913 = *Syngenes dolichocercus* Navás, 1914a, с выделением двух морф: *Syngenes maritimus* morpha *typica* с меланизированными пятнами на анастомозах *CuA* на передних крыльях, и *Syngenes maritimus* morpha *dolichocercus* Navás без таких пятен.

6. **Syngenes maritimus** (Needham, 1913).

– *Acanthaclisis maritimus* Needham, 1913 : 244; Ohm, Hölzel, 1995 : 8 (как синоним *A. longicornis* Rambur, 1842).

– *Syngenes maritimus* (Needham): Stange, 2004 : 360; Mansell, 2018b : 373.

– *Syngenes dolichocercus* Navás, 1914a : 91; 1925b : 129; 1931: 101; Whittington, 2002 : 385; Stange, 2004 : 360; Mansell, 2018b : 376; syn. n.

– *Syngenes dolichocerus* (sic!): Ábrahám, Dobosz, 2011 : 114.

Материал. **Madagaskar.** *Toliara Prov.*, Massif du Makay: 1 ♀, 21°34.120′ S, 45º04.494′ E, 15.I.2011 (V. M. Gnezdilov); «*Syngenes longicornis* var. *inquinatus* (Gerstaecker), Krivokhatsky det., 2012»; «*Syngenes maritimus* morpha *typica*, Krivokhatsky det., 2020»; 1 ♀, forêt d'Anisoha, 257 m, 21º75.719′ S, 45º06.811′ E, 10.I.2011 (V. M. Gnezdilov); «*Syngenes longicornis* (Rambur), Krivokhatsky det., 2012»; «*Syngenes maritimus* morpha *dolichocercus* Navás, Krivokhatsky det., 2020». 1 ♀, «Mapinga, mainask – 53» (A. Lemaitre); «*Syngenes inquinatus* (Gerstaecker), Krivokhatsky det., 2003»; «*Syngenes maritimus* morpha *typica*, Krivokhatsky det., 2020».

Распространение. Сейшельские острова (о. Альдабра), Мадагаскар, Зимбабве.

Род **CENTROCLISIS** Navás, 1909

Типовой вид: *Centroclisis lanosa* Navás, 1909.

7. **Centroclisis felina** (Gerstaecker, 1894).

– *Acanthaclisis felina* Gerstaecker, 1894 : 118; Weele, 1907b : 264 (как синоним *A. distincta* Rmb.); 1908 : 60 (как синоним *A. distincta* Rmb.); Banks, 1913a : 149 (ошибочно как синоним *Sogra superba* Navás, 1912); Klapálek, 1913 : 384 (как синоним *A. distincta* Rmb.).

– *Sogra felina* (Gerstaecker): Navás, 1912b : 147 (*A. distincta* sensu Weele, 1907b nec Rambur, 1842).

– *Centroclisis felina* (Gerstaecker): Esben-Petersen, 1916 : 15; 1928 : 77 (ошибочно как синоним *Sogra superba* Navás, 1912); Mansell, 1990 : 184 (как самостоятельный вид); Whittington, 2002 : 381; Penny, 2004 : 666; Stange, 2004 : 345; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 115.

– *Sograssa felina* (Gerstaecker): Handschin, Markl, 1955 : 76.

Материал. **Madagaskar.** *Toliara Prov.*: 2 ♀, Isalo Natn. P., Ananalava Forest, Antananbao Vill. env., 720 m, 22º35′ S, 45º07′ E, 1530 m, 16–19.I.2013 (M. Tryzna); «*Centroclisis felina* (Gerstaecker, 1894), R. Dobosz det.». Опубликовано также мое определение самца в коллекции Музея Верхней Силезии (Ábrahám, Dobosz, 2011 : 115): «In coll. USMB: Prov. Fianarantsoa, Ranomafana, 24.02.–1.03.1995 1 ♂ leg. Ivo Jeniš (det. V. Krivokhatsky) (USMB 5858/706)».

Распространение. Ангола, Танзания, Мозамбик, Мадагаскар.

Таксономические замечания. У *C. felina* наблюдается ярко выраженная ступенчатость 2–4 базальных пресекторальных жилок заднего крыла, образующих в месте изгиба разорванные атавистические остатки жилки *RSb*, доставшейся от пред-

полагаемого предка *Stiphroneura inclusa* (Walker, 1853) (Кривохатский, 2009) на пути к практически полной редукции *RSb* у других видов группы.

Centroclisis felina описан К. Герштеккером в 1894 г. (Gerstaecker, 1894), как это и указано в каталоге Л. Стэнге (Stange, 2004). Позже Л. Абрахам с Р. Добошем (Ábrahám, Dobosz, 2011) ошибочно приписали виду более раннюю дату описания, обнаружив в другой работе К. Герштеккера (Gerstaecker, 1885) видовое название *felina* Gerstaecker, 1885, относящееся к другому роду – *Theristria* Gerstaecker, 1885.

Вид в действительности близок к *Centroclisis distincta* (Rambur, 1842), распространенному в палеарктической и тропической Африке от Саудовской Аравии до Заира и ЮАР, сопоставим с ним по размерам: переднее крыло обоих видов у экземпляров в коллекции ЗИН имеет длину около 60–62 мм; он также отличается рисунком пронотума и строением пресекторального поля заднего крыла. У *C. distincta* ступеньки (изгибы) 2–5-й пресекторальных жилок в основании, у *R*, выражены слабо (признак, не рассматриваемый Бэнксом), в то время как у *C. felina* изгибы поперечных жилок, параллельные *R*, практически слиты и соответствуют дериватам *RSb* добавочной жилки гипотетического предка *Stiphroneura inclusa* (Walker, 1853) (Кривохатский, 2009).

8. **Centroclisis maillardi** (Sélys-Longchamps, 1862).

– *Acanthaclisis maillardi* Sélys-Longchamps, 1862 : K33; McLachlan, 1873 : 132.

– *Sogra maillardi* (Sélys): Banks, 1913a : 149 (как синонимы *S. pertinax* Nav. и *S. rixosa* Nav.).

– *Centroclisis maillardi* (McLachlan): Penny, 2004 : 666.

– *Centroclisis maillardi* (Sélys-Longchamps): Stange, 2004 : 347 (как синонимы *S. pertinax* Nav. и *S. rixosa* Nav.); Penny, 2004 : 666; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 116.

Материал. **Madagaskar.** *Toliara Prov.*: Massif du Makay: 1 ♂, 2 ♀, forêt d'Ambalamarga Sud, 157 m, 21º40.493′ S, 44º59.603′ E, 19.I.2011 (V. M. Gnezdilov); 2 ♀, 21º34.130′ S, 45º04.494′ E, 14, 15.I.2011 (V. M. Gnezdilov); 1 ♀, «Manambaro, Taolanaro, Toliara, 8 km SW airport of Fort-Oafin, 25.0676º S, 46.9363º E, A. 28.I.2013 (A. A. Lastuchin)».

Распространение. Мадагаскар, о. Реюньон, Мозамбик.

Таксономические замечания. Вид близок *C. distincta*, от которого отличается более узкой и светлой медиальной полосой на пронотуме и относится к более мелкой размерной категории: длина переднего крыла самцов и самок находится в диапазоне от 50 до 61 мм, в то время как у *C. distincta* она всегда превышает 60 мм.

Название валидно, ясно к какому виду относится, синонимизация Н. Бэнксом с *Centroclisis rixosa* не подтверждается, хотя вид к нему и близок. Р. Мак-Лахлан (McLachlan, 1873) сравнил популяции с о. Реюньон и Мадагаскара, относящиеся к одному виду – *C. maillardi*, с типом *C. distincta* из Сенегала, и указал, что последний крупнее *C. maillardi* и отличается рисунком груди: «L'individu de Ilaurice, dans la collection Marchal, s'accorde avec celui de Réunion dont M. de Selys croyait pouvoir former une espece distincte sous le nom de *A. maillardi.* Le type du Sénégal est trés grand, dépassant de beaucoup la taille de l'insecte nommé distincta par Walker, et le thorax est marqué d'une maniére différente». Более того, по моему мнению, последующие указания *C. distincta* для Мадагаскара (Penny, 2004) могут относиться к крупным самкам *C. maillardi*

9. **Centroclisis rixosa** (Navás, 1912), comb. n.

– *Sogra rixosa* Navás, 1912b : 155; 1935 : 46; 1936 : 101; Klapálek, 1913 : 386; Banks, 1913a : 149 **(**как синонимы *S. maillardi* (Selis) и *S. pertinax* Navás**);** Stange, 2004 : 348 (как синоним *S. maillardi*).

Материал. **Madagaskar.** *Antsiranana Prov.*: 3 ♀, Cap Est, 28–29.12.2003 (V. G. Dolin). *Antananarivo Prov.*: 1 ♂, Ankazobo Mts., Manankazo env., 29.XI– 4.XII.1996 (Jim Stolarczik).

Распространение. Мадагаскар, Мозамбик.

Таксономические замечания. Л. Абрахам с Р. Добошем посчитали этот вид синонимом *C. maillardi* и под этим названием опубликовали мои определения экземпляров с Мадагаскара **(**Ábrahám, Dobosz, 2011 : 116: «In Coll. USMB: Prov. Mahajanga, Ambodimanga env., Nov 14–16 1995 2 ♂: leg. J. Stolarczyk (det. as *C. rixosa* V. Krivokhatsky) (USMB 5858/735; USMB 5858/737); Prov. Antananarivo Ankazobe Mts., Manankazo env., 29.11–4.12.1996 2 ♂ 2 ♀ leg. J. Stolarczyk (det. as *C. rixosa* V. Krivokhatsky) (USMB 5858/726; USMB 5858/738; USMB 5858/724; USMB 5858/704)»**)**. Однако *C. rixosa* – самый мелкий представитель видовой группы (длина переднего крыла 48–51 мм) с очень узкой медиальной полосой на пронотуме.

Установленная Н. Бэнксом (Banks, 1913a) синонимия не подтверждается. *Centroclisis distincta* Rambur, 1842 и большая часть видов из этой группы, кроме *C. rixosa*, который он считал, видимо, младшим синонимом одного из них, были отмечены для Мадагаскара Н. Пенни (Penny, 2004 : 666). Я сближаю *C. rixosa* с *C. maillardi*, но отличаю его по меньшим в среднем размерам и по слабой выраженности ступенчатости 2–4-й базальных пресекторальных жилок заднего крыла.

Обзор мадагаскарской фауны подсем. Acanthaclisinae

Ископаемые представители Acanthaclisinae неизвестны. У гигантского (длина переднего крыла 75 мм) *Stiphroneura inclusa* (Walker, 1853), ориентального вида, отсутствующего на Мадагаскаре, на заднем крыле есть уникальная базальная продольная жилка (*RSb*), начинающаяся от *R* у ее основания и снова впадающая в *R* недалеко от ответвления от нее настоящей *RS* (Кривохатский, 2009). У ряда более молодых родов Acanthaclisinae из Восточного полушария (*Acanthaclisis* Rambur, 1842, *Synclisis* Navás, 1919 и др.) жилка *RSb* разрывается внутри пресекторального поля и просто исчезает – ее следы остаются в виде небольших утолщений на многих поперечных жилках пресекторального поля, кроме базальной (Кривохатский, 2009). У таксонов из Западного полушария (*Vella* Navás, 1913 и др.) эта жилка тоже исчезает, но со сдвигом и без следов утолщений, так что все поперечные жилки, кроме базальной, имеют сильный наклон (Кривохатский, 2009). Разделение этих двух редукционных линий, видимо, произошло при распаде Гондваны на Западную и Восточную около 150 млн лет назад. Предковый род *Stiphroneura* Gerstaecker, 1885 ныне сохранился в составе единственного вида в Индокитае, будучи принесен туда в миоцене на осколке Восточной Гондваны – полуострове Декан. На Мадагаскаре, соответственно, известны только представители родов с первым, восточным типом редукции добавочной жилки, при этом в роде *Centroclisis*, в том числе у его мадагаскарских представителей, наблюдается переходный к первому вариант редукционного морфологического ряда жилки *RSb* с сохранением ее дериватов (ступенчатых изломов) возле оснований 2–4-й пресекторальных жилок, наиболее выраженных у *C. felina*. Тем не менее, не *C. felina*, а широко

распространенный *C. distincta*, вероятно, был предком всех видов, заселивших Мадагаскар.

Род *Centroclisis* распространен в южной Палеарктике, Индии и Пакистане, Аравии, по всей Африке и восточным островам, включая Мадагаскар и Цейлон. Мадагаскарские виды либо эндемичны, либо распространены также в Восточной Африке, например, в Мозамбике. На Мадагаскаре *Centroclisis* представлен сходными между собой небольшими видами группы *C. maillardi*, отделившейся от крупного большекрылого *C. distincta*. Сам *C. distincta*, распространенный ныне в палеарктической и тропической Африке от Саудовской Аравии до Заира и ЮАР, включая Маскаренские острова, следует считать предковой формой всех обитающих на Мадагаскаре видов. В отличие от крупных особей *C. distincta* и *C. felina* с тяжелым полетом, обычных на материке и попавших на Мадагаскар случайно, при катастрофических штормах, популяции легких более мелких молодых видов переносились муссонами через Мозамбикский пролив и регулярно попадали на Мадагаскар и даже широко заселили Африканское побережье и Мадагаскар с соседними островами (*C. maillardi*, *C. rixosa*). На Мадагаскаре образовались и эндемики острова, *C. lanosa* Navás, 1909, *C. dyscola* (Navás, 1933) и C. *superba* (Navás, 1912), описанные в роде *Sogra* Navás, 1911 и неоднократно ошибочно сводившиеся в синонимы к *C. distincta*.

В ориентально-афротропическом роде *Syngenes* 3 вида известны из Капской области Африки, по одному из Западной Африки, Аравии, Индии, Индокитая, и один вид – субэндемик Мадагаскара. М. Манселл предполагает близость 3 капских видов к *S. maritimus* и *S. dolichocercus*, распространенным от Западной и Южной Африки до Индийского океана и Мадагаскара. Учитывая тот факт, что наиболее близкие к ним 3 вида эндемичны для Капской провинции, я вижу в этом отражение генетической связи *S. maritimus* с южноафриканским фаунистическим центром рода, которая отмечалась и у мадагаскарских фаун других групп насекомых (Moor, Ivanov, 2008), однако этот вид проник на остров через Мозамбикский пролив никак не ранее эоцена, 50 млн лет назад, тогда как отделение ориентальных ветвей от африканских предков у более древних групп насекомых, например у ручейников, происходило при распаде Гондваны на Западную и Восточную в конце юры, 150 млн лет назад.

Эндемичный *S. alluaudi* (Weele, 1909) был перенесен М. Манселлом в последней ревизии (Mansell, 2018b) в род *Jaya* Navás, 1912, и, если это перемещение оправдано, то мадагаскарский вид оказывается в одном роде с 2 южноафриканскими и единственным эфиопским видом (*Jaya rogeri* Navás, 1912 из Абиссинии и Сенегала).

Афро-палеарктический род *Fadrina* Navás, 1912 представлен на острове *Fadrina nigra* Navás, 1912, описанным из Адена и в дальнейшем неоднократно отмеченным с Мадагаскара (Handschin, 1963 : 224; Penny, 2004 : 666). В коллекции ЗИН есть лишь 1 самец этого вида из местности рядом с типовой: Йемен, Санаа, 20.VIII.1931 (Женжурист [Н. Н. Филиппов]). Есть основания полагать (Stange, 2004 : 351), что к этому же роду относится мадагаскарский эндемик *Fadrina clementi* (Fraser, 1951), описанный в роде *Synclisis* Fraser, 1951a : 350, non Navás, 1919). Еще один, преимущественно субэкваториальный афротропический вид, *Fadrina rufa* Navás, 1912, отмечался с острова Л. Абрахамом и Р. Добошем (Ábrahám, Dobosz, 2011 : 115).

В ориентально-палеарктическом роде *Synclisis* описан единственный эндемик острова *S. cryptica* Fraser, 1955; ближайшие виды рода распространены в Северной Африке и на Тайване. Родственные связи этого вида не определены.

Подсем. DENDROLEONTINAE Banks, 1899

Всесветно (кроме Антарктиды) распространенное подсемейство переднемоторных муравьиных львов, представители двух из семи триб которого обитают на Мадагаскаре.

Триба **DENDROLEONTINI** Banks, 1899

Род **MADAGASCAROLEON** Fraser, 1951

Типовой вид: *Madagascaroleon tristrigatus* Fraser, 1951.

После описания рода *Madagascaroleon* (Fraser, 1951a) он был сведен в синонимы к *Dendroleon* (Stange, 1976 : 293) и *Doblina* (Stange, 2004 : 87). *Madagascaroleon tristrigatus* безусловно заслуживает выделения в самостоятельный род из рода *Dendroleon*, с которым сходен общим рисунком крыльев, но обособлен на основании признака частично двурядного костального поля переднего крыла.

10. **Madagascaroleon tristrigatus** Fraser, 1951.

– *Madagascaroleon tristrigatus* Fraser, 1951a : 353.

– *Dendroleon tristrigatus* (Fraser): Stange, 1976 : 296; Кривохатский, 1998 : 13.

– *Doblina tristrigatus* (Fraser): Stange, 2004 : 87; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 118; Dobosz, Ábrahám, 2014 : 133.

Материал. **Madagascar.** *Fianarantsoa Prov.*: 1 ♂, near Isalo Natn. Park, in dry wash south of interpretive center, 22º37.60′ S, 45º21.49′ E, elev. 825 m, Malaise trap in open area, MA-02-11B-39, 7–22.IX.2002 (R. Harin'Hala); California Acad. of Sci., CASENT 3004851; «*Doblina tristrigatus* det. Penny, 03». *Antananarivo Prov.*: 1 ♀, «Marinarivo, Antananarivo, Ampefy, 19.0491º S, 46.7358º E, 03.I.2013 (A. A. Lastuchin)»; «*Dendroleon tristrigatus* (Fraser), Krivokhatsky det.».

Распространение. Мадагаскар.

Род **DOBLINA** Navás, 1927

Типовой вид: *Doblina grandidieri* Navás, 1927.

11. **Doblina grandidieri** Navás, 1927.

– *Glenurus* sp. I: Weele, 1907b : 270.

– *Doblina grandidieri* Navás, 1927 : 17 (название для *Glenurus* sp. I Weele, 1907b); Handschin, 1963 : 224; Stange, 1976 : 309; 2004 : 86; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 117.

Материал. **Madagascar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, forêt de Beroboka, 5.9 km, «131º SE» Ankidranoka, 22º3′59″ S, 43º21′59″ E, elev. 80 m, general collecting, tropical dry forest, 12–16.III.2002; coll: Fisher Griswold et al., California Acad. of Sci., collect. code BLF6071; CASENT 3002316; «*Dendroleon* n. sp., det. Penny, 03»; «*Doblina grandidieri* Nav., det. V. Krivokhatsky, 2004»; 1 ♂, Ifaty, near Hotel Paradisia, in coastal dunes, 23º10.78′ S, 43º37.01′ E, Malaise trap, vegetation in sandy area, elev. 9 m, 26 May – 5 June 2002, coll: R. Harin'Hala; California Acad. of Sci., MA-02-16-28; CASENT 3004861; «*Doblina grandidieri* Nav., det. V. Krivokhatsky, 2004». 2 экз. получены мной в обмен из

музея в Сан-Франциско (CAS). Кроме того, 2 экз. этого вида были определены мной в 2005 г. в коллекции Музея Верхней Силезии (USMB), определения были опубликованы Л. Абрахамом и Р. Добошем (Ábrahám, Dobosz, 2011) под ошибочным названием *Voltor sylphis* (Weele) «Prov. Mahajanga, Ampatika env., Mahajambra Riv., 17–19.11.1995 1 ex. (apex of abdomen missing) leg. Ivo Jeniš (det. as *D. grandidieri* V. Krivokhatsky) (USMB 5858/1193); Prov. Mahajanga, Ambodimanga env., Nov 14–16 1995 1 ♀ leg. J. Stolarczyk (det. as *D. grandidieri* V. Krivokhatsky) (USMB 5858/1186)» (Ábrahám, Dobosz, 2011, p. 118). Мне не довелось увидеть экземпляр из спиртовой коллекции, приведенный в той же работе под названием *D. grandidieri*, однако его принадлежность к той же серии, что и 2 экз. *Madagascarleon tristrigatus* (в цитируемой работе как *Doblina*) «Toliara, Ifaty 20 km N Tulear 30 m, 10.–27.12.2003. 2 ♀ leg. S. Murzin & A. Shamaev», заставляет усомниться в верности определения.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Мадагаскар.

Обзор мадагаскарской фауны подсем. Dendroleontinae

Помимо представителей номинативной трибы на Мадагаскаре известна эндемичная триба Voltorini Stange, 1976.

В определительной таблице дендролеонтин Африки Р. Добош и Л. Абрахам (Dobosz, Ábrahám, 2014) выделили роды со сложным костальным полем, которые они разделили по признаку раздвоенных костальных жилок по всему костальному полю переднего крыла (род *Doblina*) или по всему полю, кроме его базальной части (род *Voltor*).

Однако мной род *Doblina* не рассматривается столь широко; костальное поле *Madagascarleon tristrigatus* (ex *Doblina* sensu Ábrahám, Dobosz, 2011) я харакеризую как узкое двурядное по всей его длине, а у *Doblina grandidieri* нахожу как узкую двурядную часть, так и ветвящиеся костальные жилки в расширенной апикальной части костального поля. При этом сходная сложность признаков костального поля у этих представителей мадагаскарской фауны является конвергентной и не говорит об их общем происхождении.

Так, у *Voltor sylphis* (van der Weele, 1907) с разветвленными поперечными жилками костального поля задние крылья заметно сильнее превосходят по длине передние, чем у *Doblina*, и гениталии самок отличаются особенностями, благодаря которым Л. Стэнге противопоставил их (в ранге подтрибы Voltorina) остальным дендролеонтинам и поместил на филогенетическом древе в качестве боковой ветви до разделения австралийской, американской и афро-ориентально-палеарктической ветвей. Таким образом, монофилетическую трибу Voltorini Stange следует считать мадагаскарским эндемиком гондванского происхождения, а современные местообитания вида на Мадагаскаре – меловыми климатическими рефугиумами, сохранившимися со времен отделения Мадагаскара от Индигаскара и ранее – от Восточной Гондваны.

В коллекции ЗИН *Voltor sylphis* отсутствует и мне известен только по описаниям. Оба экземпляра в USMB, определенные Л. Абрахамом и Р. Добошем (Ábrahám, Dobosz, 2011), к нему не относятся (см. материал к *Doblina grandidieri*).

Центральная триба подсем. Dendroleontini Banks, 1899 древнее гондванских вольторин, и виды рода *Dendroleon* Brauer, 1866 обитают на всех континентах Пангеи, за исключением Африки, где *Dendroleon* замещен близкими родами *Bankisus* Navás, 1912 и *Cymothales* Gerstaecker, 1894. Возможно, попав на Мадагаскар, один из видов

рода *Dendroleon*, преобразовавшись в *Madagascarleon*, приобрел двойное костальное поле переднего крыла – достаточно частый признак для различения таксонов разных уровней у Myrmeleontidae. Однако поиск в соседних фаунах муравьиных львов с подобными признаками предполагает другой эволюционный сценарий.

Двойное костальное поле не гомологично у разных представителей мадагаскарских монотипических родов. Ровное узкое костальное поле *Madagascarleon tristrigatus* на всем протяжении практически равномерно разделено на два ряда – как у палеарктоориентальных представителей рода *Epacanthaclisis* Okamoto, 1910. В отличие от этого типа, у *Doblina grandidieri* оно, как у ориентальных *Layachima* Navás, 1912, представляет собой нерегулярное трехрядное ветвление поперечных жилок в апикальной расширенной трети костального поля, в то время как базальная половина костального поля не строго двурядная. Можно предположить обитание предковых групп *Epacanthaclisis – Madagascarleon* и *Layachima – Doblina* на суперконтиненте Индигаскар в начале мела и закрепление эндемичных родов *Madagascarleon* и *Doblina* на отделившемся от Декана в середине позднего мела Мадагаскаре. Предки современных *Epacanthaclisis* и *Layachima*, соответственно, остались на азиатской стороне.

С другой стороны (третий путь), внешнее сходство *Madagascarleon tristrigatus* и недавно переописанного *Omoleon jeanneli* Navás, 1936 из монотипического же рода из Эфиопии и Кении (Dobosz, Ábrahám, 2014) указывает на возможное родство именно этих, разделенных водой таксонов. На африканском континенте только в роде *Omoleon* Navás, 1936 в апикальной части костального поля отмечается ветвление костальных жилок (Dobosz, Ábrahám, 2014: p. 137).

Находки же на Мадагаскаре *Cymothales bouvieri* Weele, 1907 (van der Weele, 1907b; Penny, 2004), представителя африканского рода, следует объяснять многократным современным заносом.

Обзор мадагаскарской фауны подсем. Glenurinae Banks, 1927

В коллекции ЗИН нет мадагаскарских таксонов этого подсемейства, но одна из триб, Glenurini, представлена на острове, в том числе эндемичными видами.

Подсем. Glenurinae имеет гондванские корни, при этом входящая в него триба Protoplectrini Tillyard, 1916 распространена исключительно в Австралийском царстве, триба Dimarellini Markl, 1954 – в Неотропическом, Obini Markl, 1954 – в Афротропическом царстве, но не встречается на Мадагаскаре, а триба Gymnocnemini Navás, 1912 включает 2 вида высокоспециализированного южнопалеарктического рода *Gymnocnemia* Schneider, 1845, берущего начало из афро-ориентально-палеарктической трибы Glenurini (Banks, 1927). В фауне Мадагаскара есть эндемичный род *Visca* Navás, 1927 и вид из рода *Glenuroides* Okamoto, 1910, ныне рассматриваемого в составе рода *Paraglenurus* Weele, 1909.)

5 эндемичных видов явно сборного эндемичного рода *Visca* объединены по признаку наличия 2 пресекторальных жилок в заднем крыле. Часть этих видов была описана в родах *Chabalus* Navás, 1935 и *Belelion* Auber, 1955 (первоначально ошибочно помещенном Обером в Dendroleonini), которые были впоследствии (Stange, 2004) синонимизированы с *Visca*.

В коллекции Н. Пенни мной были сравнены определенные им экземпляры *Visca mutila* Navás, 1927a (1 ♂, Madagascar, Prov. d'Antananarivo, 16 km SE of Tsinjoarivo, 19°42′ S, 47°50′ E, 14–20.I.1999, S. V. Goodman coll., Field Museum, Chicago) и *V. venustula* (Auber, 1955) (1 ♂, Madagascar, Ranomafana Nat. Park, 21°16′ S, 47°26′ E, 25.IV.1998, C. E. Griswold et al. coll., CAS), сильно различающиеся по форме крыльев и прозрачности их мембраны. Помимо этих видов, которые Н. Пенни ошибочно относил к Nemoleontini (Penny, 2004), известны *V. magna* Ábrahám, 2011, in Ábrahám, Dobosz, 2011 : 123, *V. murzini* Ábrahám, 2011, in Ábrahám, Dobosz, 2011 : 124, и *V. silvatica* Ábrahám et Dobosz, 2012 in Ábrahám et al., 2012. О таксономических связях перечисленных таксонов предположений нет.

Мадагаскарский эндемик *Paraglenurus pinnula* (Auber, 1955), опсанный в роде *Glenuroides*, происходит, видимо, от ориентального предка многочисленных видов, описанных в родах *Paraglenurus* Weele, 1909 и *Glenuroides* Okamoto, 1910, синонимия которых не очевидна, но поддерживается от Н. Бэнкса (Banks, 1940) до Л. Стэнге (Stange, 2004). *Paraglenurus pinnula* наиболее близок к индонезийскому *P. scopifer* (Gerstaecker, 1888). Поскольку современный обмен видами между фаунами Сулавеси и Мадагаскаром путем завоза через весь Индийский океан вряд ли возможен, диверсификация близких видов от общего предка предполагается лишь на Восточной Гондване до отделения от нее Индигаскара около 150 млн лет назад.

Подсем. NEMOLEONTINAE Banks, 1911

В этом подсемействе переднемоторных муравьиных львов из Старого Света со специфическими вилкообразными слитыми парамерами в гениталиях самцов немолеонтинного типа только две трибы Macronemurini Esben-Petersen, 1919 и Delfimeini Krivokhatsky, 1998 пока не отмечены на Мадагаскаре.

Триба **NEUROLEONTINI** Navás, 1912

Род **NEUROLEON** Navás, 1909

Типовой вид: *Myrmeleon arenarius* Navás, 1904.

12. **Neuroleon (Neuroleon) macilentus** Auber, 1956.

– *Neuroleon macilentus* Auber, 1956 : 105; Handschin, 1963 : 225; Stange, 2004 : 205; Penny, 2004 : 666.

Материал. **Madagascar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, Massif du Makay, forêt d'Ambalamarga Sud, 157 m, 21º40.493′ S, 44º59.603′ E, 19.I.2011 (V. M. Gnezdilov).

Распространение. Мадагаскар.

Таксономические замечания. Экземпляр полностью соответствует описанию. Признаки жилкования крыльев позволяют отнести вид к номинативному подроду, несмотря на относительно небольшие размеры имаго.

Триба **CREOLEONTINI** Markl, 1954

Единственный род в трибе включает 50 видов с палеарктическим, афротропическим и ориентальным распространением.

Род **CREOLEON** Tillyard, 1918

Типовой вид: *Myrmeleon plumbeum* Olivier, 1811.

13. **Creoleon mortifer** (Walker, 1853).

– *Myrmeleon irroratus* Klug, 1834 : pl. 35, fig. 6 **(**nom praeocc., non *Myrmeleon irroratus* Olivier, 1811 : 126 (*Delfimeus irroratus*)**).**

– *Myrmeleon mortifer* Walker, 1853 : 353 (замещающее название для *M. irroratus* Klug, 1834); Banks, 1913a : 153.

– *Myrmeleon pervigil* Walker, 1853 : 354; McLachlan, 1868 : 278 (как синоним *M. mortifer* Walker); Banks, 1913a : 153 (как синоним *M. mortifer* Walker).

– *Creagris mortifer* (Walker): Hagen, 1866 : 401; McLachlan, 1868 : 278; Kirby, 1903 : 405; Navás, 1911 : 242; Klapálek, 1913 : 385; Hynd, 1992 : 187.

– *Creagris pervigil* (Walker): Hagen, 1866 : 402; Needham, 1913 : 246; Fraser, 1951a : 354.

– *Creagris mortifer* (Walker): McLachlan, 1868 : 278; Banks, 1911 : 16.

– *Creagris parallelus* Klapálek, 1911 : 76; Esben-Petersen, 1931 : 203 (как синоним *M. irroratus* Klug.).

– *Creagris litteratus* Navás, 1908 : 421; 1912 : 169; 1913 : 11; 1923a : 23; 1927 : 8; Weele, 1908b : 66; Klapálek, 1913 : 385; Esben-Petersen, 1920 : 192 (как синоним *M. mortifer* Walker); Stange, 2004 : 135 [как синоним *africanus* (Rmb.)].

– *Creagris cinerascens* Navás, 1912c : 59; 1929b : 114 (как синоним *Creagris litteratus* Navás); Banks, 1913a : 153; Esben-Petersen, 1925 : 339 (как синоним *M. irroratus* Klug).

– *Creagris infirmus* Navás, 1912b : 58; Banks, 1913a : 153 (как синоним *M. mortifer* Walker).

– *Creagris plagatus* Navás, 1912b : 39; Banks, 1913a : 153 (как синоним *M. mortifer* Walker).

– *Creagris surcoufi* Navás, 1912d : 218; Esben-Petersen, 1918 : 146; Hölzel, 1982 : 266 (как синоним *Creagris parallelus* Klapálek).

– *Creagris interrupta* Navás, 1914c : 646; Ábrahám, Giacomino, 2020 : 42 (как синоним *Creoleon mortifer* (Walker).

– *Creoleon mortifer* (Walker): Navás, 1925b : 132; Esben-Petersen, 1928b: 444; Kimmins, 1960 [1961] : 391; Mansell, 1990 : 184; Mansell, Aspöck, 1990 : 293; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 121.

– *Creoleon irroratus* (Klug): Esben-Petersen, 1925 : 339.

– *Creoleon klugi* Navás, 1926 : 50 (замещающее название для *M. irroratus* Klug); Navás, 1929a : 25 (как синоним *Creoleon cinerascens* Navás); Hölzel, 1982 : 266 **(**как синоним *Creoleon parallelus* (Klapálek)**).**

– *Creoleon cinerascens* (Navás): Navás, 1929a : 25 (с синонимами *M. irroratus* Klug и *Creoleon klugi* Navás); 1930a: 136; Aspöck, Hölzel, 1996: 76 (как самостоятельный вид).

– *Creoleon surcoufi* (Navás): Navás, 1930b: 131; Güsten, 2003: 144; Ábrahám, van Harten, 2014 : 321.

– *Creoleon litteratus* (Navás): Navás, 1930 : 8; 1935 : 52; Handschin, 1963 : 225.

– *Creoleon parallelus* (Klapálek): Hölzel, 1982 : 266; Aspöck, Hölzel, 1996 : 76 (как самостоятельный вид).

– ? *Creoleon pervigil* (Walker): Ohm, Hölzel, 1995 : 8 (как самостоятельный вид).

– *Creoleon interruptus* (Navás): Stange, 2004 : 138 (как самостоятельный вид).

М а т е р и а л. **Madagascar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, Massif du Makay, forêt d'Ambalamarga Sud, 157 m, 21º40.493′ S, 44º59.603′ E, 19.I.2011 (V. M. Gnezdilov). *Fianarantsoa Prov.*: 3 ♂, 1 ♀, Ranohira, 22º33.434′ S, 45º24.944′ E, 08.I.2011 (V. M. Gnezdilov). Определение мной еще 6 экз. с Мадагаскара в Музее Верхней Силезии опубликовано (Ábrahám, Dobosz, 2011)

Сомали. 2 ♀, окр. Могадишо, 1970 (А. Скопцов). **Танзания.** 1 ♂, 7º58′46″ S, 39º44′31″ E, Utende, Base Camp Mafia Island (to UV light), alt. 50 ft, 21.XI.1992 (Hynd); 1 ♀, 7º50′30″ S, 39º44′40″ E, Chunguruma Mafia Island, alt. 25 ft, 13.XI.1990 (Hynd) (с этикеткой «*C. mortifer* (Walk.)» рукой В. Хинда и с припиской: «like *C. cinerascens* Nav.»). **Сейшельские острова.** 1 ♂, Assumption, 12–14.VIII.1984 (И. С. Даревский.)

Р а с п р о с т р а н е н и е. Алжир, Тунис, Ливия, Египет, Саудовская Аравия, Палестина, Израиль, Иран, Индия, о. Сокотра, Эфиопия, Судан, Сомали, Сенегал, Конго, Танзания, Занзибар, Сейшельские острова, Мозамбик, Мадагаскар, ЮАР; – аридные районы Палеарктики, Афротропического и Ориентального царств.

Т а к с о н о м и ч е с к и е з а м е ч а н и я. Экземпляр с массива Макей – самый мелкий и светлый, с рисунком пронотума как у формы, описанной как *Creagris cinerascens* Navás, 1912. Особи из Ранохиры (провинция Фианаранцýа) крупнее и полностью соответствуют описанию *Creagris parallelus* Klapálek, 1913.

Описан *C. mortifer* из Порт-Натала. Остальные находки привязаны преимущественно к береговым линиям Африки, Азии и островам. Н. Бэнкс (Banks, 1913a) считал эти таксоны видами, распространение которых ограничено территориями отдельных стран, либо синонимами.

Кроме *Creagris interrupta* Л. Абрахам и М. Жакомино (Ábrahám, Giacomino, 2020) указали еще ряд младших синонимов *Creoleon mortifer*, преимущественно из Южной Африки. Вероятно, этот полиморфный вид распространен значительно шире, чем ныне известно.

Триба **PSEUDOFORMICALEONTINI** Hölzel, 1987

Небольшая триба из Восточного полушария, представленная полутора десятками видов из 4 родов, таксономический статус многих из которых до сих пор четко не определен. С Мадагаскара известны два эндемичных вида, один из которых относится к эндемичному роду *Lybekius* Navás, 1934.

Род **LYBEKIUS** Navás, 1934

Типовой вид: *Lybekius picturatus* Navás, 1934.

14. **Lybekius picturatus** Navás, 1934.

– *Lybekius picturatus* Navás, 1934 : 55; 1935: 47; Oswald, Penny, 1991 : 33.

– *Nemoleon picturatus* (Navás, 1935): Stange, 2004 : 118.

М а т е р и а л. **Madagaskar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, 1 ♀, Massif du Makay, forêt d'Ambalamarga Sud, 157 m, 21°40.493′ S, 44°59.603′ E, 19.I.2011 (V. M. Gnezdilov).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Мадагаскар.

Т а к с о н о м и ч е с к и е з а м е ч а н и я. По форме шпор и по жилкованию кубитального поля крыла этот вид близок не к роду *Nemoleon* Navás, 1909, а к родам *Ganguilus* Navás, 1912 и *Nicarinus* Navás, 1914, а окраской пестрых крыльев похож на

Nicarinus poecilopterus (Stein, 1863), из-за чего я, в отличие от Л. Стэнге (Stange, 2004), отношу его к трибе Pseudoformicaleontini и не принимаю перенос в другую трибу, в род *Nemoleon*. Таким образом, монотипический род *Lybekius* признается здесь валидным, как это сделано в более раннем каталоге родовых названий (Oswald, Penny, 1991 : 33). Род описан Л. Навасом только в первой из цитируемых работ (Navás, 1934). Описание же вида, приведенное в двух работах, не является прерванным опубликованием, требующим принятия решений, согласно МКЗН (ст.10.1.1), поскольку номенклатурный акт публикуется в одной первой статье, а во второй работе (Navás, 1935) есть ссылка на первую и приводится сравнительное описание дополнительных трех самцов, не включаемых Л. Навасом в типовую серию.

Обзор мадагаскарской фауны подсем. Nemoleontinae

Это подсемейство небольших и мелких муравьиных львов характерно для Восточного полушария, отсутствует в обеих Америках; как и Glenurinae, оно объединяет переднемоторных муравьиных львов, но характеризуется синапоморфией по признаку слитых в двузубую вилку парамер в гениталиях самца (Кривохатский, 1998). В 3 трибах мадагаскарские представители отсутствуют.

В номинативной трибе в составе рода *Nemoleon* Л. Абрахам и Р. Добош (Ábrahám, Dobosz, 2011) рассматривают мадагаскарских эндемика *N. madegassus* (Navás, 1923b) (из *Gandulus* Navás, 1912c) и субэндемика, известного также из Мозамбика, *N. majungalensis* (Esben-Petersen, 1916) (из *Formicaleo* sensu Banks, 1911; с синонимом *Neeles belohensis* Navás, 1924); эти виды перечислялись и в мадагаскарском списке Н. Пенни (Penny, 2014) вместе с эндемиком *Nemoleon pulcherrimus* (Fraser, 1952) (из *Neuroleon* Navás, 1909), *N. risi* (Esben-Petersen, 1916), известным также из Южной Африки, и средиземноморско-панафриканским *N. notatus* (Rambur, 1842).

В трибе Distoleontini Tillyard, 1916 на Мадагаскаре отмечались эндемики *Distoleon michaelae* (Auber, 1957) и *D. pictiventris* (Navás, 1914a), первоначально описанные в роде *Formicaleo* Banks, 1911, а широко распространенный афротропический вид *Banyutus lethalis* (Walker, 1853) указывался Г. ван дер Вилем (Weele, 1907b) как *Formicaleo lethalis*.

Еще один афротропический вид *Distoleon diversus* (Navás, 1912) ошибочно указан для Мадагаскара Л. Стэнге (Stange, 2004) из-за смешения им названия неизвестного с Мадагаскара *Formicaleo li**tu**ratus* Navás, 1912, синонима *D. diversus*, с *Creagris li**tte**ratus* Navás, 1906, указанным с Мадагаскара Э. Гандшином (Handschin, 1963) с опечаткой в видовом названии как *Creoleon li**te**ratus* Navás, 1906.

В трибе Neuroleontini центральный, самый богатый видами (около 130) род в фауне Старого Света – *Neuroleon*; 3 из них (*N. basilineatus* Fraser, 1952, *N. macilentus* и *N. pauliani* Auber, 1957) известны только с Мадагаскара. *Neuroleon seyrigi* (Navás, 1933), описанный из Кении в роде *Nelees* Navás (Navás, 1933 : 242) и ошибочно отнесенный к *Hagenomyia* (Whittington, 2002 : 383), неоднократно обнаруживался на Мадагаскаре. Возраст эндемизма видов рода *Neuroleon* при его слабой изученности датировке не поддается. Монотипический род *Neguitus* Navás, 1912 описан с Мадагаскара (Navás, 1912c); впоследствии *Neguitus calcaratus* Navás, 1912 был обнаружен в Мозамбике, куда, возможно был занесен. Вероятно, этот род следует относить к совре-

менным автохтонным эндемикам, сформировавшимся после голоценового проникновения на остров предка из рода *Neuroleon*.

В единственном роде *Creoleon* трибы Creoleontini из Старого Света известны как виды с очень широким распространением, включающим Мадагаскар **(***Creoleon mortifer* s. l., *C. nubifer* (Kolbe, 1897), *C. africanus* (Rambur, 1842)**),** так и обитающий за пределами острова лишь в близлежащей части Восточной Африки *C. pretiosa* (Banks, 1911). Только один вид, *Creoleon tenuatus* (Fraser, 1951), считается эндемиком Мадагаскара.

Отмеченный в составе рода *Formicaleo* (понимание которого авторами бывало очень различным) для Мадагаскара и Мозамбика Г. ван дер Вилем (Weele, 1907b) преимущественно сахаро-туранский *Creoleon aegyptiacus* (Rambur, 1842) явно проник на эти территории из палеарктической Африки по интразональным квазипустынным биотопам во время климатического кризиса в позднем миоцене (Kovalev, 1995). Виды, имеющие палеаркто-афротропическое распространение, *C. nubifer* (Kolbe, 1897) и *C. mortifer*, помимо Мадагаскара встречены на островах Мафия и Ассампшен в Мозамбикском проливе, т. е. проникали на Мадагаскар, как и на соседние острова, с континента и в более позднее время.

Среди широко распространенных видов рода *Pseudoformicaleo* Weele, 1909 мадагаскарский эндемик *Ps. olsoufieffi* (Navás, 1934) мной рассматривается как валидный вид. Вероятно, он сформировался как эндемик острова в результате длительной островной изоляции от предкового ориентально-австралийского *Ps. nubecula* (Gerstaecker, 1885), проникшего из Австралии и Явы не только на юг Палеарктики (Япония, Китай – провинция Фуцзянь), но и в Афротропическое царство, образовав самостоятельный вид на Мадагаскаре.

Эндемичный монотипический род *Lybekius* включает вид с типом крылового рисунка, известным у *Nicarinus poecilopterus* (Stein, 1863) и *Pseudoformicaleo gracilis* (Klug, 1834) из близких родов (Khabiev, Krivokhatsky, 2014); среди их общих восточногондванских предков следует искать и истоки рода *Lybekius*.

Муравьиные львы подсем. Nemoleontinae берут начало от Glenurinae, основными отличиями от которых у немолеонтин представляются продольный рисунок пронотума и слитые в двузубую вилку парамеры гениталий самца. В обоих подсемействах есть трибы с таким современным распространением конвергентно возникших существенных признаков, которое возможно объяснить лишь общим гондванским происхождением. Например, неотропическая триба Dimarellini Markl, 1954 и афротропическая Obini Markl, 1954 из Glenurinae характеризуются параллельными ветвями секторальной и кубитальной развилок переднего крыла, как и рассматриваемые нами широко распространенные в Старом Свете Creoleontini Markl, 1954 из подсем. Nemoleontinae.

Промежуточное состояние кубитальной развилки (острый угол) имеют представители австралийской трибы Protoplectrini Tillyard, 1916 (New, 1985) из гленурин. В эту же трибу Т. Нью помещал *Pseudoformicaleon nubecula* (Gerstaecker, 1885) с похожей достаточно острой развилкой, но с парамерами немолеонтинного типа из принимаемой мной (Кривохатский, 1998) трибы Pseudoformicaleontini Hölzel, 1987.

Ветви сектора параллельны также у *Euroleon* Esben-Petersen, 1918 и *Callistoleon* Banks, 1910 трибы Myrmeleontini Latreille, 1802 в подсем. Myrmeleontinae (Кривохатский, 1994). У ископаемых же мирмелеонтоидов других семейств такой признак неизвестен.

Возможности формирования параллельных ветвей сектора и кубитальной развилки появились в основном филогенетическом стволе Myrmeleontidae до разделения их на бимоторных и переднемоторных, а у последних этот признак возникал на ранних этапах эволюции и закрепился в таксонах более высокого ранга, чем род.

Dimarellini и Obini (Glenurinae) могли дивергировать от общего предка 120–105 млн лет назад, когда Южная Америка отделилась от Африки, а в дальнейшем на обоих континентах обе трибы претерпели адаптивную радиацию. Представители трибы Creoleontini приобрели параллельные ветви сектора и кубитальной развилки и отделились от трибы Distoleontini, сохраняющей базальное состояние признаков жилкования в составе Nemoleontinae, значительно позже, в палеоцене–эоцене, 60–50 млн лет назад в условиях субтропического климата на территории Древнего Средиземноморья.

Подсем. MYRMELEONTINAE Latreille, 1802

Всесветно распространенное подсемейство бимоторных муравьиных львов с 3 трибами, лишь одна из которых представена на Мадагаскаре.

Триба **MYRMELEONTINI** Latreille, 1802

Эта триба муравьиных львов основного филогенетического ствола с личинками, строящими воронки, распространена всесветно. Триба включает 11 родов, 3 из которых известны на Мадагаскаре.

Род **MACROLEON** Banks, 1909

Типовой вид: *Myrmeleon validus* McLachlan, 1894.

В роде *Macroleon* известны 7 видов из Афротропической области. После описания рода сам Н. Бэнкс предложил снизить его статус до подрода в составе *Myrmeleon*, но комбинация *Macroleon validus* использовалась вплоть до последнего времени (Navás, 1935; Fraser, 1951a, 1951b; Handschin, 1963; Whittington, 2002; Ábrahám, Dobosz, 2011) и принимается мной.

В коллекции ЗИН есть 3 вида этого рода, в том числе типовой с Мадагаскара.

Н. Пенни (Penny, 2004) указывал для Мадагаскара (также в составе рода *Myrmeleon*) *Macroleon quinquemaculatus* (Hagen, 1853), распространенный кроме того в Буркина-Фасо, Нигерии, Мали, Зимбабве, Мозамбике и Йемене. В коллекции ЗИН 2 экз. этого вида есть из Буркина-Фасо (1 ♂, 1 ♀, Poundou, Haute Volta, Afr. Occ. Fr., XI, 23 X 1927, Олсуфьев).

Другой вид из этого рода, эндемик Мадагаскара *Formicaleo madagascariensis* Weele, 1908, в каталоге Л. Стэнге был переведен в род *Myrmeleon*, а здесь переносится в род *Macroleon*.

[**Macroleon madagascariensis** (Weele, 1908), comb. n.

Мне в натуре вид не известен, однако, судя по фотографии в первоописании, типовой экземпляр определенно нужно отнести к роду *Macroleon*.]

15. **Macroleon validus** (McLachlan, 1894).

– *Myrmeleon validus* McLachlan, 1894 : 515; Weele, 1907b : 273; Penny, 2004 : 666; Stange, 2004 : 337.

– *Macroleon validus* (McLachlan): Banks, 1909 : 4 (типовой вид); Navás, 1935 : 46; Fraser, 1951a : 356; 1951b : 1097; Handschin, 1963 : 225; Whittington, 2002 : 383; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 117.

М а т е р и а л. **Madagascar.** *Fianarantsoa Prov.*: 1 ♂, Fianar, Ranomafana Natn. Park, Talatakely, at light, 21°15.50′ S, 47°25.46′ E, 900 m, 24.IV.1998, C. E. Griswold et al. leg.; CASENT 3004212, N. Penny det. Экземпляр получен в обмен от Н. Пенни.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Мадагаскар, Сенегал.

Обзор мадагаскарской фауны подсем. Myrmeleontinae

Подсем. Myrmeleontinae на Мадагаскаре представлено относительно бедно: отмечено 7 видов из 3 родов номинативной трибы.

Муравьиные львы основного филогенетического ствола, преимущественно обитатели прибрежных дюн и пляжей, используют характерный тип расселения по рекам и океанам в коконах и по воздуху на стадии имаго, обозначенный как «фэн-шуй тип» (Кривохатский, Каверзина, 2012) и особенно частый у видов рода *Myrmeleon*. Один из них, трансафриканский *Myrmeleon obscurus* Rambur, 1842, заселяет весь континент, все африканские побережья, восточные острова, включая Мадагаскар, и, видимо, находится в постоянном межпопуляционном обмене. Мадагаскарский материал по этому виду я частично обработал в коллекции Музея Верхней Силезии: «In Coll. USMB: Prov. Mahajanga, Ambodimanga env., Nov 14–16 1995 1 ♂ leg. J. Stolarczyk (det. V. Krivokhatsky) (USMB 5858/791); Mahajanga env., Mahajanga distr., 1–10.12.1996 1 ♂ ad lucem, leg. Ivo Jeniš (det. V. Krivokhatsky) (USMB 5858/951)»; эти данные опубликованы (Ábrahám, Dobosz, 2011) Два других эндемичных мадагаскарских вида *Myrmeleon buyssoni* Weele, 1907 и *M. torquatus* Navás, 1914a, вероятно, были занесены на остров однажды и давно, их видовой статус никем не оспаривается.

Мадагаскарские представители небольшого афротропического рода *Macroleon* сохраняют примитивные черты трибы Myrmeleontini – плезиоморфный мирмелеонтинный тип строения гениталий, личинки, строящие воронки, и крупные размеры тела.

Несмотря на то, что подкрепленный палеонтологическим материалом олигоценовый возраст среди современных настоящих мирмелеонтин показан пока только для центральноамериканской трибы Porrerini Navás, 1913 с ископаемым *Porrerus dominicanus* Poinar et Stange, 1996 из доминиканского янтаря, следует предполагать по крайней мере гондванское происхождение представителей трибы Myrmeleontini; во всяком случае, потомки их древнейших крупных представителей расселились на осколках Гондваны: афротропический лесной гигант (Prost, 2010) с размахом крыльев до 100 мм, *Megistoleon ritsemae* (Weele, 1907), и богатые видами роды *Macroleon* (Афротропическое царство, включая Мадагаскар) и *Baliga* Navás, 1912 (Ориентальное

царство, Австралия). Еще один род муравьиных львов крупных и средних размеров, *Hagenomyia* Banks, 1911, распространен в Афротропическом царстве, и его представитель *H. tristis* (Walker, 1853) с большим ареалом проник на Мадагаскар (Penny, 2004). Предположения о месте происхождения *Macroleon validus*, известного кроме Мадагаскара также из Сенегала, пока не выдвигаются, однако очевидно, что эндемик острова *M. madagascariensis* – его дочерний таксон.

Подсем. MYRMECAELURINAE Esben-Petersen, 1919

В этом подсемействе бимоторных муравьиных львов выделяют 3 трибы, одна из которых, Isoleontini Hölzel, 1969, южнопалеарктическая, а у Myrmecaelurini Esben-Petersen, 1919 и Nesoleontini Markl, 1954 распространение преимущественно афро-палеарктическое. Только в последней трибе есть виды, найденные на Мадагаскаре.

Триба **NESOLEONTINI** Markl, 1954

Триба включает афро-ориентально-палеарктический род *Cueta* Navás, 1911 с 75 видами и 3 компактных рода из Старого Света. Для Мадагаскара указывались 7 видов рода *Cueta*, в коллекции ЗИН они представлены только сборами В. М. Гнездилова.

Род **CUETA** Navás, 1911

Типовой вид: *Cueta trilineata* Navás, 1911.

Род распространен в южной части Палеарктики, в островной и континентальной частях Ориентального царства и в Афротропическом царстве, включая Мадагаскар. По облику и наружным морфологическим признакам самки представителей разных видовых групп этого рода часто неотличимы, а внешне сходные виды могут относиться к группам с разными типами строения гениталий самцов (Hölzel, 1972, 1983).

16. **Cueta gracilis** Navás, 1924.

– *Cueta gracilis* Navás, 1924 : 104; Stange, 2004 : 286; Ábrahám, Giacomino, 2020 : 25 (как синоним *Cueta indefinita* Navás, 1914).

Материал. **Madagaskar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, 1 ♀, Massif du Makay, forêt d'Ambalamarga Sud, 157 m, 22º04.564′ S , 45º19.643′ E, 08.I.2011 (V. M. Gnezdilov).

Распространение. Мадагаскар.

Таксономические замечания. Отличается от более обыкновенного в сборах В. М. Гнездилова *C. indefinita* Navás выраженным тонким бурым крестообразным пятном между антеннами и меньшим числом пресекторальных жилок в обоих крыльях (9–11 против 12–14). Именно по этим признакам мной отнесена самка к *C. gracilis*, описанному по единственному самцу.

Единственный самец *Cueta gracilis* в нашей серии из массива Макай отличается короткими эктопроктами на вытянутом брюшке, которое превосходит по длине крылья. Этим он отличается от известных мне и Л. Абрахаму (Ábrahám, Dobosz, 2011; Ábrahám, Giacomino, 2020) экземпляров *C. indefinita* с коротким брюшком и короткими эктопроктами, а также от дважды указанного для Мадагаскара (Fraser, 1953 : 1526; Penny, 2004 : 666) *C. pallens* (Klug, 1834) с длинным брюшком и длинными эктопроктами самца.

Еще один вид, *Cueta externa* Navás, 1914b : 104, синонимизируемый Л. Абрахамом и М. Жакомино (Ábrahám, Giacomino, 2020) вместе с *C. gracilis* с *C. indefinita*, который приводился для Мадагаскара после описания несколько раз как самостоятельный вид (Navás, 1933 : 208; 1935 : 47; Handschin, 1963 : 224; Whittington, 2002 : 381; Penny, 2004 : 666; Stange, 2004 : 286), я не могу синонимизировать ни с *C. gracilis*, ни с *C. indefinita*, поскольку у его голотипа голова утрачена и, хотя в описании экземпляр считается самцом, судя по фотографии (Ábrahám, Giacomino, 2020, fig. 7), в действительности это самка.

17. **Cueta indefinita** Navás, 1914.

– *Cueta indefinita* Navás, 1914b : 103; Penny, 2004 : 666; Stange, 2004 : 287; Ábrahám, Dobosz, 2011 : 116; Ábrahám, Giacomino, 2020 : 29 (с синонимами *Cueta gracilis*, *C. simplicior*, *C. pilosa* и *C. externa*).

– *Cueta simplicior* Navás, 1934 : 51; Ábrahám, Giacomino, 2020 : 29 (как синоним *Cueta indefinita*).

– *Cueta pilosa* Navás, 1934 : 52; 1936 : 101; Penny, 2004 : 666; Stange, 2004 : 291; Ábrahám, Giacomino, 2020 : 29 (как синоним *Cueta indefinita*)

Материал. **Madagaskar.** *Toliara Prov.*: 1 ♂, 3 ♀, Massif du Makay, forêt d'Antsoha, 257 m, 21º35.759′ S, 45º06.811′ E, 10.I.2011 (V. M. Gnezdilov). *Fianarantsoa Prov.*: 1 ♀, Ranohira, 22º33.434′ S, 45º24.944′ E, 08.I.2011 (V. M. Gnezdilov).

Распространение. Оман, Мадагаскар.

Таксономические замечания. Для *C. indefinita* в ревизии Л. Абрахама и М. Жакомино была установлена синонимия 4 названий, притом что у типовых экземпляров – самцов *C. gracilis*, *C. simplicior* и *C. pilosa* гениталии не изучались из-за отсутствия вершинной части брюшка, а типовые экземпляры *C. externa* и *C. indefinita* – самки.

Обзор мадагаскарской фауны подсем. Myrmecaelurinae

В этом подсемействе бимоторных муравьиных львов лишь род *Cueta* представлен на Мадагаскаре. Наибольшее число их привел в своем мадагаскарском списке Н. Пенни (Penny, 2004 : 666). 3 вида описаны как эндемики острова (*Cueta externa*, *C. gracilis* и *C. indefinita*), а 2 – с широким средиземноморско-восточноафриканским распространением (*C. klugi* Hölzel, 1982, *C. pallens* (Klug, 1834)), при этом неоднократное указание для Мадагаскара *C. klugi*, по мнению Л. Абрахама и М. Жакомино (Ábrahám, Giacomino, 2020), требует подтверждения. Близкие трудноразличимые эндемичные виды в той же работе предлагалось объединить в один сборный вид *Cueta indefinita*, однако здесь мной подтверждено существование на острове двух (возможно, даже трех) самостоятельных видов. Об их родстве с другими представителями рода без серийного изучения гениталий и использования новых, молекулярных методов исследования говорить преждевременно. В качестве наиболее сходного внешне кандидата на родство можно рассматривать предка аравийско-средиземноморской группы видов *C. virgata* (Klug, 1834 : tabl. 38, fig. 2) и *C. omana* Hölzel, 1983 : 219. Название еще одного эндемика Мадагаскара, *C. pilosa* Navás, 1934, оказалось преоккупированным *C. pilosa* Navás, 1917 из Вьетнама, что указано в каталоге Л. Стэнге (Stange, 2004 : 291).

В юре на мировой суше появились первые длиннокрылые предки надсем. Myrmeleontoidea (Rasnitsyn, Quicke, 2002). В мелу возникли и достигли расцвета семейства Babinskaiidae Martins-Neto et Vulcano, 1989, Araripeneuridae Martins-Neto et Vulcano, 1989 и Palaeoleontidae Martins-Neto, 1992 (Кривохатский, 1999; Menon, Makarkin, 2008; Макаркин, 2016; Makarkin et al., 2017, 2018), ископаемые родственные семейства муравьиных львов из Myrmeleontoidea (Кривохатский, 1999; Макаркин, 2016). Одно из этих семейств первоначально было описано в ранге подсем. Babinskaiinae сем. Nymphidae sensu Martins-Neto et Vulcmo, а два – как подсемейства в составе сем. Myrmeleontidae; в таком качестве они были включены в каталог муравьиных львов Л. Стэнге (Stange, 2004), что поддерживают и некоторые палеонтологи (Lu et al., 2019).

В непосредственной близости от Мадагаскара ни меловых, ни более поздних отпечатков мирмелеонтоидов обнаружено не было, а ископаемые кайнозойские представители двух современных подсемейств сем. Myrmeleontidae описаны только из Нового Света (Poinar, Stange, 1996; Makarkin, 2017).

Скудость палеонтологических находок не может быть компенсирована результатами молекулярно-генетических исследований Myrmeleontidae, которые направлены на другие проблемы и не охватывают необходимые таксоны.

Я предполагаю, что уже в меловом периоде территорию Западной и Восточной Гондваны со всеми примыкающими островами и архипелагами населяли представители почти всех известных современных подсемейств сем. Myrmeleontidae и гипотетические предки многих мадагаскарских муравьиных львов.

История фауногенеза мадагаскарских муравьиных львов в этой статье дается как интеграция филогенетических реконструкций изученных таксонов этого семейства, составляющих современную фауну, на фоне общей картины распада Гондваны и изменений климата вокруг формировавшегося Индийского океана.

Согласно реконструкциям палеогеографии К. Скотиза (Scotese, 2016) и палеоклимата А. Буко и др. (Boucot et al., 2013; см. также McLoughlin, 2001), интересующие нас трансформации укладываются в следующую схему.

Морской залив, существовавший в перми и триасе между Индией с Мадагаскаром и Африкой, в середине юры (~175–165 млн лет назад) стал проливом и разделил Гондвану на Западную (Южная Америка + Африка) и Восточную. Судя по литологическим признакам, в Западной Гондване преобладал субтропический аридный климат, в Восточной – теплоумеренный (включая субтропический влажный). В конце юры – начале мела (~150–140 млн лет назад) Мадагаскар сохранял контакт с Африкой. В раннем мелу (~130–120 млн лет назад) Восточная Гондвана разделилась на Антарктиду, Австралию и блок Индигаскар (Индия + Мадагаскар). С расколом Западной Гондваны и образованием Атлантического океана к концу раннего мела (~120–105 млн лет назад) в Южной Америке и Африке восстановилась зона влажного тропического климата. В позднем мелу (~95–85 млн лет назад) Индия и Сейшельские острова отделились от Мадагаскара, Индия двинулась на север, в эоцене (~45 млн лет назад) достигла Азии и пристыковалась к континенту, образовав полуостров Декан. С середины

позднего мела для Мадагаскара реконструируется аридный климат, а в среднем и позднем эоцене – влажный тропический.

В общей картине уникального биоразнообразия и островного эндемизма (Goodman, Benstead, 2005) современный уровень видового эндемизма сетчатокрылых на Мадагаскаре составляет 73 %. Среди муравьиных львов уровень эндемизма окончательно не определен; он значительно меньше половины общего видового состава, однако в сем. Myrmeleontidae есть группы эндемичных родственных видов, отмечен эндемичный монотипический подрод в роде *Palparellus* (*Palpagretus* subgen. n.), эндемичные монотипические роды *Madagascarleon*, *Doblina* и *Lybekius*, вероятно, сборный род *Visca* и триба Voltorini с единственным эндемичным видом. Ряд субэндемичных автохтонных видов вторично расселился с Мадагаскара на другие острова и в Восточную Африку.

Большинство видов из родов *Syngenes*, *Centroclisis*, *Neuroleon*, *Creoleon*, *Myrmeleon* и *Cueta* оказались общими со всем африканским континентом преимущественно с Восточной Африкой, что не противоречит включению мадагаскарского выдела в состав Афротропического зоогеографического царства (Кривохатский, 1998), в котором Мадагаскарская область представлена Мадагаскарской, Сейшельской, Коморской, Маскаренской и Занзибарской провинциями. Некоторые виды из этих родов сформировали группу молодых, четвертичных эндемиков и субэндемиков острова. Среди видов, отмеченных на Мадагаскаре, помимо эндемиков острова есть широко распространенные по африканскому континенту виды (*Centroclisis felina*, *C. maillardi*, *Cymothales bouvieri*, *Myrmeleon obscurus*, *Creoleon nubifer*) и виды с более широкими афро-южнопалеарктическими ареалами (*Creoleon mortifer*, *C. africanus*).

Кроме заселения Мадагаскара видами с континента по воздуху и воде, ведущего к расширению их ареалов, древнее и даже современное неоднократное проникновение африканских видов на остров приводило к изоляции с последующим видообразованием. Так, прослеживается недавнее, в четвертичном периоде, проникновение единого предка группы *Palpares insularis–tristis* из Африки с дальнейшим образованием на острове эндемичных видов *P. insularis* и *P. amitinus*.

Похожим образом возникли, видимо, и другие эндемичные виды рода *Palpares* и столь же крупные представители группы *Centroclisis maillardi*, включающей сходные между собой виды, отделившиеся от панафриканского *C. distincta*. Последний вид, распространенный ныне по палеарктической и тропической Африке от Саудовской Аравии до Заира и ЮАР, включая Маскаренские острова, следует считать предковой формой всех обитающих на Мадагаскаре видов этого рода. В отличие от крупных особей *C. distincta* и *C. felina* с тяжелым полетом, обычных на материке и попавших на Мадагаскар случайно, при катастрофических штормах, популяции их молодых, более мелких и легких потомков, субэндемиков *C. maillardi* и *C. rixosa*, переносились муссонами через Мозамбикский пролив и регулярно попадали на Мадагаскар, а также широко заселили африканское побережье и соседние острова. Сходным образом образовались эндемики острова *Centroclisis lanosa*, *C. dyscola* и *C. superba.*

К современным автохтонным эндемикам острова относится и близкий к *Neuroleon* монотипический род *Neguitus* с субэндемичным видом *Neguitus calcaratus*, возникшим, вероятно, на Мадагаскаре от предка из рода *Neuroleon*, попавшего с муссонами на остров в олигоцене–голоцене и позже проникшим на континент в Мозамбик, куда можно предположить его занос штормом.

Для ряда пальпарин и других самых крупных представителей фауны Мадагаскара предполагается более древнее, палеогеновое, если не меловое, происхождение и их вселение на остров. Очевиден плезиоморфный характер гигантизма мирмелеонтоидных сетчатокрылых, ярко проявляющийся у представителей вымершего сем. Paleoleontidae Martins-Neto, 1992 и у большинства видов базальных подсемейств основного ствола современных Myrmeleontidae: Dimarinae Navás, 1914, Stilbopteryginae Weele, 1908, Palparinae, Pseudimarinae Markl, 1954, Echthromyrmicinae Markl, 1954, Acanthaclisinae. В основном филогенетическом стволе муравьиных львов происходит кардинальное уменьшение размеров крыльев, причем эти изменения наблюдаются в обеих ветвях – переднемоторных и бимоторных муравьиных львов – также и в фауне Мадагаскара. Плезиоморфно крупные и средних размеров муравьиные львы представлены как среди бимоторных (*Afroleon* Navás, 1927, *Baliga*, *Callistoleon* Banks, 1910, *Hagenomyia* Banks, 1911, *Macroleon*, *Megistoleon* Navás, 1931), так и среди переднемоторных (*Cymothales*, *Episalus* Gerstaecker, 1885, *Ripalda* Navás, 1915, *Thaumatoleon* Esben-Petersen, 1920, *Banyutus* Navás, 1912, *Feinerus* Navás, 1919, *Voltor*) муравьиных львов мировой фауны; однако большая часть видов в этих прогрессивных подсемействах – небольшие и мелкие.

Гондванское происхождение предполагается для самых крупных представителей эндемичной и субэндемичной фауны Мадагаскара, *Crambomorphus grandidieri* McLachlan, *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe), из эндемичного подрода *Palpagretus* subgen. n., а также для монотипической трибы Voltorini с единственным родом *Voltor*.

Другие гондванские эндемики относятся к среднему размерному классу: эндемичный монотипический род *Lybekius* Navás сформировался в истоках трибы Pseudoformicaleontini на Восточной Гондване.

Ориентальные корни мадагаскарского эндемизма и происхождение эндемичных родов *Madagascarleon* и *Doblina* связываются с поэтапным распадом блоков Восточная Гондвана и Индигаскар в меловом периоде. Субэндемичные виды рода *Syngenes* определенно закрепились на Мадагаскаре и в Индии при расхождении этих двух фрагментов Индигаскара в середине позднего мела. Мадагаскарский эндемик *Paraglenurus pinnula* (Auber) и *Pseudoformicaleo olsoufieffi* (Navás, 1934) имеют более глубокие, австрало-индонезийские корни.

Таким образом, фауна Мадагаскара складывается из двух компонентов.

Первый – это преобразованная гондванская фауна, сохранившаяся на острове, как на осколке Гондваны, сначала входившем в состав Восточной Гондваны, а потом – Индигаскара. Благодаря длительности изоляции эта фауна представлена исключительно эндемичными и автохтонными субэндемичными таксонами разного ранга. Нестрогий эндемизм связан с современными процессами расселения адвентивных субэндемиков. Так, *Neguitus calcaratus*, вероятно, в коконах доплыл до африканского континента через Мозамбикский пролив, а проникновение *Palparellus voeltzkowi* с Мадагаскара на соседний о. Европа можно связать только со случайным заносом.

Второй, основной компонент мальгашской фауны – это разновозрастные вселенцы, преодолевшие водные преграды по воздуху или по воде. Они характерны для прибрежных и островных океанических фаун муравьиных львов, зависящих в своем существовании от погодных условий (муссоны, пассаты, штормы) и таких проявлений активности земной коры, как цунами и вулканическая деятельность (Кривохатский,

Каверзина, 2012). В результате локальных или глобальных катастроф коконы, смытые в воду, переносятся на малые или большие расстояния, в то время как имаго, подхваченные ветровыми потоками, переносятся регулярными муссонами или периодическими ураганами.

Последний этап пополнения фауны Мадагаскара – голоценовый, в это время здесь отмечены ветровой занос летающих муравьиных львов многих видов с муссонами из континентальной Африки на остров через Мозамбикский пролив и, частично, занос волнами коконов, смытых непогодой в воду. Такое явление было обозначено ранее как «фэн-шуй тип расселения» (Кривохатский, Каверзина, 2012). Благодаря ему на Мадагаскаре появились *Palpares pardaloides*, *Creoleon aegyptiacus*, *C. nubifer*, *C. mortifer*, *Myrmeleon obscurus.*

Наиболее вероятным вариантом ветрового заноса с материка на острова у восточного побережья можно назвать перенос с муссонами, которые в Восточной Африке приходятся на ноябрь–май, а известные мне сборы имаго этих видов сделаны именно в зимний период. Расселение муравьиных львов с Мадагаскара на материк и соседние острова менее вероятно в связи с отсутствием цикличных восточных ветров.

Некоторые популяции таких регулярно заносимых на остров видов обмениваются особями с материковыми популяциями, и тогда специалисты считают конспецифичными мадагаскарские и материковые популяции даже таких полиморфных видов, как *Creoleon mortifer*. Другие популяции, оказавшись в изоляции, в зависимости от темпов эволюции достигли заметных морфологических различий от видового до более высокого таксономического уровня, вплоть до родового. К ним относятся видовые группы *Palpares insularis* и *Centroclisis maillardi*, ставшие результатом адаптивной радиации на острове. Наивысшего таксономического обособления достигли на острове эндемичные роды *Lybekius*, *Neguitus*, *Doblina*, *Madagascarleon*, *Visca* и триба Voltorini с единственным эндемичным видом.

Ветровой и волновой («фэн-шуй») процесс заселения Мадагаскара еще не закончился. В нынешнем веке при разбалансировке климата и активизации сейсмической активности в районе Индийского океана цунами, ураганы и смерчи продолжат расселение муравьиных львов в регионе, и новые виды, вероятно, пополнят фауну Мадагаскара, предположительно, из Ориентального царства.

Муравьиные львы стали второй группой насекомых, в которой показана ориентальная экспансия (например *Creoleon mortifer parallelus*) в Мадагаскарскую зоогеографическую область. Уже доказаны ориентальное происхождение и, по-видимому, молодой возраст фауны цикадовых сем. Issidae Маскаренских островов (Gnezdilov, 2009). Однако сейчас благодаря деятельности муссонов и узости Мозамбикского пролива заносные виды муравьиных львов представляют на Мадагаскаре преимущественно адвентивную африканскую континентальную фауну.

Связи с современными фаунами Южной Африки или Индостана у мадагаскарских муравьиных львов менее выражены, чем, например, у ручейников (Moor, Ivanov, 2008), поскольку сем. Myrmeleontidae сформировалось лишь к меловому периоду, его начальная эволюция документально не отражена, а современная фауна Мадагаскара представляет собой преимущественно конгломерат разновозрастных афротропических и ориентальных вселенцев, их потомков и неоэндемиков, попавших на остров по воздуху и по воде.

Количество перечисленных выше обитателей Мадагаскара с родственниками в Капской области или на Декане не умаляет прочность связи Мадагаскара с ближайшей Восточной Африкой. М. Манселл (Mansell, 1990), в частности, в составе южноафриканской фауны муравьиных львов одним из трех компонентов называет восточноафриканский (Eastern faunal component), в составе которого перечисляет виды, зарегистрированные на Мадагаскаре.

Многие энтомологи, в том числе И. К. Лопатин (1980), рассматривали Мадагаскарский зоогеографический выдел в одном ранге вместе с Эфиопским и Индо-Малайским (как область). В зоогеографическом районировании мировой фауны Myrmeleontidae (Кривохатский, 1998) я придерживался районирования П. П. Второва и Н. Н. Дроздова (Второв, Дроздов, 1978) и включал Мадагаскарскую область в состав Афротропического зоогеографического царства. М. Удварди (Udvardy, 1975) в Афротропическом царстве выделял на острове биогеографическую провинцию Мальгашских дождевых лесов. Р. Ом и Г. Гёльцель (Ohm, Hölzel, 1998), рассматривая фауну Neuroptera, кроме о. Мадагаскар включали в состав Мадагаскарской зоогеографической подобласти также соседние архипелаги (Коморские, Маскаренские и Сейшельские острова), оставляя при этом прибрежные острова Занзибар и Мафия в составе восточноафриканского выдела, принимая границы между ними по схеме И. К. Лопатина. Теперь есть все основания для расширения Мадагаскарской области Афротропического зоогеографического царства и включения в нее всех островов Мозамбикского пролива. Таким образом, предлагается следующая иерархическая зоогеографическая схема.

Афротропическое царство (Afrotropical Realm)

Мадагаскарская область (Madagascan Region):

Занзибарская провинция (Zanzibar Province),

Коморская провинция (Comoros Province),

Мадагаскарская провинция (Madagascan Province),

Сейшельская провинция (Seichelles Province),

Маскаренская провинция (Mascarene Province).

Предложенное М. Удварди (Udvardy, 1975) наименование «провинция Мальгашских дождевых лесов (Malagasy Rain Forest Province)» я предлагаю оставить для подпровинции на территории Мадагаскара в полном соответствии с картой, приведенной в его работе (p. 25, 26). Однако зоогеографическое районирование Мадагаскара – дело будущего; сведения о редких встречах редких видов муравьиных львов до сих пор фрагментарны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Виды и даже роды муравьиных львов встречаются на Мадагакскаре локально и спорадично, из-за чего коллекции разных сборщиков неодинаковы по составу. Крупные виды из Palparinae и Acanthaclisinae представлены преимущественно в старых коллекциях. Коллекция ЗИН значительно отличается от коллекций других музеев прежде всего из-за отсутствия опыта у российских сборщиков в коллектировании сетчатокрылых в тропиках. Этим объясняется, например, отсутствие в их сборах видов энде-

мичного рода *Visca*, которые в материалах других сборщиков обычно представлены сразу несколькими видами.

Обращает на себя внимание уменьшение размерной категории особей в сборах от эпохи географических открытий до наших дней. Так, среди Palparinae гигантские *Palparellus voeltzkowi* и *Crambomorphus grandidieri* коллекции ЗИН были собраны на рубеже XIX и XX веков, а менее крупные представители рода *Palpares* – в начале XXI в.

Муравьиные львы Мадагаскара в коллекции Зоологического института представлены 17 видами; еще по двум десяткам видов, известных с острова, в коллекции есть материал лишь из других стран. К этому материалу был применен обычный инструментарий систематика-эволюциониста и более чем вековой багаж таксономических исследований сборов Myrmeleontidae, привозимых с Мадагаскара, в публикациях, начиная с работы Р. Мак-Лахлана (McLachlan, 1894). На основании обзора опубликованных списков объем современной фауны острова можно оценить более чем в 70 видов, эндемичных и субэндемичных (около трети) и широкораспространенных. Незначительная ее часть, реликтовые палеогеновые эндемики возраста 130–150 млн лет, сохранилась на острове с тех пор, как он входил в состав Гондваны и постепенно отделяющихся ее частей. Появление других видов, в том числе адвентивных эндемиков, происходило преимущественно с неогена; этой части фауны не более 20 млн лет. Молодые, преобладающие в составе фауны виды имеют по большей части африканские зоогеографические связи, и мы рассматриваем фауну муравьиных львов острова в границах Мадагаскарской провинции Мадагаскарской области Афротропического зоогеографического царства.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен замечательным сборщикам В. М. Гнездилову (С.-Петербург) и А. А. Ластухину (Чебоксары), чьи недавние специальные сборы на Мадагаскаре подвигли меня на обработку коллекций этой замечательной фауны.

В процессе обмена я получил некоторые экземпляры от известных нейроптерологов Джона Освальда (John D. Oswald, Texas A & M University, College Station, Texas, U.S.A.) и Лайонела Стэнге (L. A. Stange (1935–2020), Florida State Collection of Arthropods, Gainesville, Florida, U. S. A.). Я хочу также отдать дань уважения и памяти Норману Пенни (Normann Penny (1946–2016), San Francisco, U. S. A.), познакомившему меня с коллекцией мадагаскарских муравьиных львов в Музее естественной истории Калифорнийской академии наук в 2002 г. От ушедшего в 2000 г. нейроптеролога Вильяма Хинда (W. R. B. Hynd, United Kingdom) я получил небольшие сборы с островов Мозамбикского пролива. А. Ф. Емельянов (ЗИН РАН) и Д. Е. Щербаков (ПИН РАН) любезно консультировали меня в вопросах палеогеографии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гостемы ЗИН № АААА-А19-119020690082-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Второв П. П., Дроздов Н. Н. 1978. Биогеография. М.: Просвещение, 270 с.

Кривохатский В. А. 1994. Личинки муравьиных львов рода *Euroleon* E.-P. (Neuroptera, Myrmeleontidae). Известия Харьковского энтомологического общества 2 (1): 49–61.

Кривохатский В. А. 1998. Зоогеография муравьиных львов Палеарктики (Neuroptera, Myrmeleontidae). Доклад на пятьдесят первом ежегодном чтении 3 апреля 1998 г. В кн.: С. Ю. Синёв (ред.). Чтения памяти Н.А. Холодковского. СПб.: Зоологический институт РАН, с. 3–90.

Кривохатский В. А. 1999. Муравьиные львы (Neuroptera, Myrmeleontidae) Палеарктики (морфология, классификация, зоогеография). Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН, 39 с.

Кривохатский В. А. 2009. Изменчивость признака как признак на примере жилкования пресекторального поля крыла у мирмелеонтоидных сетчатокрылых (Insecta, Neuroptera). Труды Санкт-Петербургского общества испытателей природы. Сер. 1, т. 97, с. 5–15. (Эволюционная морфология животных. Ч. 2).

Кривохатский В. А. 2011. Муравьиные львы (Neuroptera: Myrmeleontidae) России. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 334 с. (Определители по фауне, издаваемые Зоологическим институтом РАН, вып. 174).

Кривохатский В. А., Каверзина А. С. 2012. О необычном типе распространения у муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae). Кавказский энтомологический бюллетень 8 (4): 254–256.

Лопатин И. К. 1980. Основы зоогеографии. Минск: Вышэйшая школа, 199 с.

Макаркин В. Н. 2016. Удивительное разнообразие меловых сетчатокрылых (Neuroptera). В кн.: С. Ю. Стороженко (ред.). Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова, вып. 27. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, с. 27–47.

Ábrahám L., Dobosz R. 2011. Ant-lion and owl-fly fauna of Madagascar. Natura Somogyiensis 19: 109–138.

Ábrahám L., Dobosz R., Tryzna M. 2012. A new *Visca* sp. from Madagascar (Neuroptera: Myrmeleontidae). Natura Somogyiensis 22: 103–110.

Ábrahám L., Giacomino M. 2020. A little known and synonym ant-lions 2. (Neuroptera: Myrmeleontidae). Natura Somogyiensis **34**: 21–72. doi:10.24394/NatSom.2020.34.21

Ábrahám L., van Harten A. 2014. Order Neuroptera, family Myrmeleontidae. In: A. van Harten (ed.). Arthropod Fauna of the UAE, vol. 5. United Arab Emirates: Department of the President's Affairs, p. 299–333.

Aspöck H., Hölzel H. 1996. The Neuropteroidea of North Africa, Mediterranean Asia and of Europe: a comparative review (Insecta). In: M. Canard, H. Aspöck, M. W. Mansell (eds). Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology (2–6 May 1994, Cairo, Egypt). Toulouse, France: Privately printed, p. 31–86.

Auber J. 1955. Deux nouveaux Myrmeleonides Malgaches. Naturaliste Malgache 7: 55–58.

Auber J. 1956. Un *Neuroleon* nouveau de Madagascar [Neuroptera]. Naturaliste Malgache 8: 105–106.

Auber J. 1957. Deux nouvelles especes de Myrmeleonides de Madagascar (Nevroptera). Naturaliste Malgache **9**: 83–86.

Banks N. 1899. A classification of the North American Myrmeleonidae. Canadian Entomologist 31: 67–71.

Banks N. 1909. New genera and species of tropical Myrmeleonidae. Journal of the New York Entomological Society 17: 1–4.

Banks N. 1910. Myrmeleonidae from Australia. Annals of the Entomological Society of America 3: 40–44.

Banks N. 1911. Notes on African Myrmeleonidae. Annals of the Entomological Society of America **4**: 1–29.

Banks N. 1913a. Notes on African Myrmeleonidae. Journal of the New York Entomological Society **21**: 149–157.

Banks N. 1913b. The neuropterous genus *Palpares*. Annals of the Entomological Society of America **6**: 171–195.

Banks N. 1927. Revision of the Nearctic Myrmeleonidae. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 68: 1–84.

Banks N. 1940. Report on certain groups of neuropteroid insects from Szechwan, China. Proceedings of the United States National Museum **88** (3079): 173–220. https://doi.org/10.5479/si.00963801.88-3079.173

Boucot A. J., Xu Ch., Scotese Ch. R. 2013. Phanerozoic Paleoclimate: An Atlas of Lithologic Indicators of Climate. SEPM Concepts in Sedimentology and Paleontology No. 11: Map Folio. Tulsa, Oklahoma, U.S.A.

Dobosz R., Ábrahám L. 2014. *Omoleon jeanneli*, new record from Kenya and a redescription (Neuroptera: Myrmeleontidae). Zootaxa **3821** (1): 133–138.

Esben-Petersen P. 1916. Notes concerning African Myrmeleonidae I. Arkiv för Zoologi **10** (15): 1–22.

Esben-Petersen P. 1918. Help-notes towards the determination and the classification of the European Myrmeleonidae. Entomologiske Meddelelser **12**: 97–127.

Esben-Petersen P. 1920. Revision of some of the type-specimens of Myrmeleonidae, described by Navás and placed in the Vienna Museum. Annales de la Société Entomologique de Belgique **60**: 190–196.

Esben-Petersen P. 1925. New and little-known species of Neuroptera in British collections [II]. Annals and Magazine of Natural History **15** (9): 334–341.

Esben-Petersen P. 1928. Neuroptera and Embiidina from Abyssinia and Somaliland. Annals and Magazine of Natural History (10) 1: 442–450.

Esben-Petersen P. 1931. Wissenschaftliche Ergebnisse der mit Unterstützung der Akademie der Wissenschaften in Wien aus der Erbschaft Treitl von F. Werner unternommenen zoologischen Expedition nach dem anglo-

ägyptischen Sudan (Kordofan) 1914. XXVII. Neuropteren. Denkschriften, Akademie der Wissenschaften Wien, Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse **102**: 201–206.
Fraser F. C. 1951a. Notes on the Neuroptera of Madagascar. Part 2. The Myrmeleontidae and Ascalaphidae. Memoires de l'Institut Scientifique de Madagascar (A) **5** (2): 347–357.
Fraser F. C. 1951b. Report on a collection of Odonata and Neuroptera from Senegal. Bulletin de l'Institut Française d'Afrique Noire **13**: 1093–1098.
Fraser F. C. 1952. New species of Neuroptera in the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris. Revue Française d'Entomologie **19**: 5–64.
Fraser F. C. 1953. Contribution à l'étude de la zone d'inondation du Niger (mission G. Remaudière 1950). I. – Odonata, Neuroptera and Mecoptera. Bulletin de l'Institut Française d'Afrique Noire **15**: 1523–1528.
Fraser F. C. 1955. Nouvelles notes sur les Nevropteres de Madagascar. Naturaliste Malgache **7**: 127–137.
Gerstaecker A. 1885. Vier Decaden von Neuropteren aus der Familie Megaloptera Burm. Mitt[h]eilungen aus dem Naturwissenschaftlichen Verein für Neu-Vorpommern und Rugen **16** (for 1884): 1–49.
Gerstaecker A. 1888. Weitere Beiträge zur Artenkenntniss der Neuroptera Megaloptera. Mitt[h]eilungen aus dem Naturwissenschaftlichen Verein für Neu-Vorpommern und Rugen **19** (for 1887): 89–130.
Gerstaecker A. 1894. Ueber neue und weniger gekannte Neuropteren aus der Familie Megaloptera Burm. Mitt[h] eilungen aus dem Naturwissenschaftlichen Verein für Neu-Vorpommern und Rugen **25** (for 1893): 93–173.
Gnezdilov V. M. 2009. Revisionary notes on some tropical Issidae and Nogodinidae (Hemiptera: Fulgoroidea). Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae **49** (1): 75–92.
Goodman S. M., Benstead J. P. 2005. Updated estimates of biotic diversity and endemism for Madagascar. Oryx **39** (1): 73–77.
Güsten R. 2003. A checklist and new species records of Neuropterida (Insecta) for Tunisia. Kaupia – Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte **12**: 129–149.
Hagen H. A. 1853. Hr. Peters berichtete über die von ihm gesammelten und von Hrn. Dr. Hermann Hagen bearbeiteten Neuropteren aus Mossambique. Bericht über die zur Bekanntmachung Geeigneten Verhandlungen der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1853: 479–482.
Hagen H. A. 1866. Hemerobidarum synopsis synonymica. Stettiner Entomologische Zeitung **27**: 369–462.
Handschin E. 1963. Beitrag zur Kenntnis der Neuropteren Fauna von Madagascar. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft (Zurich) 1962 [1963] **35**: 211–226.
Handschin E., Markl W. 1955. Neuropteren aus Angola. Companhia de Diamantes de Angola, Publicaçoes Culturais, Lisboa **27**: 65–82.
Hölzel H. 1972. Die Neuropteren Vorderasiens IV. Myrmeleonidae. Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland Beihefte **1**: 3–103.
Hölzel H. 1982. Insects of Saudi Arabia. Neuroptera: Fam. Myrmeleonidae. In: W. Wittmer, W. Buettiker (eds). Fauna of Saudi Arabia, vol. 4. Basel: Pro Entomologica, p. 244–270.
Hölzel H. 1983. Insects of Saudi Arabia. Neuroptera: Fam. Myrmeleonidae (Part 2). In: W. Wittmer, W. Buettiker (eds). Fauna of Saudi Arabia, vol. 5. Basel: Natural History Museum, p. 210–234.
Hynd W. R. B. 1992. On some Neuroptera recently collected in Tanzania (Insecta). In: M. Canard, H. Aspock, M. W. Mansell (eds). Current Research in Neuropterology. Proceedings of the Fourth International Symposium on Neuropterology. Bagneres-de-Luchon, France, 1991. Toulouse, France, p. 183–188.
Khabiev G. N., Krivokhatsky V. A. 2014. Rare species of antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae) new for the fauna of Caucasian and Middle Asian countries. Zoosystematica Rossica **23** (1): 122–126.
Kimmins D. E. 1961. The Odonata and Neuroptera of the Island of Socotra. Annals and Magazine of Natural History (ser. 13) **3** (1960): 385–392. doi: 10.1080/00222936008651033
Klapálek F. 1911. Zwei neue Myrmeleoniden aus Abyssinien. Entomologische Zeitschrift (Frankfurt am Main) **25**: 176–177.
Klapálek F. 1913. Die bisher aus dem ostafrikanischen Inselgebiet und Mozambique bekannten Neuropteren nebst Beschreibung einiger Myrmeleoniden- und Ascalaphiden-Larven. In: A. Voeltzkow (ed.). Reise in Ostafrika in den Jahren 1903–1905. Vol. 3. Stuttgart: E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlungen, Nägele & Dr. Sproesser, p. 377–395.
Klug J. C. F. 1834. Symbolae physicae, seu icones et descriptiones Insectorum, quae ex itinere per Africam borealem et Asiam occidentalem F. G. Hemprich et C. G. Ehrenberg studio novae aut illustratae redierunt. Vol. **4**. (Genera *Myrmeleon* and *Ascalaphus*). Berlin, pls. 35, 36.
Kolbe H. J. 1897. Neuropteren. Die Netzflügler. In: K. A. Möbius (ed.). Die Thierwelt [Deutsch-] Ost-Afrikas und der Nachbargebiete. Band **IV** (Wirbellose Thiere). Berlin: Dietrich Reimer, [i] + 42 p.
Kolbe H. J. 1906. Zur Kenntnis der Neuropterenfauna Madagaskars. Insektenbörse **23**: 138–140.
Kovalev O. V. 1995. Co-evolution of the tamarisks (Tamaricaceae) and pest arthropods (Insecta: Acarina), with special reference to biological control prospects. Proceedings of the Zoological Institute, St. Petersburg, vol. 259, p. 1–109.

Lu X., Hu J., Wang Bo, Zhang W., Ohl M., Liu X. 2019. New antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae) from the mid-Cretaceous of Myanmar and their phylogenetic implications. Journal of Systematic Palaeontology **17** (14): 1215–1232. doi: 10.1080/14772019.2018.1517132

Makarkin V. N. 2017. Oldest new genus of Myrmeleontidae (Neuroptera) from the Eocene Green River Formation. Zootaxa **4337** (4): 540–552. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4337.4.5

Makarkin V. N., Heads S. W., Wedmann S. 2017. Taxonomic study of the Cretaceous lacewing family Babinskaiidae (Neuroptera: Myrmeleontoidea: Nymphidoidae), with description of new taxa. Cretaceous Research **78**: 149–160. http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2017.06.007

Makarkin, V. N., Wedmann, S., Heads, S. W. 2018. A systematic reappraisal of Araripeneuridae (Neuroptera: Myrmeleontoidea), with description of new species from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil. Cretaceous Research **84**: 600–621. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.12.018

Mansell M. W. 1990. Biogeography and relationships of southern African Myrmeleontidae (Insecta: Neuroptera). In: M. W. Mansell, H. Aspöck (eds). Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3–4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa). Pretoria: South African Department of Agricultural Development, p. 181–190.

Mansell M. W. 1996. The antlions of southern Africa (Neuroptera: Myrmeleontidae): genus *Palparellus* Navás, including extralimital species. African Entomology **4**: 239–267.

Mansell M. W. 2018a. Antlions of southern Africa: genus *Crambomorphus* McLachlan, 1867, including extra-limital species (Neuroptera: Myrmeleontidae: Palparinae: Palparini). Zootaxa **4382** (3): 465–500. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4382.3.3

Mansell M. W. 2018b. Antlions of southern Africa: *Syngenes* Kolbe, 1897, with descriptions of two new species and comments on extra-limital taxa (Neuroptera: Myrmeleontidae: Acanthaclisini). Zootaxa **4497** (3): 346–380. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4497.3.2.

Mansell M. W., Aspöck H. 1990. Post-symposium neuropterological excursions. In: M. W. Mansell, H. Aspöck (eds). Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3–4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa). Pretoria: South African Department of Agricultural Development, p. 287–298.

Markl W., von. 1954. Vergleichend-morphologische Studien zur Systematik und Klassifikation der Myrmeleoniden (Insecta, Neuroptera). Verhandlungen der Naturforschende Gesellschaft in Basel **65**: 178–263.

Martins-Neto R. G. 1992. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. VII. Palaeoleontinae, nova subfamília de Myrmeleontidae e descrição de novos táxons. Revista Brasileira de Entomologia **36** (4): 803–815.

Martins-Neto R. G., Vulcano M. A. 1989. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. II — Superfamília Myrmeleontoidea. Revista Brasileira de Entomologia **33**: 367–402.

McLachlan R. 1868. New genera and species, &c., of neuropterous insects; and a revision of Mr. F. Walker's British Museum Catalogue of Neuroptera, part ii. (1853), as far as the end of the genus *Myrmeleon*. Journal of the Linnean Society of London, Zoology **9**: 230–281.

McLachlan R. 1873. Notes sur les Myrméléonides décrits par M. le Dr. Rambur. Annales de la Société Entomologique de Belgique **16**: 127–141.

McLachlan R. 1894. Two new species of Myrmeleonidae from Madagascar. Annals and Magazine of Natural History (ser. 6) **13**: 514–517.

Mcloughlin S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. Australian Journal of Botany **49** (3): 271–300. doi: 10.1071/BT00023

Menon F., Makarkin V. N. 2008. New fossil lacewings and antlions (Insecta, Neuroptera) from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil. Palaeontology **51**: 149–162.

Moor F. C. De, Ivanov V. D. 2008. Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater. Hydrobiologia 595 (1): 393–407. doi: 10.1007/s10750-007-9113-2

Navás L. 1908. Neurópteros nuevos. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona 1907–1908 [1908]. **6** (3):401–423.

Navás L. 1909. Notas neuropterológicas. XI. Mirmeleónido nuevo de Madagascar. Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural **9** (1): 71–72.

Navás L. 1911. Notes sur quelques Névroptères. I. Insecta; publication mensuelle de la Station entomologique de la Faculté des sciences de Rennes **1**: 239–246.

Navás L. 1912a. Bemerkungen über die Neuropteren der Zoologischen Staatssammlung in München. III. Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft **3**: 55–59.

Navás L. 1912b. Insectos neurópteros nuevos o poco conocidos. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona **10** (3): 135–202.

Navás L. 1912c. Notas sobre Mirmeleónidos (Ins. Neur.). Brotéria (Zoológica) **10**: 29–75, 85–97.

Navás L. 1912d. Notes sur quelques Névroptères. IV. Névroptères d'Algérie recueillis par M. le Baron P. Surcouf. Insecta; publication mensuelle de la Station entomologique de la Faculté des sciences de Rennes **2**: 217–228.
Navás L. 1913. Bemerkungen über die Neuropteren der Zoologischen Staatssammlung in München. V. Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft **4**: 9–15.
Navás L. 1914a. [Neuroptera nova africana.] II series. Memorie dell'Accademia Pontificia dei Nuovi Lincei **32** (1): 90–99.
Navás L. 1914b: [Neuroptera nova africana.] III series. Memorie dell'Accademia Pontificia dei Nuovi Lincei **32** (1): 99–108.
Navás L. 1914c. Neuropteros nuevos de Africa. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona (3) **10**: 627–653.
Navás L. 1923a. Algunos insectos del Museo de París. [1.a serie.] Revista de la [Real] Academia de Ciencias Exactas Fisico-Quimicas y Naturales de Zaragoza **7** (1) (for 1922): 15–51.
Navás L. 1923b. Quelques Myrméléonides (Ins. Névr.) d'Afrique. Annales de la Société Scientifique de Bruxelles **43** (1): 143–147.
Navás L. 1924. Algunos insectos del Museo de París. 2. a serie [IIa]. Brotéria (Zoológica) **21**: 99–114.
Navás L. 1925a. Insectos exóticos nuevos o poco conocidos. Segunda [II] serie. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona **19** (3): 181–200.
Navás L. 1925b. Insectes du Congo Belge. Série I. Revue de Zoologie Africaines **13**: 123–132.
Navás L. 1926. Névroptères d'Egypte et de Palestine. 2me partie. Bulletin de la Société [Royale] Entomologique d'Egypte **10**: 26–62.
Navás L. 1927. Insectos del Museo de París. 4. a serie. Brotéria (Zoológica) **24**: 5–33.
Navás L. 1929a. Comunicaciones entomológicas. 11. Insectos de la Cirenaica. Revista de la [Real] Academia de Ciencias Exactas Fisico-Quimicas y Naturales de Zaragoza **13** (1): 13–28.
Navás L. 1929b. Neurópteros críticos. Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural 9: 113–115.
Navás L. 1930a. Insectos de Somalia y Eritrea (Africa). Boletín de la Sociedad Entomologica de España **13**: 130–137.
Navás L. 1930b. Insectos del Museo de París. 5.a série, 6.a série. Brotéria (Zoológica) **26**: 5–24, 120–144.
Navás L. 1931. Insectos del Museo de París. 7.a série. Brotéria (Zoológica) **27**: 101–113.
Navás L. 1933. Neurópteros exóticos [1.a serie]. Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona (3) **23**: 203–216.
Navás L. 1934. Comunicaciones entomológicas. 17. Insectos de Madagascar. Primera [I] serie. Revista de la [Real] Academia de Ciencias Exactas Fisico-Quimicas y Naturales de Zaragoza **17** (1) (for 1933): 49–76.
Navás L. 1935. Comunicaciones entomológicas. 18. Insectos de Madagascar. Segunda [II] serie. Revista de la [Real] Academia de Ciencias Exactas Fisico-Quimicas y Naturales de Zaragoza **18** (1) (for 1934): 42–74.
Navás L. 1936. Comunicaciones entomológicas. 19. Insectos de Madagascar. Tercera [III] serie. Revista de la [Real] Academia de Ciencias Exactas Fisico-Quimicas y Naturales de Zaragoza **19** (1) (for 1935): 100–110.
Needham J. G. 1913. Neuroptera, Myrmeleonidae from the Indian Ocean. Transactions of the Linnean Society of London, Zoology (1913–1914) **16** (2): 243–246.
New T. R. 1985. A revision of the Australian Myrmeleontidae (Insecta: Neuroptera). I. Introduction, Myrmeleontini, Protoplectrini. Australian Journal of Zoology, Supplementary Series **104**: 1–90.
Ohm P., Hölzel H. 1995. Die Neuropteren der Seychellen. Entomologisches Nachrichtenblatt, Wien (N. F.) **2** (2/3): 3–12.
Ohm P., Hölzel H. 1998. A contribution to the knowledge of the neuropterous fauna of the Comoros: the Neuroptera of Mayotte. In: S. P. Panelius (ed.). Neuropterology 1997. Proceedings of the Sixth International Symposium on Neuropterology (13–16 July 1997, Helsinki, Finland). Acta Zoologica Fennica **209**: 183–194.
Olivier A. G. 1811. Encyclopédie Méthodique. Histoire Naturelle. Insectes, vol. 8, pt. 1. Paris: Chez Panckoucke, p. 1–368.
Oswald J. D., Penny N. D. 1991. Genus-group names of the Neuroptera, Megaloptera and Raphidioptera of the World. Occasional Papers of the California Academy of Sciences **147**: 1–94.
Penny N. D. 2004. Neuroptera, lacewings. In: S. M. Goodman, J. P. Benstead (eds). Natural History of Madagascar. Chicago: Universyty of Chicago Press, p. 663–669.
Poinar G. O., Stange L. A. 1996. A new antlion from Dominican amber (Neuroptera: Myrmeleontidae). Experientia 52: 383–386.
Prost A. 2010. The African genus *Megistoleon* Navás (Neuroptera: Myrmeleontidae: Myrmeleontinae). In: D. Devetak, S. Lipovšek, A. E. Arnett (eds). Proceedings of the 10th International Symposium on Neuropterology (22–25 June 2008, Piran, Slovenia). Maribor, Slovenia: University of Maribor, p. 267–268.
Rambur J. P. 1842. Histoire naturelle des insectes, névroptères. Paris: Librairie Encyclopédique de Roret, 534 p.
Rasnitsyn A. P., Quicke D. L. J. (eds). 2002. History of Insects. Kluwer Academic Publishers, 544 p.
Scotese C. R. [Интернет-документ] 2016. PALEOMAP PaleoAtlas for GPlates. [URL: https://www.earthbyte.org/paleomap-paleoatlas-for-gplates/] Дата обращения: 29.05.2020

Sélys-Longchamps M. E. de. 1862. Névroptères. In: L. Maillard (ed.). Notes sur l'ile de la Réunion (Bourbon). Plates. Volume pagination irregular. Neuropterida parts: (1) «Annexe K. Névroptères». Paris, p. K32–K35.
Stange L. A. 1976. Clasificacion y catalogo mundial de la tribu Dendroleontini con la redescripcion del genero *Voltor* Navás (Neuroptera: Myrmeleontidae). Acta Zoologica Lilloana **31**: 261–320.
Stange L. A. 2004. A systematic catalog, bibliography and classification of the world antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). Memoirs of the American Entomological Institute **74**: iv+ 1–565.
Stange L. A., Miller R. B. 1985. A generic review of the Acanthaclisine antlions based on larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). Insecta Mundi **1**: 29–42.
Tillyard R. J. 1916. Studies in Australian Neuroptera. No. ii. Descriptions of new genera and species of the families Osmylidae, Myrmeleontidae, and Ascalaphidae. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **41**: 41–70.
Tillyard R. J. 1918. Mesozoic insects of Queensland. No. 3. Odonata and Protodonata [and postscripts]. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **43**: 417–436.
Udvardy M. D. F. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the World. IUCN Occasional Paper no. 18. Morges, Switzerland: IUCN, p. 1–48.
Walker F. 1853. List of the specimens of neuropterous insects in the collection of the British Museum. Part II. – (Sialides – Nemopterides). London: British Museum (Natural History), p. 193–476.
Weele H. W., van der. 1907a. Collections recueillies par M. Maurice de Rothschild dans l'Afrique Orientale Anglaise. Insectes: Névroptères nouveaux. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris **13**: 256–258.
Weele H. W., van der. 1907b. Les Myrméléonides de Madagascar. Bulletin Scientifique [or Biologique] de la France et de la Belgique **41**: 249–278.
Weele H. W., van der. 1908. Notizen über Gerstaecker's Myrmeleoniden. Notes from the Leyden Museum **30**: 57–62.
Weele H. W., van der. 1909. Mecoptera and Planipennia of Insulinde. Notes from the Leyden Museum 31: 1–100.
Whittington A. E. 2002. Resources in Scottish neuropterology. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae **48** (2): 371–387.

A REVIEW OF THE ANTLION FAUNA (NEUROPTERA, MYRMELEONTIDAE) OF MADAGASCAR AND AND ANALYSIS OF ITS GENESIS BASED ON THE COLLECTION OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE RAS, ST. PETERSBURG

V. A. Krivokhatsky

Key words: antlions, faunistics, zoogeography, collections, Madagascar.

SUMMARY

Based on the ZIN collection (17 species) and published data, the fauna of antlions of Madagascar is described and its origin is analysed.

The insignificant, most ancient part of the island's modern fauna originates from the Gondwana fauna and represents Madagascar as a fragment of the Gondwana and its Cretaceous refugium. Other species or their ancestors crossed water barriers through air or water; the "feng-shui" process of colonization of the island with monsoons and tsunamis still continues now.

Most species of the genera *Centroclisis* Navás, 1909, *Cymothales* Gerstaecker, 1894, *Neuroleon* Navás, 1909, *Creoleon* Tillyard, 1918, *Myrmeleon* Linnaeus, 1767, and *Cueta* Navás, 1911 recorded from Madagascar are common with the African continent, mainly with East Africa. The ancient and modern repeated penetration of African species on the island sometimes led to the isolation of taxa with subsequent speciation. The Neogene penetration of a single ancestor of the *Palpares insularis–tristis* group from Africa with further speciation of the island's endemics *Palpares insularis* McLachlan, 1894 and *P. amitinus* Kolbe, 1906 is speculated. Apparently, other endemic species of the genus *Palpares* and representatives of the *Centroclisis maillardi* (McLachlan, 1873) group, including several similar species, have separated from the pan-African *Centroclisis distincta* (Rambur, 1842). The monotypic genus *Neguitus* Navás, 1912, close to *Neuroleon*, with the autochthonous species *Neguitus calcaratus*

Navás, which arose probably in the Oligocene–Holocene on the island and later penetrated on the continent with storms, also belongs to the modern subendemics of the island.

Gigantism of the largest representatives of the endemic Gondwanan fauna, *Macroleon validus* (McLachlan, 1894), *Crambomorphus grandidieri* Weele, 1907b, and *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe, 1906), as a part of the endemic subgenus *Palparellus* (*Palpagretus* subgen. n.) with more ancient, Cretaceous–Paleocene, Gondwanan origin is considered a plesiomorphic feature. Gondwanan origin is also assumed for the monotypic tribe Voltorini with the only genus *Voltor* Navás. The endemic monotypic genus *Lybekius* Navás probably has originated from the ancestral lineage of the tribe Pseudoformicaleontini on Eastern Gondwana.

Oriental ties of the Madagascar endemics are less obvious, but the origin of the endemic genera *Madagascarleon* Fraser, 1951 and *Doblina* Navás, 1927 is associated with the breakup of the Eastern Gondwana and Indigascar plates in the Cretaceous. The Madagascar endemic *Paraglenurus pinnula* (Auber, 1955) and the Indonesian *P. scopifer* (Gerstaecker, 1888) are supposed to have descended from the Oriental ancestor of numerous species on Eastern Gondwana prior to the separation of Indigascar from the latter. The endemic *Pseudoformicaleo olsoufieffi* (Navás, 1934) also has Australo-Oriental connections.

The monotypical subgenus *Palpagretus* Krivokhatsky, **subgen. n.** is erected in *Palparellus* for *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe, 1906). A new synonymy is established: *Syngenes maritimus* (Needham) = *S. dolichocercus* Navás, 1914. Two colour morphs are distinguished: *Syngenes maritimus* morpha *typica* with melanized spots on the *CuA*-anastamoses on the fore-wings, and *S. maritimus* morpha *dolichocercus* Navás without spots. New combinations *Centroclisis rixosa* (Navás, 1912), **comb. n.** (ex *Sogra*) and *Macroleon madagascariensis* (Weele, 1908), **comb. n.** (ex *Formicaleo*) are formed.

УДК 595.765.8

НОВЫЙ ВИД ЗЛАТОК РОДА *CANTONIUS* THÉRY, 1929 (COLEOPTERA, BUPRESTIDAE) ИЗ КИТАЯ С НОМЕНКЛАТУРНЫМИ И СИНОНИМИЧЕСКИМИ ЗАМЕТКАМИ К РОДАМ *CANTONIUS* И *CANTONIELLUS* KALASHIAN, 2004

© 2021 г. М. Ю. Калашян

Институт зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии
Национальной академии наук Республики Армения
ул. Паруйра Севака, 7, Ереван, 0014 Армения
e-mail: mkalashian1@gmail.com

Поступила в редакцию 3.09.2020 г.
После доработки 22.09.2020 г.
Принята к публикации 22.09.2020 г.

Из Южного Китая (автономный район Гуанси и провинция Гуандун) описан *Cantonius* (*Procantonius*) *austrisinicus* **sp. n. Обозначены лектотипы** *Cantonius obesus* Obenberger, 1940 и *Aphanisticus cephalicus* Kerremans, 1892 **(***Cantoniellus cephalicus* (Kerremans, 1892)**).** Дана определительная таблица видов подрода *Procantonius* Kalashian, 2004, включающая помимо нового вида и *C.* (*P.*) *obesus* также *C.* (*P.*) *khnzoriani* Kalashian, 2004 и *C.* (*P.*) *jendeki* Kalashian, 2004. Установлены новая комбинация *Cantoniellus laosensis* (Baudon, 1968), **comb. n.** (перенесен из рода *Endelus* Deyrolle, 1864) и новая синонимия: *Cantoniellus laosensis* (Baudon, 1968) = *C. kubani* Kalashian, 2004, **syn. n.**

Ключевые слова: Coleoptera, Buprestidae, *Cantonius* (*Procantonius*) *austrisinicus* sp. n., *Cantoniellus*, Китай, новая комбинация, новая синонимика, лектотипы.

DOI: 10.31857/S0367144521010093

В обширном материале по трибе *Aphanisticini* из Индо-Малайской и с востока Палеарктической области, предоставленном автору для изучения чешскими коллегами, обнаружена небольшая серия нового вида рода *Cantonius* Théry, 1929 из подрода *Procantonius* Kalashian, 2004. Описание нового вида, а также определительная таблица видов этого подрода приводятся ниже. После изучения типовых материалов обозначаются лектотипы некоторых видов родов *Cantonius* и *Cantoniellus* Kalashian, 2004, а также устанавливаются новые комбинация и синонимика.

В тексте приняты следующие сокращения.

EJCB – коллекция Э. Ендека (Братислава, Словакия) (Eduard Jendek's collection, Bratislava, Slovakia), MKCY – коллекция М. Ю. Калашяна (Ереван, Армения), MNHN – Национальный музей естественной истории в Париже (Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France), NHMB – Естественноисторический музей в Базеле

(Naturhistorisches Museum, Basel, Switzerland), NMPC – Народный музей в Праге (Národní Muzeum v Praze, Prague, Czech Republic).

При цитировании этикеток использованы следующие сокращения: п – печатный текст, р – рукописный текст; необходимые пояснения даны в квадратных скобках.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Род **CANTONIUS** Théry, 1929

Théry, 1929 : 57.

Подрод **P r o c a n t o n i u s** Kalashian, 2004

Kalashian, 2004 : 121 (таблица), 122 (описание).

Cantonius (Procantonius) austrisinicus Kalashian, sp. n. (рис. 1, *1*, *2*; 2).

Голотип (NMPC), ♂: **CHINA,** *Guangxi A. R.*, Shiwandashan National Forest Park (forested river valley, at light), 21°54.4′ N, 107°54.2′ E, 290–360 m, 5–9.IV.2013 (M. Fikáček, J. Hájek, J. Růžička). Паратипы, 1 ♂, 3 ♀ (одна из них – аллотип), с такой же этикеткой (NMPC, MKCY); 1 ♂: **CHINA,** *Guangdong Prov.*, Nanling National Nature Reserve, Dadongshan (border of mixed forest), 24°56.0′ N, 112°42.9′ E, 690 m, 18–21.IV.2013 (J. Hájek & J. Růžička) (NMPC). Все экземпляры снабжены также определительной этикеткой: HOLOTYPUS [ALLOTYPUS, PARATYPUS соответственно] *Cantonius* (*Procantonius*) *austrisinicus* sp. n., M. Kalashian det., 2020 (п, на красной бумаге).

С а м е ц. Тело довольно удлиненное, в 2.6–2.7 раза длиннее ширины, умеренно выпуклое, черно-бронзовое, покровы довольно блестящее, без шагренировки, лишь на вогнутых участках переднеспинки и на нижней поверхности покровы в нежной мелкосетчатой шагренировке, с шелковистым блеском (рис. 1, *1*). Длина тела 3.5–4.0, ширина 1.3–1.5 мм.

Голова большая, широкая, по ширине приблизительно равна переднеспинке или едва у́же нее, немного угловато расширена за глазами, наибольшей ширины примерно посередине между задним краем глаз и передним краем переднеспинки. Наличник отогнут назад почти в горизонтальной плоскости, большой, трапециевидный, с глубокой неравномерно дуговидной выемкой дистально. Лоб едва расширен назад, явственно широко треугольно (при осмотре сверху) вогнутый, вдавление не продолжено на темени, далеко не достигает переднего края переднеспинки. Глаза довольно крупные, овальные, умеренно выпуклые, не или едва выступают из контура головы, заметно короче висков (см. сверху). Покровы в умеренно частых простых точках, на лбу изреженных и сглаженных, на темени более частых и четких, а также в узких золотистых чешуйках, позади наличника густых, скрывающих покровы, назад изреженных, на темени единичных. Антенны 11-члениковые, пильчатые начиная с 6-го членика, 6-й членик слабо продольный, последующие примерно равной длины и ширины.

Переднеспинка в 1.9–1.95 раза шире длины, наибольшей ширины примерно у передних 1/3–1/4, ее бока почти прямые или слегка неравномерно слабо дуговидные; передний край слабо двувыемчатый, слегка приподнятый, задний также двувыемчатый, с довольно широкой, короткой предщитковой лопастью, прямолинейно срезанной дистально, с обособленной приподнятой каймой. Переднеспинка слабо выпуклая, узко уплощена латеральнее надкраевых килей, эти последние тонкие, четкие, почти прямые или слегка извилистые, спереди отогнуты к передним углам переднеспинки, достигают ее переднего края, сзади соединяются с приподнятым задним краем переднеспинки слегка ковнутри от ее задних углов. Диск вдоль середины приподнятый, поднятие у передней 1/3 диска продолжено латерально в виде поперечных валиков, немного не достигающих надкраевых килей, спереди и позади валиков диск вогнутый по бокам от срединного возвышения. Покровы в неравномерных крупных (примерно вдвое крупнее, чем на лбу), плоских, довольно четких точках, сглаженных и мельчающих на приподнятых участках

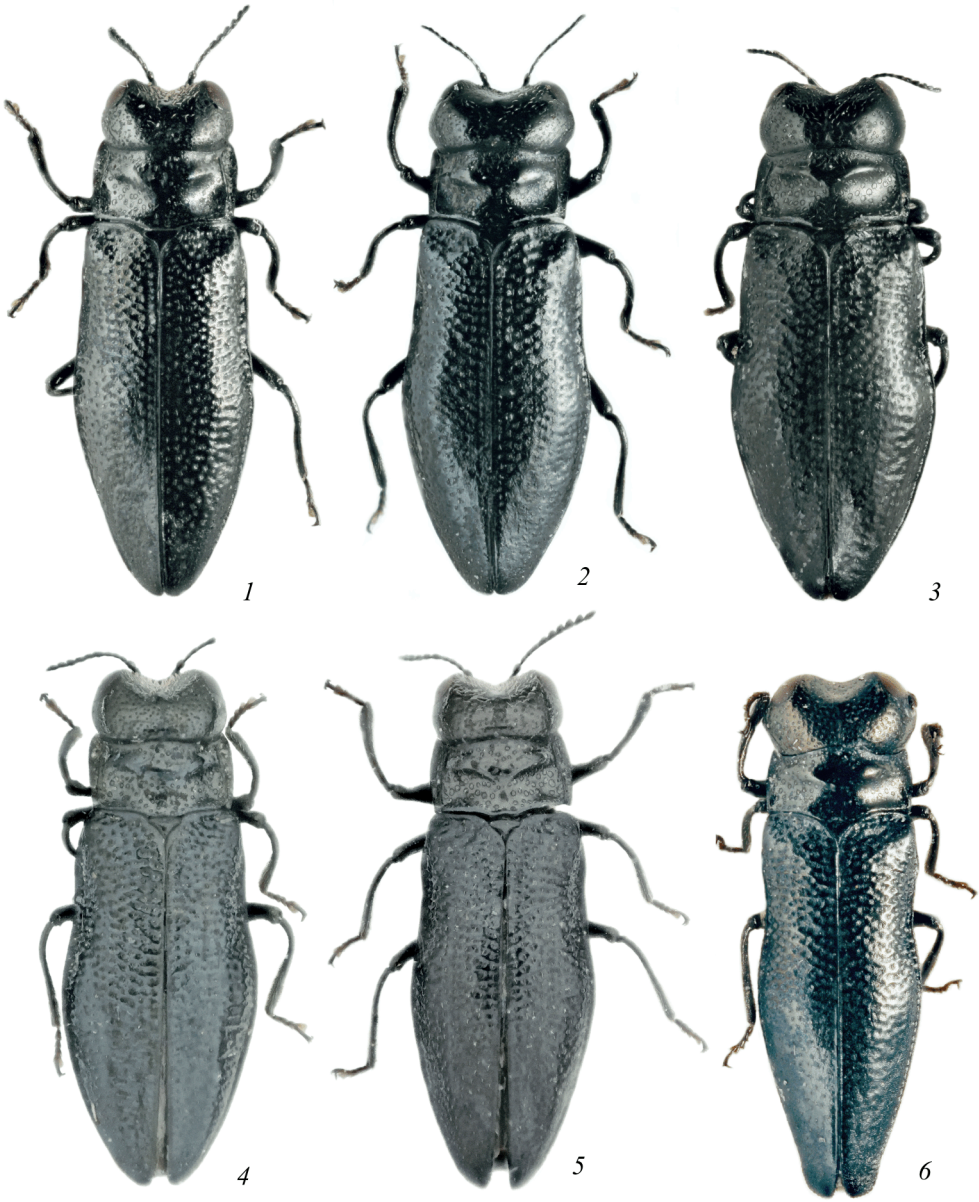

Рис. 1. *Cantonius* (*Procantonius*) spp. и *Cantoniellus laosensis* (Baudon), общий вид.

1, *2* – *C.* (*P.*) *austrisinicus* sp. n. (*1* – голотип; *2* – аллотип); *3* – *C.* (*P.*) *obesus* Obenberger, лектотип; *4* – *C.* (*P.*) *jendeki* Kalashian, голотип; *5* – *C.* (*P.*) *khnzoriani* Kalashian, голотип; *6* – *Cantoniellus laosensis* (Baudon) (голотип *Endelus laosensis*). Рис. *1–3*, *6* – М. Калашян; *4*, *5* – Э. Ендек.

переднеспинки, а также в единичных узких золотистых чешуйках. Щиток крупный, поперечно-треугольный с закругленными боковыми углами и вогнутыми боковыми краями.

Надкрылья заметно шире переднеспинки, в 1.9–1.95 раза длиннее ширины, слабо слегка вогнуто расширены до примерно вершинных 2/5, где достигают наибольшей ширины, затем очень слабо выпукло сужены к довольно узко, слегка порознь неравномерно закругленным вер-

шинам, несущим несколько едва явственных зубчиков. Вдоль боков надкрылья узко уплощены, диск умеренно выпуклый, шов узко приподнят позади середины; поверхность надкрылий спереди в частых грубых точках, местами образующих нечеткие продольные ряды, и в нерегулярных грубых извилистых поперечных морщинках, назад скульптура сильно сглажена, точки мельчают и редеют, морщинки в вершинных 1/3–1/4 надкрылий неявственные. Покровы с единичными узкими чешуйками, как на лбу.

Отросток переднегруди с частыми грубыми точками и короткими поперечными морщинками, остальная часть нижней стороны тела в негустых поверхностных округлых точках, назад сильно сглаженных и мельчающих, у вершины брюшка едва заметных. Анальный вентрит довольно широко закруглен дистально, с едва заметной плоской срединной выемкой, окаймлен узкой глубокой щелью, ее концы впереди далеко не достигают переднего края вентрита, вдоль вершины вентрита имеется нечеткий ряд узких щетинок.

Эдеагус – рис. 2.

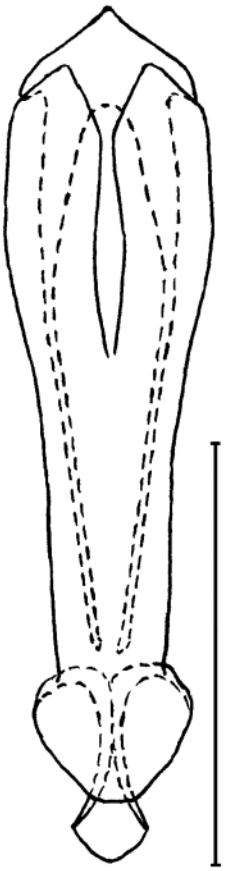

Рис. 2. *Cantonius* (*Procantonius*) *austrisinicus* sp. n., гениталии самца.

Масштабная линейка – 0.5 мм.

С а м к а. Голова немного шире, чем у самца, немного шире переднеспинки, ее бока более сильно и угловато выступающие, опушение лба более равномерное, спереди сгущено, но не скрывает покровы, глаза мельче, сильнее сдвинуты вперед. Членики пиловидной части антенн немного более узкие, а 6-й немного более вытянутый, чем у самца, последующие членики слабо продольные. Анальный вентрит закруглен дистально немного у́же, чем у самца, в остальном строение сходное (рис. 1, *2*).

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. По строению антенн, состоящих из 11 члеников, и надкраевых килей переднеспинки, достигающих ее переднего края, новый вид относится к подроду *Procantonius* Kalashian, 2004; отличительные признаки его указаны в определительной таблице.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Китай (автономный район Гуанси и провинция Гуандун).

Э т и м о л о г и я. Название вида образовано из латинских «austr-» (корень слов со значением «южный», «юг») и «Sina» (Китай), исходя из известного распространия вида в Южном Китае.

Cantonius (Procantonius) obesus Obenberger, 1940 (рис. 1, *3*).

Obenberger, 1940 : 187; Kalashian, 2004 : 124.

Т и п о в о й м а т е р и а л. Лектотип, обозначен здесь (NMPC), ♀: Foochow [Fuzhou], [*Fujian Prov.*] **China**–Fukien (р)/ Typus (п, на красной бумаге)/ *Cantonius obesus* m. (р) Det. Dr. Obenberger (п)/ LECTOTYPUS, *Cantonius obesus* Obenberger 1940, M. Kalashian design., 2020 (п, на красной бумаге).

Распространение. Описан из Китая (провинция Фуцзянь) по неизвестному количеству экземпляров. Здесь обозначается как лектотип единственный экземпляр, хранящийся в NMPC.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ ПОДРОДА PROCANTONIUS KALASHIAN

1(2). Тело широкое, в 2.50–2.55 раза, надкрылья в 1.80–1.85 раза длиннее ширины, резче расширены в основных 2/5. Пунктировка темени крупнее. 3.80–3.95 мм (рис. 1, *3*). Китай (провинция Фуцзянь) ..... **C. (P.) obesus** Obenberger.

2(1). Тело узкое, в 2.6–2.9 раза длиннее ширины, надкрылья в 1.90–2.15 раза длиннее ширины, слабее расширены в основных 2/5. Пунктировка темени мельче.

3(4). Тело у́же, в 2.85–2.90 раза длиннее ширины, надкрылья в 2.10–2.15 раза длиннее ширины. 3.40–4.00 мм (рис. 1, *5*). Китай (провинция Сычуань) .... **C. (P.) khnzoriani** Kalashian.

4(3). Тело шире, в 2.6–2.7 раза длиннее ширины, надкрылья в 1.90–1.95 раза длиннее ширины.

5(6). Глаза немного слабее выпуклые, едва короче висков, последние почти равномерно закругленные у обоих полов (см. сверху). Бока надкрылий в основных 2/5 явственно вогнутые. Голени самца сильнее изогнутые. 3.55–3.75 мм (рис. 1, *4*). Лаос ..... **C. (P.) jendeki** Kalashian.

6(5). Глаза более выпуклые, заметно короче висков, последние у самца слегка, у самки явственно угловато закругленные (см. сверху). Бока надкрылий в основных 2/5 едва вогнутые. Голени самца слабее изогнутые. 3.5–4.0 мм (рис. 1, *1*, *2*). Эдеагус – рис. 2. Китай (автономный район Гуанси и провинция Гуандун) .... **C. (P.) austrisinicus** sp. n.

Род **CANTONIELLUS** Kalashian, 2004

Kalashian, 2004 : 132.

Cantoniellus laosensis (Baudon, 1968), comb. n. (рис. 1, *6*).

Endelus laosensis Baudon, 1968 : 177.

Cantoniellus kubani Kalashian, 2004 : 133, syn. n.

Типовой материал. *Endelus laosensis* Baudon, 1968: Голотип (MNHN), ♂: [*Vientian Prefecture*] P.[hou] K.[hao] Khonaii, IV.65 (р) **Laos** (Baudon) (п)/ TYPE (п, на красной бумаге)/ *Endelus laosensis* mihi (р) A. Baudon det. (п)/ *Cantoniellus laosensis* (Baudon 1968), comb. n., M. Kalashian det., 2020 (п).

Cantoniellus kubani Kalashian, 2004: Голотип (NMPC), ♂: **Laos** CE, ♂ 1–18.v.2001, *Boli Kham Sai Prov.*, 18°21′ N, 105°08′ E, BAN NAPE (8 km NE), ~ 600 m, L. Dembický leg. Паратипы, 5 ♂, 9 ♀, с такой же этикеткой (NMPC, MKCY); 1 ♂, 3 ♀, с такой же этикеткой, но P. Pacholátko leg. (NMPC, MKCY); 1 ♂, 1 ♀ с такой же этикеткой, но Vit Kubáň leg.; 1 ♂, 3 ♀, CE **Laos,** E *Bolikhamsai Prov.*, Ban Nape–>Kaew Nua Pass, 600 ± 100 m, 18°22.3′ N, 105°09.1′ E, 18.IV–1.V.1998, E. Jendek & O. Sausa leg. (EJCB, MKCY); 1 ♂, N **Laos,** *Phongsaly Prov.*, Phongsaly env., ~ 1500 m, 21°41–2′ N, 102°06–8′ E, 28.V.–20.VI.2003, P. Pacholátko leg. (NMPC); 1 ♂, NE **India,** N *West Bengal Prov.*, Darjeeling Distr., Chibo Busty 90 km (KPG), 24.IV.1986, Ch. J. Rai leg. (NMPC); NE **India,** N *West Bengal Prov.*, Darjeeling Distr., Pudung, 24.–25.V.1987, B. Bhakta leg. (NHMB). Все экземпляры снабжены также определительными этикетками: HOLOTYPUS [или PARATYPUS] *Cantoniellus*

kubani sp. n., M. Kalashian det., 2002 (п, на красной бумаге)/ *Cantoniellus laosensis* (Baudon 1968), comb. n., M. Kalashian det., 2019 (п).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Лаос (провинции Болихамсай и Фонгсали, префектура Вьентьян), северо-восток Индии (север штата Западная Бенгалия).

При описании *Cantoniellus kubani* Kalashian, 2004 вид Бодона не был принят во внимание, поскольку материала по *Endelus laosensis* у автора не было, а описание не позволяло с уверенностью определить родовую принадлежность этого вида. Благодаря любезности В. Кубаня я получил возможность изучить голотип *E. laosensis* из коллекции Бодона (в настоящее время в MNHN) и установить его принадлежность к роду *Cantoniellus* и конспецифичность с *C. kubani*.

Cantoniellus cephalicus (Kerremans, 1892).

Aphanisticus cephalicus Kerremans, 1892 : 826.

Cantonius cephalicus: Thery, 1930 : 33; Obenberger, 1934 : 186.

Cantoniellus cephalicus: Kalashian, 2004 : 134.

Т и п о в о й м а т е р и а л. Лектотип, обозначен здесь (MNHN), ♀: [**Myanmar**, *Kayin State*] Carin Cheba [Karen Hills], 900–1100 m, L. Fea [leg.], V XII–88 (п)/ Typus (п, на красной бумаге)/ *cephalicus* Kerr. (р)/ *Aphanisticus cephalicus* Kerr., typus (р)/ *cephalicus* Kerr., Type (р)/ Mus. Civ. Genova (п)/ Exemplaire dessiné (п)/ LECTOTYPUS, *Aphanisticus cephalicus* Kerremans, 1892, M. Kalashian design., 2020 (п, на красной бумаге)/ *Cantoniellus cephalicus* (Kerremans, 1892), comb. n., M. Kalashian det., 2002 (п).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Описан из восточной Мьянмы (штат Кайин) по неизвестному количеству экземпляров.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор считает своим приятным долгом выразить искреннюю признательность чешским коллегам и друзьям В. Кубаню (V. Kubáň, Brno, Czech Republic) и Л. Секерке (Dr. L. Sekerka, NMPC), предоставившим материал для настоящего исследования, а также Э. Ендеку (Dr. E. Jendek, Bratislava, Slovakia) за некоторые фотографии, использованные в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Baudon A. 1968. Catalogue commenté des Buprestidae récoltés au Laos (Deuxième partie). Ministère de l'Information avec l'assistance de la Fondation Asie, Vientiane, 195 p.

Kalashian M. Yu. 2004. Review of the genus *Cantonius* and description of a new cylindromorphine genus from Palaearctic and Oriental regions (Coleoptera: Buprestidae). Folia Heyrovskyana **12** (2–3): 119–136.

Kerremans C. 1892. Viaggio di Leonardo Fea in Birmania e régioni vicine. XLIX. Buprestides. Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova (Ser. 2) **12** (32): 809–832.

Obenberger J. 1934. Buprestidae 4. In: W. Junk, S. Schenkling (eds). Coleopterorum Catalogus. Vol. 12, Pars 143. Berlin–Den Haag: W. Junk, p. 782–934.

Obenberger J. 1940. Ad regionis palaearcticae Buprestidarum cognitionem additamenta. Studie o palaeaktichých krascích (Col. Bupr.). Acta Entomologica Musaei Nationalis Pragae **2 B** (6) (Zool. No. 3): 111–189.

Théry A. 1929. Description d'un genre nouveau de la famille des Buprestides (Col.) appartenant la faune chinoise et remarques diverses. Bulletin de la Société entomologique de France **34** (4): 57–60.

Théry A. 1930. Recherches synonymiques sur les Buprestides et notes diverses. I. Note sur le genre *Galbella* avec descriptiones d'espèces nouvelles; II. Observations concernant la preface du travail de M. Gebhardt; III. A propos de "Opuscula Buprestologica". Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc **10** (1–6): 21–53.

A NEW SPECIES OF THE BUPRESTID GENUS *CANTONIUS* THÉRY, 1929 (COLEOPTERA, BUPRESTIDAE) FROM CHINA WITH NOMENCLATURAL AND SYNONYMIC NOTES ON THE GENERA *CANTONIUS* AND *CANTONIELLUS* KALASHIAN, 2004

M. Yu. Kalashian

Key words: Coleoptera, Buprestidae, *Cantonius* (*Procantonius*) *austrisinicus* sp. n., China, *Cantoniellus*, new combination, new synonymy, lectotypes.

SUMMARY

Cantonius (*Procantonius*) *austrisinicus* **sp. n.** from Southern China (Guangxi Zhuang Autonomous Region and Guangdon province) is described. **Lectotypes** of *Cantonius obesus* Obenberger 1940 and *Aphanisticus cephalicus* Kerremans, 1892 (*Cantoniellus cephalicus* (Kerremans, 1892)) **are designated**. A key to the species of the subgenus *Procantonius* Kalashian, 2004 is provided, including besides *C.* (*P.*) *obesus* and a new species also *C.* (*P.*) *khnzoriani* Kalashian, 2004 and *C.* (*P.*) *jendeki* Kalashian 2004. A new combination *Cantoniellus laosensis* (Baudon, 1968), **comb. n.** (from the genus *Endelus* Deyrolle, 1864) and a new synonymy, *C. laosensis* (Baudon, 1968) = *C. kubani* Kalashian, 2004, **syn. n.** are established.

УДК

К ПОЗНАНИЮ ФАУНЫ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2021 г. П. В. Романцов

Русское энтомологическое общество
ул. Краснопутиловская, 105-9, С.-Петербург, 196240 Россия
e-mail: pawelr@mail.ru

Поступила 17.07.2020 г.
После доработки 2.02.2021 г.
Принята к публикации 2.02.2021 г.

Из Приморского края России описаны два новых вида жуков-листоедов *Aphthona ussuriensis* **sp. n.** и *Tricholochmaea ussuriensis* **sp. n.** Впервые указаны из России 7 видов: *Lema concinnipennis* Baly, 1865; *Phratora ryanggangensis* Gruev, 1994; *Dibolia potanini* Wiese, 1889; *D. zaitzevi* Medvedev, 1980; *Longitarsus hopeianus* Chen, 1941; *L. piceorufus* Chen, 1939 и *Luperomorpha nigra* Chen, 1933. Сообщается о новой находке в России *Longitarsus nipponensis* Csiki, 1940. Описана новая цветовая форма *Cryptocephalus luridipennis* Suffrian, 1854 с хр. Сихотэ-Алинь. Составлены новые определительные таблицы для всех дальневосточных представителей родов *Aphthona* и *Luperomorpha*, а также для дальневосточных видов рода *Monolepta*, имеющих черные надкрылья с желтым рисунком. Для всех вышеперечисленных видов, а также для видов, включенных в определительные таблицы, и для *Aphthona hammarstroemi* Jacobson, 1901, *Tricholochmaea semifulva* Jacoby, 1885 и *Pyrrhalta flavescens* (Weise, 1887), близких к описанным в статье новым видам, приведены фотографии жуков и эдеагуса. Впервые приведены фотографии сперматеки *Monolepta hieroglyphica biarcuata* Weise, 1889 и *M. quadriguttata* (Motschulsky, 1860), а также фотография пигидия самца *M. quadriguttata* (Motschulsky, 1860) с глубоким поперечным вдавлением – этот новый признак хорошо отличает вид от других дальневосточных представителей рода *Monolepta*.

Ключевые слова: *Aphthona*, *Cryptocephalus*, *Dibolia*, *Lema*, *Longitarsus*, *Luperomorpha*, *Monolepta*, *Phratora*, *Pyrrhalta*, *Tricholochmaea*, Дальний Восток, Приморский край, Сибирь.

DOI: 10.31857/S036714452101010X

Фауна жуков российского Дальнего Востока активно изучалась российскими учеными на протяжении прошлого и нынешнего столетий. Результаты их трудов, опубликованные в многочисленных статьях, обобщены в Определителе насекомых Дальнего Востока СССР, в котором есть и таблица для жуков-листоедов. Из публикаций последних лет необходимо упомянуть монографию А. Вархаловского (Warchałowski, 2010), посвященную палеарктическим листоедам, в которую вошло большинство известных с Дальнего Востока России видов, а также главы будущей книги «Определитель листоедов (Chrysomelidae) фауны России», выложенные А. О. Беньковским

(Москва) на сайте Зоологического института Российской академии наук (ЗИН) (https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/keyruchb.htm).

Приморский край, в котором проводились сборы автора статьи, находится на юге Дальнего Востока России. Его географическое положение, а также тот факт, что этот регион не был затронут плейстоценовыми оледенениями, способствовали развитию здесь богатой фауны листоедов. Положение этого региона в непосредственной близости от границ с Китаем, Кореей и Японией, делают вполне вероятным проникновение на территорию Приморского края видов из этих стран. Результатом данного исследования является описание двух новых видов жуков-листоедов из Приморского края, также 7 видов листоедов впервые указаны для территории России (6 видов с юга Дальнего Востока и 1 вид из Восточной Сибири). Для некоторых видов уточнена информация об их морфологических признаках и географическом распространении, а для дальневосточных представителей некоторых родов или групп видов предложены новые варианты определительных таблиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данная работа основана на сборах, сделанных автором в Приморском крае в 2015 и 2016 гг. Был изучен также материал коллекции Зоологического института РАН в С.-Петербурге (ЗИН), включающей теперь коллекцию Л. Н. Медведева, и личной коллекции А. О. Беньковского.

Для мест хранения материала использованы следующие обозначения:

AB – коллекция А. О. Беньковского, Москва, Россия;

PR – коллекция П. В. Романцова, С.-Петербург, Россия;

ZIN – коллекция ЗИН.

Все пропорции члеников усиков и лапок приведены в условных единицах (1 условная единица = 0.25 мм). Для всех новых для фауны России видов, а также для видов, включенных в определительные таблицы, и для *Aphthona hammarstroemi* Jacobson, 1901, *Tricholochmaea semifulva* Jacoby, 1885 и *Pyrrhalta flavescens* (Weise, 1887), близких к описанным в статье новым видам, приведены фотографии жуков и эдеагуса (рис. 1–11). Фотографии габитуса были сделаны цифровой камерой Canon EOS 80D с комбинацией объектива Canon EF 70-200 мм f / 4.0L IS USM и инвертированного объектива Minolta MC Rokkor-PF 50 мм f / 1.7. Для фотографирования эдеагуса крупных видов в дополнение к указанным выше камере и объективам был использован Canon Extender EF 1.4 X II. Фотографии эдеагуса всех представителей трибы Alticini были сделаны цифровой камерой Canon EOS 80D с сочетанием объектива Canon EF 70-200 мм f / 4.0L IS USM и инвертированного объектива EFS 18-55 мм f / 3.5–5.6; для совсем мелких видов в дополнение к вышеперечисленному оборудованию использовался Canon Extender EF 1.4 X II. Все фотографии сделаны послойным методом; изображения, сделанные в разных фокальных плоскостях, были объединены с использованием программного обеспечения Zerene Stacker Professional 1.04.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Lema concinnipennis Baly, 1865 (рис. 1, *1*).

Материал. **Россия,** *Приморский край*, Хасанский р-н, ~19 км З пос. Кравцовка, h ~ 140 м, у реки, 43°19′44″ N, 131°26′05″ E, 13.VII.2016 (П. Романцов), 1 ♀ (PR).

Таксономические замечания. Этот вид хорошо отличается от широко распространенного *Lema cyanella* (Linnaeus, 1758) желтыми 3–5-м стернитами брюшка и слабо выпуклым теменем.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Юг Дальнего Востока России (первое указание), Китай, полуостров Корея, Япония.

Cryptocephalus luridipennis Suffrian, 1854 (рис. 1, *2*; 7, *1*, *2*).

М а т е р и а л. **Россия,** *Приморский край*, южный Сихотэ-Алинь, гора Горелая сопка, 17.VI.1999 (Ю. М. Сундуков), 1 ♂, 2 ♀ (PR).

Т а к с о н о м и ч е с к и е з а м е ч а н и я. Все три экземпляра имеют темную окраску (тело почти полностью черное, с красно-рыжим пятном на вершинах каждого надкрылья (рис. 1, *2*) и, очевидно, представляют собой еще одну цветовую форму этого вида, существование которой необходимо учитывать при составлении определительных таблиц. Изображения номинативного подвида *C. luridipennis* есть в свободном доступе, например на сайте ЗИН (https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/crysp1vw.htm), и здесь не приводятся. Форма эдеагуса у обоих подвидов одинакова.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Этот вид разделяют на 2 подвида: номинативный, характеризующийся более темной окраской (переднеспинка темная с желтыми пятнами у основания или без них, надкрылья желто-рыжие с 2 черными пятнами на каждом) распространен от юго-запада Восточной Сибири **(**(Медведев, Дубешко, 1992: 72 – «Алтай, Тува, Саяны»); этот регион к югу и западу от Енисея, включая бóльшую часть территории Тувы, отнесен к Западной Сибири в Палеарктическом определителе (Lopatin et al., 2010: 596 – «WS (south)**)** до севера Восточной Сибири (Медведев, Дубешко, 1992: 72 – «Якутия») и Дальнего Востока России (Магаданская обл.: Медведев, 1992), на юге Дальнего Востока, в Монголии (Медведев, 1992), Северо-Восточном Китае, Северной Корее и Японии (Лопатин, 2005; Lopatin et al., 2010). Второй подвид, *C. luridipennis pallescens* Kraatz, 1879, характеризуется более светлой окраской (переднеспинка почти всегда с желтыми пятнами у основания, надкрылья у самца без пятен, у самок с пятнами) и встречается на юге Дальнего Востока России, в восточной Монголии и Северной Корее (Медведев, 1992).

Phratora ryanggangensis Gruev, 1994 (рис. 1, *3*; 7, *3*, *4*).

М а т е р и а л. **Россия,** *Приморский край*, Партизанский р-н, хр. Чандалаза, h ~ 220–740 м, 43°00′50″ N, 133°01′17″ E – 43°00′32″ N, 133°00′22″ E, 14–15.VI.2015 (П. Романцов), 4 ♂, 1 ♀ (PR, ZIN). **China.** *Hebei*, Nei Mongo, Chendge-Chifeng Pass, 41.6° N, 118.2° E, 30–31.V.2002 (J. Turna), «*Phratora ryanggangensis* Gruev, 1994, M. Daccordi det.», 1 ♂ (AB).

Т а к с о н о м и ч е с к и е з а м е ч а н и я. Этот вид был описан из Северной Кореи (Gruev, 1994), он отличается от *Ph. vitellinae* (Linnaeus, 1758) более спутанной пунктировкой надкрылий (особенно на боках), расширенным 1-м члеником передних лапок у самца (в 1.25–1.30 раза у́же 3-го членика), сильно изогнутым в профиль эдеагусом с невыпуклой нижней стороной и с вершиной, имеющей более или менее четко обособленный выступ. У *Ph. vitellinae* более равномерная пунктировка надкрылий, более узкий 1-й членик передних лапок у самца (в 1.4–1.6 раза у́же 3-го членика) и менее изогнутый в профиль эдеагус с выпуклой нижней стороной и равномерно закругленной вершиной.

П р и м е ч а н и е. Изучение эдеагуса экземпляра из Хэбэя в коллекции А. О. Беньковского подтвердило, что он относится к *Ph. ryanggangensis*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Юг Дальнего Востока России (первое указание), Китай (Хэбэй: Kippenberg, 2010), Северная Корея.

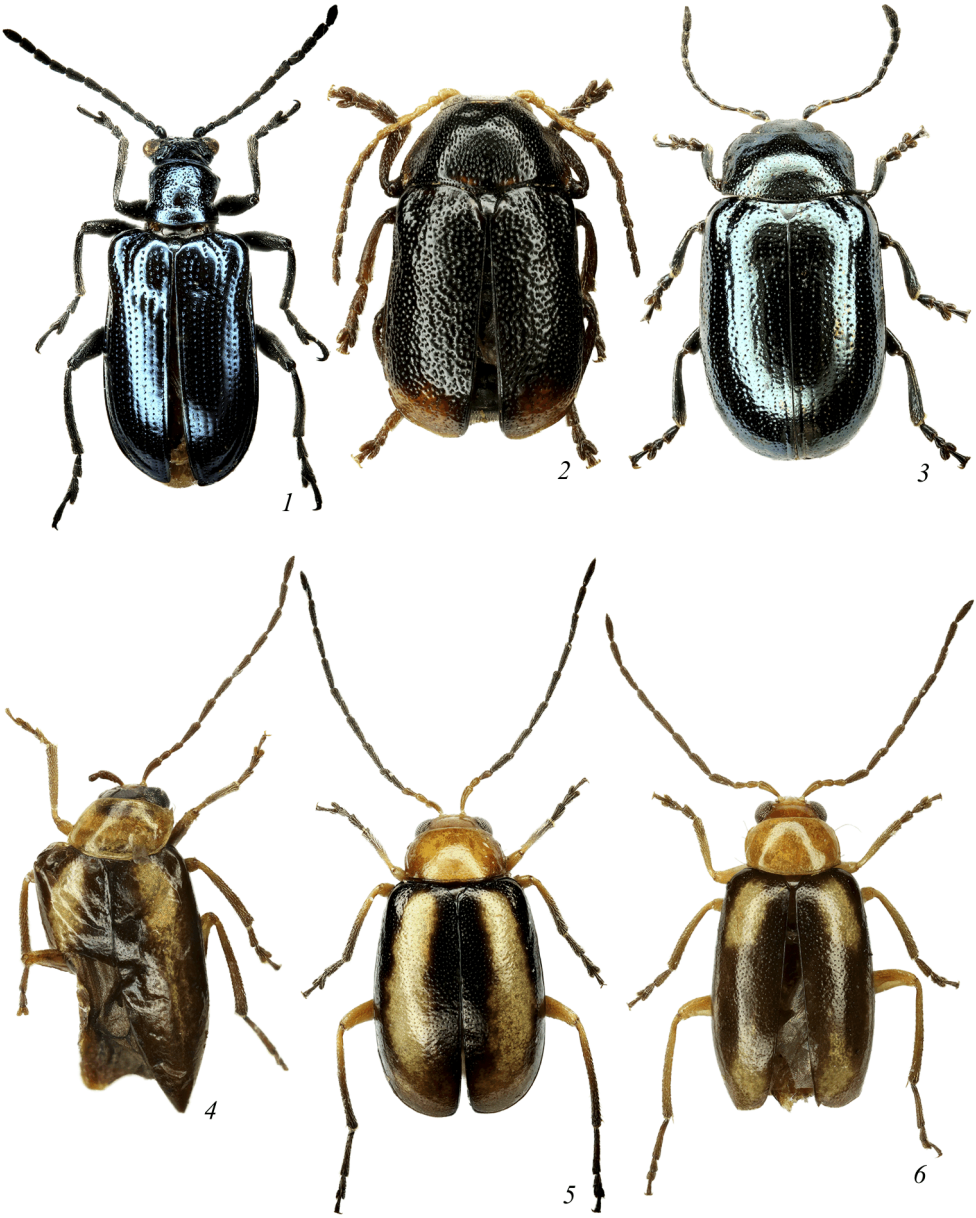

Рис. 1. Chrysomelidae, общий вид жуков сверху.

1 – Lema concinnipennis Baly, 1865; *2 – Cryptocephalus luridipennis* Suffrian, 1854; *3 – Phratora ryanggangensis* Gruev, 1994; *4–6 – Monolepta eoa* Ogloblin, 1936 (*4* – синтип; *5*, *6* –Приморский край).

Род **MONOLEPTA** Chevrolat, 1836

Таксономические замечания. *Monolepta* – один из самых крупных родов жуков-листоедов, распространенный в тропических и субтропических регионах и насчитывающий в мировой фауне около 600 видов. Для фауны Дальнего Востока России отмечено 9 представителей этого рода. Из работ, по которым можно определять дальневосточных *Monolepta*, в первую очередь следует упомянуть посвященную Galerucinae монографию Д. А. Оглоблина (1936), определительные таблицы видов этого рода есть также в работах Л. Н. Медведева (1992) и А. Вархаловского (Warchałowski, 2010). Таблица для определения представителей рода *Monolepta* фауны России опубликована А. О. Беньковским на сайте ЗИН (https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/galerkey.htm). Несмотря на высокое качество существующих ключей, могут возникнуть трудности при определении по ним дальневосточных видов *Monolepta* с неодноцветными надкрыльями (*M. hieroglyphica biarcuata* Weise, 1889, *M. eoa* Ogloblin, 1936 и *M. quadriguttata* (Motschulsky,1860)**).** Причина их в том, что традиционно, начиная с работ Д. А. Оглоблина, для различения этих видов использовалась окраска брюшка, которая у видов этого рода довольно изменчива; у некоторых дальневосточных видов она может быть от полностью желтой до темно-бурой или даже черной. Ниже я предлагаю скорректированную часть ключа для дальневосточных видов, имеющих черные надкрылья с желтым рисунком, которая может быть легко вставлена в любой из вышеперечисленных ключей.

– Надкрылья черные, с рыже-желтыми пятнами или полосами, иногда желтый рисунок расширен и занимает бóльшую часть поверхности надкрылий. Средне- и заднегрудь, усики (кроме основания), вершины голеней и лапки черные. Брюшко от желтого до черно-бурого или полностью черное.

а (б). Пигидий самца в апикальной трети с глубоким поперечным вдавлением, более глубоким в центральных двух третях и несколько ослабленным по краям; поверхность пигидия в центральной части бугровидно вздута по обе стороны этого вдавления (рис. 10, *11*). Надкрылья (рис. 2, *2*) черные с двумя желтыми пятнами (одно небольшое, огибающее плечевой бугорок, и второе более крупное, занимающее вершинную четверть надкрылья). Брюшко черное. Эдеагус (рис. 8, *5*, *6*) в апикальной четверти сужен, при осмотре в профиль верхушка выглядит утолщенной. Средняя часть васкулюма сперматеки тоньше, переход от неё к узкой апикальной части менее чёткий (рис. 10, *10*). Длина тела 3.5–4.2 мм ..... **M. quadriguttata** (Motschulsky, 1860).

б (а). Поверхность пигидия самца более или менее равномерно выпуклая, без поперечного вдавления. Брюшко от желтого до черно-бурого. Надкрылья черные с продольной желтой полосой (иногда прерванной) или с более сложным желтым рисунком. Эдеагус сужен в апикальной четверти или равномерно от основания до вершины, при осмотре в профиль верхушка не выглядит утолщенной. Средняя часть васкулюма сперматеки толще, узкая апикальная часть четко отделена от средней (рис. 10, *9*).

в (г). Надкрылья черные с продольной желтой полосой (типичная форма, рис. 1, *4*, *5*) иногда желтая полоса ослаблена в апикальной половине или прервана в средней части, в последнем случае желтый рисунок состоит из продольного пятна в базальной трети и маленького пятна перед вершиной (рис. 1, *6*). Эдеагус равно-

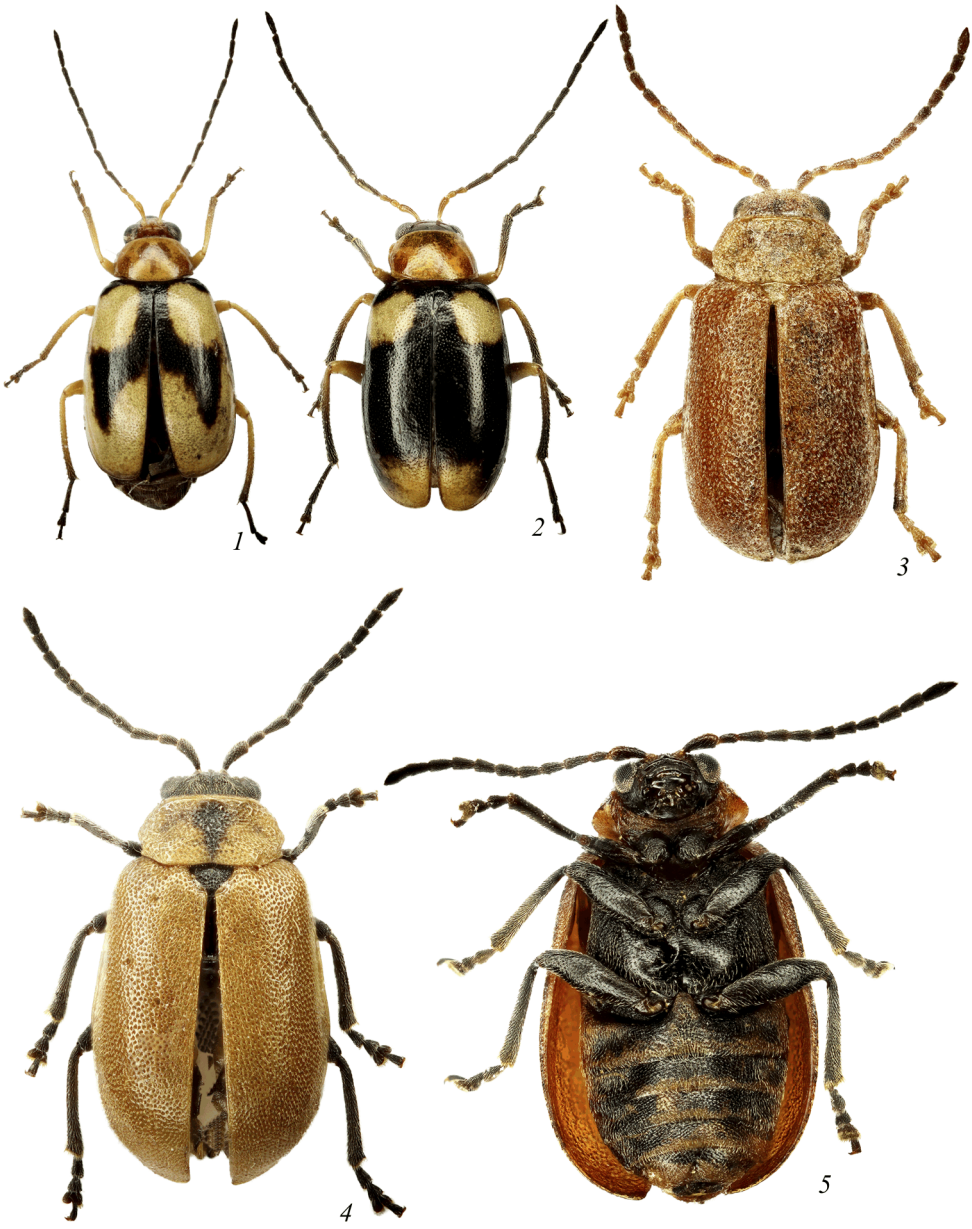

Рис. 2. Galerucini, общий вид жуков сверху (*1–4*) и снизу (*5*).

1 – Monolepta hieroglyphica biarcuata Weise, 1889; *2 – M. quadriguttata* (Motschulsky, 1860); *3 – Pyrrhalta flavescens* (Weise, 1887); *4*, *5 – Tricholochmaea semifulva* Jacoby, 1885.

мерно сужается от основания до вершины (рис. 8. *1*, *2*). Длина тела 3.0–4.3 мм ..... **M. eoa** Ogloblin, 1936.

г (в). Базальная половина надкрылий и отходящая от нее полоса к вершине черные; большое пятно между плечевым бугорком и швом, а также апикальная половина (за исключением узкого черного краевого окаймления) надкрылий рыже-желтые (рис. 2, *1*). Эдеагус сужен в апикальной четверти (рис. 8, *3*, *4*). Длина тела 3.0–3.7 мм ..... **M. hieroglyphica biarcuata** Weise, 1889.

Род **TRICHOLOCHMAEA** Laboissière, 1932

Таксономические замечания. Представители этого рода характеризуются следующими признаками: тело выпуклое, сверху покрыто негустыми короткими полуприлегающими волосками; переднеспинка более или менее угловато расширена посередине; надкрылья вдоль боковой каемки с тесно прилегающей к ней валикообразной выпуклостью; верхний край всех голеней с четким килем. *Tricholochmaea* рассматривался как подрод рода *Lochmaea* Weise, 1883 (Оглоблин, 1936), как синоним *Pyrrhalta* Joannis, 1866 (Xue, Yang, 2010; Yang et al., 2015) или как самостоятельный род (Beenen, 2010; Warchałowski, 2010). Различия между *Tricholochmaea* и *Pyrrhalta* недостаточно четкие, так как приведенные выше отличительные признаки могут быть заметно изменчивыми даже у близких видов, однако я помещаю описываемый здесь новый вид в род *Tricholochmaea.*

Tricholochmaea ussuriensis Romantsov, sp. n. (рис. 3, *1*, *2*; 7, *9*, *10*).

Материал. Голотип, ♂: **Russia,** *Primorskii Terr*., Shkotovskii Distr., Anisimovka Vill., h ~ 290 m, 43°10′07″ N, 132°46′10″ E, 16–20.VI.2015 (P. Romantsov) (PR).

Самец (голотип). Длина тела 5.0 мм, ширина 2.5 мм. Верхняя сторона тела буровато-желтая. Голова буровато-желтая, верхняя губа, задняя часть темени вдоль границы с переднеспинкой и область вдоль внутренних краев глаз темно-коричневые, на лбу есть два неотчетливых продольных коричневатых штриха. Три базальных членика усиков рыжие снизу и черные сверху, остальные членики сильнее затемнены, членики начиная с 6-го выглядят полностью черными, хотя и сохраняют узкую коричневую полоску на нижней стороне. Ноги буровато-желтые, верхняя сторона голеней и последние два членика лапок коричневатые. Вид сверху – рис. 3, *1*. Нижняя сторона (рис. 3, *2*) тела коричневая.

Верхняя губа с почти прямым передним краем, поверхность выпуклая, не пунктированная, но покрытая тонкой микроскульптурой, с несколькими волосками вблизи передних углов. Лобный киль треугольный, широкий и выпуклый. Лобные бугорки слабо выпуклые, покрыты густой микроскульптурой, разделены тонкой, но глубокой бороздкой, сзади нечетко отграничены от темени. Темя покрыто густой пунктировкой. Глаза овальные (в 1.3 раза длиннее ширины), сильно выпуклые, расстояние между внутренними краями глаз в 1.6 раз шире поперечного диаметра глаза. Щеки примерно в три раза короче поперечного диаметра глаза. Усиковые впадины сближены, расстояние между их внутренними краями примерно в 2 раза меньше поперечного диаметра глаза и более чем в три раза меньше расстояния между внутренними краями глаз. Усики примерно в 1.6 раза короче тела, соотношения члеников по длине – 13 : 8 : 13 : 11 : 10 : 10 : 10 : 9 : 10 : 10 : 15, по ширине – 6 : 4 : 5 : 5 : 5 : 5 : 5 : 5 : 5 : 5 : 5.

Переднеспинка в 1.81 раза шире длины, наиболее широкая немного дистальнее середины. Передний край слегка вогнут, задний край на большей части почти прямой, бока округленно угловатые. Передний и задний края неокаймленные, боковые края узко окаймленные. Передние углы остроугольные, выступают наружу в виде маленьких зубчиков, каждый угол с длинной торчащей щетинкой; задние углы тупоугольные, слегка выступают наружу. Диск с желобовид-

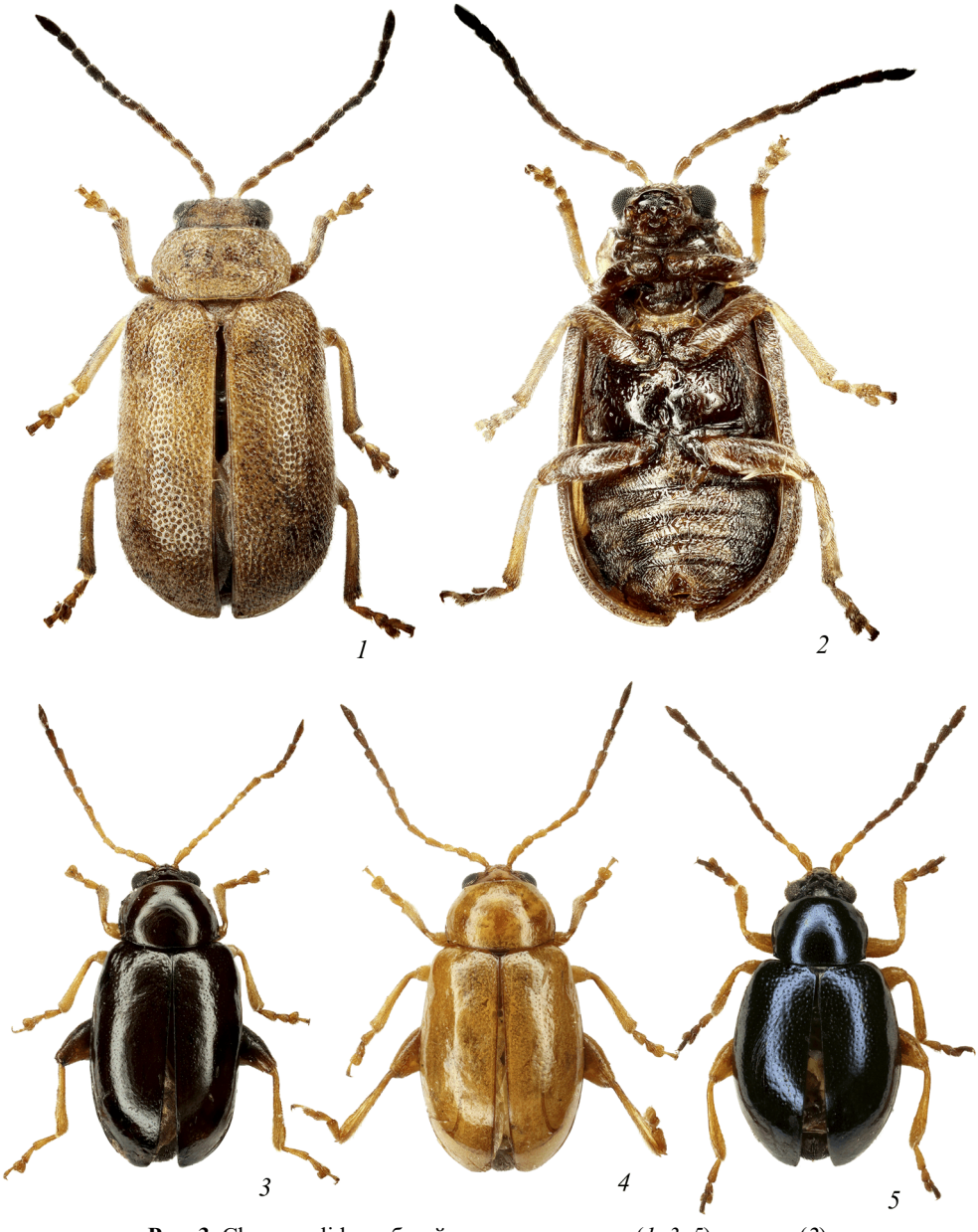

Рис. 3. Chrysomelidae, общий вид жуков сверху (*1*, *3–5*) и снизу (*2*).
1, *2* – *Tricholochmaea ussuriensis* sp. n.; *3*, *4* – *Aphthona beckeri* Jacobson, 1897 (*3* – темная форма, *4* – светлая форма); *5* – *A. erichsoni* (Zetterstedt, 1838).

ным срединным и широкими глубокими боковыми вдавлениями. Вся поверхность диска покрыта мелкими, слабо видимыми, полуприлегающими волосками и густыми крупными точками, немного более крупными по бокам, при этом даже точки посередине диска не меньше, чем точки на надкрыльях.

Щиток треугольный, с острой вершиной, густо и морщинисто пунктирован.

Надкрылья в 1.5 раза длиннее ширины, выпуклые, от плечевых бугорков до вершинной четверти почти параллельносторонние, на вершинах широко округлены. Поверхность надкрылий покрыта густыми крупными точками и негустыми полуприлегающими волосками, лучше заметными, чем на переднеспинке. Боковые края узкие, слабо распластанные, при осмотре сверху не видимы под плечевыми бугорками. Эпиплевры (рис. 3, *2*) равномерно сужаются от основания к вершине, доходя до самых вершинных углов надкрылий; их поверхность морщинисто пунктированная, покрыта редкими, короткими, полуприлегающими волосками.

Ноги крепкие, короткие, 1-й членик передних лапок не расширен. Все голени прямые. 1-й членик задних ног короткий, короче двух следующих члеников вместе взятых.

Нижняя сторона тела (рис. 3, *2*) покрыта прилегающими волосками, более густыми на плеврах груди и брюшке. Передние тазики сзади открыты, отросток переднегруди узкий, почти не виден между передними тазиками. 5-й стернит брюшка с глубоким треугольным вдавлением, простирающимся на 2/3 длины стернита.

Эдеагус узкий с острой вершиной, в профиль слабо изогнутый, со слегка отогнутым книзу кончиком (рис. 7, *9*, *10*). Длина эдеагуса 1.85 мм.

Сравнительные замечания. На Дальнем Востоке России распространены два вида, близкие к описываемому: *T. semifulva* (Jacoby, 1885) и *Pyrrhalta flavescens* (Weise, 1887). *Tricholochmaea semifulva* легко отличается от нового вида окраской (рис. 2, *4*): черными теменем, пятном на переднеспинке, средне- и заднегрудью и ногами; более короткими эпиплеврами, не достигающими вершинного угла надкрылий (рис. 2, *5*), а также строением эдеагуса (рис. 7, *7*, *8*). *Pyrrhalta flavescens* был описан в роде *Galerucella*, рядом авторов рассматривался как *Tricholochmaea*, но в Каталоге палеарктических жуков приведен в составе рода *Pyrrhalta.* Три причисленные вида близки друг к другу, причем одноцветно светло-коричневой окраской (рис. 2, *3*) и эпиплеврами, достигающими вершинного угла надкрылий, *P. flavescens* очень похож на описываемый здесь вид, но легко отличается мелкой и неявственной пунктировкой переднеспинки, а также листовидно расширенным и уплощенным на вершине эдеагусом (рис. 7, *5*, *6*). Кроме того, *T. ussuriensis* sp. n. отличается от обоих этих видов редкими и приподнятыми волосками на надкрыльях, в то время как надкрылья *P. flavescens* и *T. semifulva* покрыты более густыми короткими, почти прилегающими волосками. Из китайских видов *T. ussuriensis* sp. n. наиболее близок к *T. ochracea* Gressit et Kimoto, 1963, *T. salicicola* Wilcox, 1971 и *T. sikanga* Gressit et Kimoto, 1963, у которых верхняя сторона тела тоже одноцветная и эпиплевры достигают вершинного угла надкрылий. *Tricholochmaea ochracea* с юго-востока Китая, имеющий редкие и приподнятые волоски на надкрыльях, а также переднеспинку, ширина которой менее чем в 2 раза превосходит длину, очень похож на новый вид, но отличается красно-коричневой окраской верхней стороны тела и формой эдеагуса (рис. 11, *1–4*). *Tricholochmaea salicicola*, имеющий окраску от светло- до красно-коричневой, отличается от нового вида более широкой переднеспинкой, ширина которой более чем в 2 раза превосходит длину, более густыми волосками на надкрыльях и формой эдеагуса (рис. 11, *5*, *6*). *Tricholochmaea sikanga*, описанный по самке из Западного Китая (Sikang), отличается более крупными размерами (6.2–6.6 мм), а также широкой переднеспинкой (в 2.3 раза шире длины) с максимальной шириной вблизи основания. Из японских видов *T. ussuriensis* sp. n. может быть сравнен только с *T. takeii* (Chûjô, 1950), который отличается от него эпиплеврами, исчезающими в апикальной части надкрылий, а также красно-коричневой окраской с черными головой, бедрами и нижней стороной.

Род **APHTHONA** Chevrolat, 1837

Несмотря на наличие ревизий палеарктических и ориентальных видов рода *Aphthona* (Konstantinov, 1998; Konstantinov, Lingafelter, 2002), определителя палеарктических жуков-листоедов (Warchałowski, 2010), определителя насекомых Дальнего Востока России, в которых есть определительные таблицы видов рода *Aphthona*, а также ключей для представителей этого рода из Китая (Chen, 1938; Gressitt, Kimoto, 1963) и Японии (Ohno, 1962, 1966; Takizawa, 2011), все же нет удобной таблицы для определения видов *Aphthona* с Дальнего Востока России. Части видов, встречающихся в этом регионе, в нашем дальневосточном определителе нет (Медведев, 1992), а в определителе А. Вархаловского (Warchałowski, 2010) некоторые видовые признаки приведены с ошибками. Здесь предлагается новая таблица, в которую включены все виды этого рода, известные с Дальнего Востока России.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА APHTHONA ФАУНЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

1 (4). Тело желтое.

2 (3). Верхняя губа и шов надкрылий черные, контрастно выделяются на общем желтом фоне (рис. 4, *2*). Лобные бугорки нечетко отделены от темени. Эдеагус в вершинной половине постепенно уплощен, более постепенно сужен к вершине, вершина не притуплена; вентральная сторона эдеагуса с неглубокой узкой бороздкой (рис. 8, *13*, *14*). Длина тела 2.3–2.8 мм. Восточная Сибирь, Дальний Восток России (Приморский край), Монголия, Западный Китай, Япония .... **A. interstitialis** Weise, 1887.

3 (2). Верх одноцветно желтый (рис. 3, *4*), иногда верхняя губа слегка затемнена, но не выглядит контрастно черной. Лобные бугорки четко очерчены и отделены от темени глубокими бороздками Эдеагус при осмотре сбоку коротко скошен лишь у вершины, коротко сужен к вершине при осмотре сверху, вершина притуплена; вентральная сторона эдеагуса с широким продольным вдавлением в апикальной трети (рис. 8, *7*, *8*). Длина тела 2.4–3.4 мм. Восточная Европа, Восточная Сибирь, Дальний Восток России, Казахстан, Монголия .... светлая форма **A. beckeri** Jacobson, 1897.

4 (1). Тело черное с металлическим блеском или без него.

5 (8). Тело черное или темно-бурое без металлического блеска, переднеспинка без точек.

6 (7). Задние бедра темно-бурые. Общий вид – рис. 3, *3*. Пунктировка надкрылий полностью спутана. Вершина эдеагуса притуплена (рис. 8, *7*, *8*). Лобные бугорки отделены от темени четкими, глубокими бороздками. Длина тела 2.4–3.4 мм темная форма ..... **A. beckeri** Jacobson, 1897.

7 (6). Все ноги желтые. Общий вид – рис. 4, *6*. Пунктировка в передней трети надкрылий образует неотчетливые ряды. Эдеагус на вершине коротко округло оттянут (рис. 9, *5*, *6*). Лобные бугорки отделены от темени тонкими и неглубокими бо-

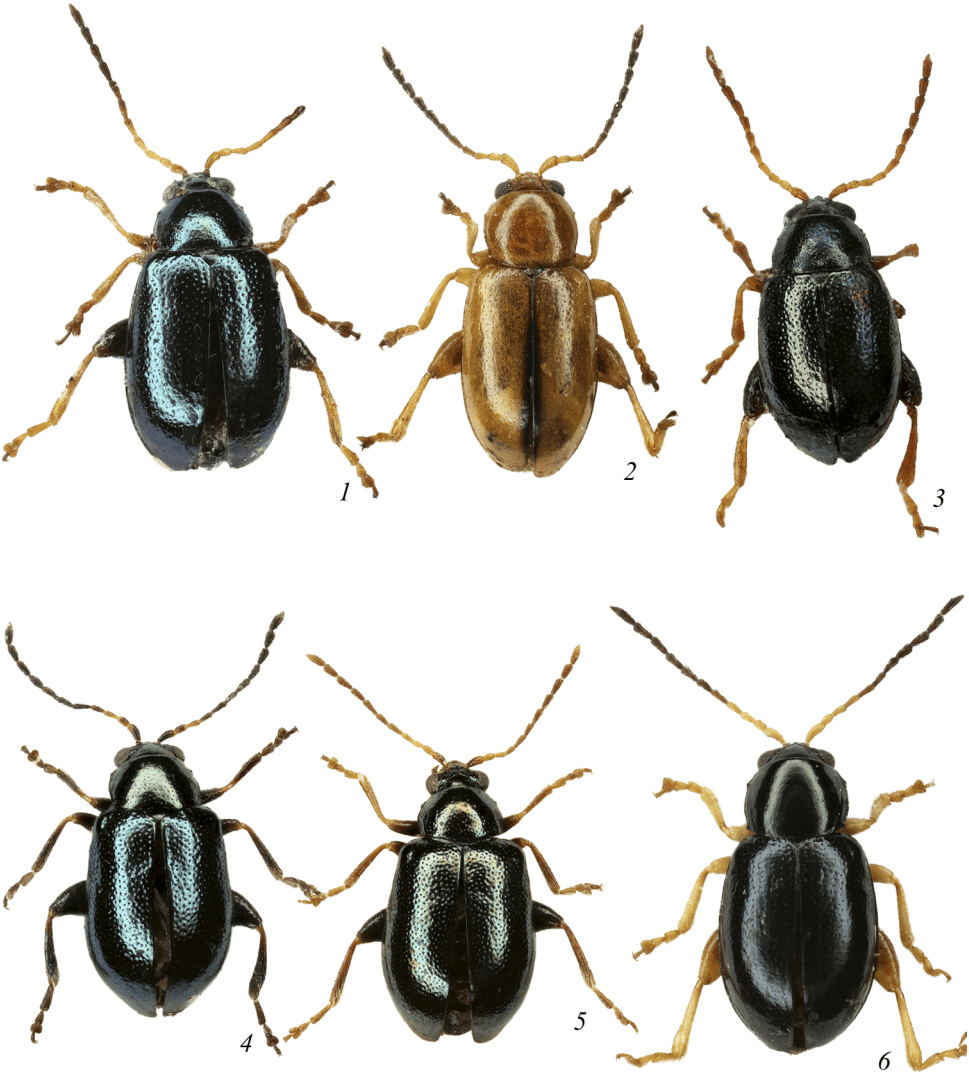

Рис. 4. *Aphthona* spp., общий вид жуков сверху.

1 – A. hammarstroemi Jacobson, 1901 (синтип); *2 – A. interstitialis* Weise, 1887; *3 – A. jakuta* Ogloblin, 1926; *4 – A. modesta* Weise, 1887; *5 – A. perminuta* Baly, 1861; *6 – A. tolli* Ogloblin, 1926.

роздками. Длина тела 2.0–2.3 мм. Сибирь, Дальний Восток России, Казахстан, Монголия, Китай ..... **A. tolli** Ogloblin, 1926.

8 (5). Тело черное с явственным металлическим блеском, переднеспинка с четкими точками или почти без точек.

9 (10). Ноги целиком желтые; лобный киль очень широкий, едва выпуклый. Переднеспинка без точек. Верх с очень слабым темно-синим блеском (рис. 3, *5*). Длина тела 1.8–2.3 мм. Эдеагус ланцетовидный с узко округленной вершиной и очень слабым широким продольным вдавлением на вентральной стороне

(рис. 8, *9*, *10*). Северная и Восточная Европа, Восточная Сибирь, весь Дальний Восток России, Монголия ..... **A. erichsoni** (Zetterstedt, 1838).

10 (9). Хотя бы задние бедра темные; лобный киль у́же, в разной степени выпуклый. Переднеспинка с точками, иногда очень мелкими. Металлический блеск на переднеспинке и надкрыльях более явственный.

11 (12). Лобные бугорки нечетко отделены от темени. – Переднеспинка четко пунктирована. Задние бедра полностью и бо́льшая часть передних и средних ног зачернены. Общий вид – рис. 4, *3*. Длина тела 2.0–2.4 мм. Эдеагус на вершине узко округлен, бока его перед вершиной почти не округлены (рис. 8, *15*, *16*). Восточная Сибирь, Дальний Восток России, Монголия ..... **A. jakuta** Ogloblin, 1926.

12 (11). Лобные бугорки отделены от темени четкими бороздками.

13 (16). Длина тела 1.8–2.3 мм. Переднеспинка четко пунктирована, ноги по большей части затемненные с желтыми коленями. 1-й членик усиков затемнен. Два очень похожих вида, четко различающихся только по форме эдеагуса (см. также примечание).

14 (15). Передние и средние ноги темные с рыжими сочленениями. Общий вид – рис. 4, *4*. Эдеагус в средней части сужен, в вершинной части ложковидно расширен, на вершине утолщен, вентральная сторона без киля (рис. 9, *1*, *2*). Юг Дальнего Востока России (Хабаровский и Приморский края), Северо-Восточный Китай, полуостров Корея ..... **A. modesta** Weise, 1887.

15 (14). Передние и средние голени в той или иной степени осветлены. Общий вид – рис. 4, *5*. Эдеагус почти параллельносторонний, сильно сужен к уплощенной треугольной вершине, с острым килем на вентральной стороне (рис. 9, *3*, *4*). Юг Дальнего Востока России (Приморский край, о. Сахалин, Курильские острова), Япония, Тайвань ..... **A. perminuta** Baly, 1861.

16 (13). Длина тела 2.5 мм или больше. Пунктировка переднеспинки очень мелкая, передние голени желтые.

17 (18). 1-й членик усиков, передние и средние ноги желтые. Общий вид – рис. 5, *1*. Эдеагус на вентральной стороне с глубокой срединной бороздкой (рис. 9, *7*, *8*). Длина тела 2.6–3.2 мм. Восточная Сибирь, юг Дальнего Востока России (Приморский край), Северная Корея ..... **A. trivialis** Weise, 1887.

18 (17). 1-й членик усиков сверху черный со слабым металлическим блеском, передние и средние бедра темные, средние голени частично затемнены. Общий вид – рис. 5, *2*. Эдеагус на вентральной стороне без срединной бороздки (рис. 11, *7–9*). Длина тела 2.5 мм. Юг Дальнего Востока России (Приморский край) .... **A. ussuriensis** sp. n.

Таксономические замечания. *Aphthona perminuta* Baly, 1861 и *A. modesta* Weise, 1887 внешне очень сходны и достоверно различаются только по форме эдеагуса. Обычно у *A. perminuta* более светлые передние и средние голени, тогда как у второго вида голени по большей части затемнены. Тем не менее, этот признак варьирует и меланистические экземпляры *A. perminuta* могут быть спутаны с *A. modesta*. Эдеагус у этих видов очень своеобразного и резко различного строения. *Aphthona perminuta* встречается в основном на островах, в то время как ареал *A. modesta* нахо-

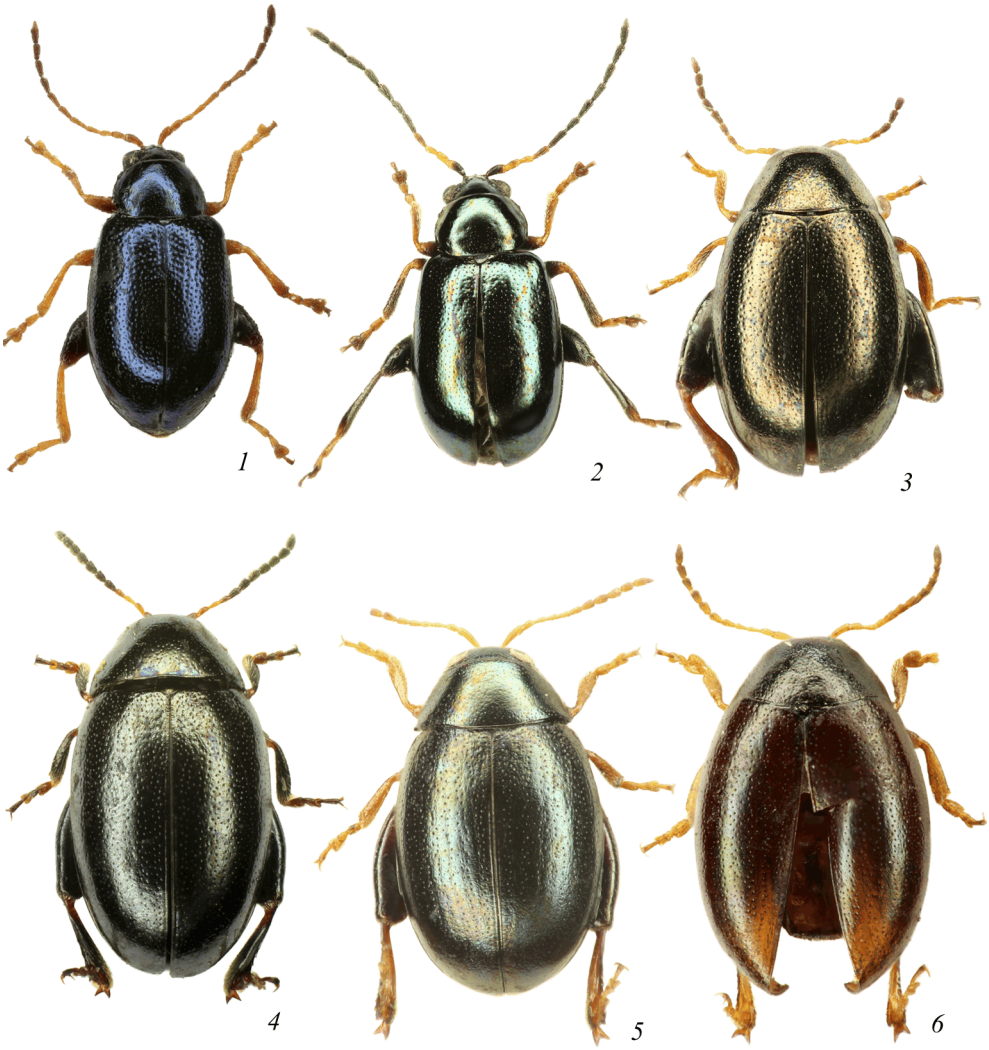

Рис. 5. Alticini, общий вид жуков сверху.

1 – *Aphthona trivialis* Weise, 1887; *2* – *A. ussuriensis* sp. n.; *3*, *4* – *Dibolia potanini* Wiese, 1889 (*3* – голотип, *4* – Приморский край); *5*, *6* – *D. zaitzevi* Medvedev, 1980 (*5* – Забайкальский край, *6* – голотип).

дится в материковой части. В коллекции А. О. Беньковского есть экземпляры обоих видов из одного места (с. Самарка в Чугуевском р-не Приморского края).

Aphthona ussuriensis Romantsov, sp. n. (рис. 5, *2*; 11, *7–9*).

Материал. Голотип, ♂: **Russia,** *Primorskii Terr*., Shkotovskii Distr., Anisimovka Vill., h ~ 290 m, 43°10′07″ N, 132°46′10″ E, 16–20.VI.2015 (P. Romantsov) (ZIN).

Самец (голотип). Длина тела 2.5 мм, ширина 1.2 мм. Верхняя сторона тела металлически сине-зеленая. 1-й членик усиков с верхней стороны черный со слабым металлическим блеском, его вершина и нижняя сторона рыжие; 2-й и 3-й членики рыжие, 4-й затемнен, остальные членики черные. Передние ноги рыжие с черными бедрами (за исключением вершин) и слегка затем-

ненными голенями; средние ноги с черными бедрами и сильно затемненными голенями (основания голеней бурые); задние ноги с черными бедрами и голенями, вершины голеней и лапки бурые; два последних членика всех лапок темнее двух первых члеников. Низ тела черный. Общий вид – рис. 5, *2*.

Верхняя губа широкая, со слегка закругленным передним краем. Передняя часть головы выпуклая, с 4 длинными светлыми щетинками, направленными вперед. Лобный киль довольно узкий и выпуклый, расстояние между усиковыми впадинами примерно в 2 раза меньше расстояния между внутренними краями глаз. Лобные бугорки умеренно выпуклые, удлиненно-треугольные, косо расположены по отношению друг к другу, сзади ограничены четкими, но тонкими бороздками, образующими тупой угол. Темя выпуклое и блестящее, без точек, но с четкими и длинными поперечными морщинками. Глаза овальные, сильно выпуклые. Усики довольно длинные, в 1.35 раза короче тела. 1-й членик усиков большой, вздутый; 2-й слегка утолщенный, цилиндрический; 3-й цилиндрический, в 1.5 раза у́же 2-го; 4-й и 5-й едва шире 3-го, слабо утолщены на вершине; остальные членики четко расширены вблизи вершины, в самой широкой части примерно равны по ширине 2-му членику. Отношение члеников усиков по длине составляет 7 : 5 : 4 : 6 : 8 : 6 : 7 : 7 : 7 : 7 : 9.

Переднеспинка сильно выпуклая, в 1.45 раза шире длины, наиболее широкая посередине. Боковые края широко закруглены, передний и задний края почти прямые. Передние углы треугольные, слегка утолщены; задние углы широко округлены. Передний край не окаймлен, боковые края широко, задний край тонко окаймлен, боковой край с маленьким слабозаметным, направленным вбок зубчиком вблизи передних углов. Поверхность блестящая, с микроскопической пунктировкой, заметной только в основной половине.

Щиток треугольный, с блестящей гладкой поверхностью.

Надкрылья выпуклые, в 1.5 раза длиннее ширины. Плечевые бугорки хорошо развиты. Пунктировка полностью спутана, в базальной половине и на вершине образована точками среднего размера, точки на вершинном скате более мелкие и редкие; межточечные промежутки плоские и блестящие, более узкие в базальной половине (но всегда шире диаметра точек) и широкие на вершинном скате, в базальной половине часть межточечных промежутков с дополнительными мелкими, почти микроскопическими точками.

Передние ноги с почти не расширенным 1-м члеником (примерно в 1.5 раза у́же 3-го). 1-й членик задних лапок короткий (примерно в 3.2 раза короче голени), цилиндрический, в 1.65 раза у́же 3-го членика.

Эдеагус (рис. 11, *7–9*) почти параллельносторонний, лишь едва заметно округленно расширен перед почти прямо срезанной вершиной; сильно изогнут в профиль. Нижняя сторона слегка выпуклая, с тонким продольным килем, как у *A. hammarstroemi* Jacobson, 1901. Длина эдеагуса 0.9 мм.

Сравнительные замечания. *Aphthona ussuriensis* sp. n. относится к группе видов *A. hammarstroemi* и наиболее близок к *A. hammarstroemi* Jacobson, 1901, от которого отличается темными передними и средними бедрами, частично затемненными средними голенями, а также черным сверху 1-м члеником усиков (рис. 5, *2*), тогда как у *A. hammarstroemi* (рис. 4, *1*) передние и средние ноги, а также 1-й членик усиков полностью желтые. Кроме того, вершина эдеагуса у *A. ussuriensis* sp. n. почти прямо срезана (рис. 11, *7–9*), а у *A. hammarstroemi* плавно широко округлена (рис. 8, *11*, *12*). Отличия *A. ussuriensis* sp. n. от всех дальневосточных видов приведены в определительной таблице.

Род **DIBOLIA** Latreille, 1829

Р а с п р о с т р а н е н и е. Представители этого рода распространены в Палеарктической, Неарктической, Афротропической (но отсутствуют на Мадагаскаре) и Неотропической областях. На востоке Палеарктики несколько видов известно из Тувы (Медведев, Коротяев,1976), Монголии, Китая и Японии (Gruev, Döberl, 1997; Döberl, 2010), но нет указаний о нахождении представителей этого рода на Дальнем Востоке России. Ниже приводятся данные о находках *Dibolia potanini* Wiese, 1889 в Приморском крае и *D. zaitzevi* Medvedev, 1980 на крайнем юге Забайкалья.

Для обоих видов приведены изображения габитуса жуков, а для *D. potanini* также изображения эдеагуса. У *D. zaitzevi* найден уникальный признак, отличающий этот вид от всех других палеарктических представителей этого рода.

Dibolia potanini Wiese, 1889 (рис. 5, *3*, *4*; 9, *9*, *10*).

Сергеев, 2017 : 201.

М а т е р и а л. **Россия.** *Приморский край*. Октябрьский р-н, с. Покровка, гора Синеловка, h ~ 160 м, 43°57′56″ N, 131°30′25″ E, 21–25.VI.2015 (П. Романцов), 3 ♂, 6 ♀ (PR, ZIN); Ханкайский р-н, оз. Ханка близ пос. Турий Рог, 45°11′37″ N, 131°59′40″ E, 27–28.VI.2015 (П. Романцов), 2 ♂, 2 ♀ (PR). **Китай.** Ганьсу: «Amdo, 1986, G. Potanin», 1 ♀ (голотип; рис. 5, *3*) (ZIN).

Т а к с о н о м и ч е с к и е з а м е ч а н и я. Находка *Dibolia* в Приморье неожиданна, так как представители этого рода ранее не были известны с Дальнего Востока, а из Сибири (Тува) указан только *D. depressiuscula* Letzner, 1846 (Медведев, Коротяев, 1976).

Dibolia potanini описан по одной самке из Китая, однако сходство внешнего строения и сперматеки позволяет отнести дальневосточные экземпляры к этому виду, который уже был указан с севера Китая (Gruev, Döberl, 1997). Китайский город Харбин, из окрестностей которого был указан этот вид, расположен сравнительно близко от места на оз. Ханка, где была собрана часть дальневосточных *Dibolia*. Определение материала М. Е. Сергеева мной проверено. Поскольку изображения жуков этого вида и его эдеагуса до сих пор не были опубликованы, я привожу их в данной статье.

Dibolia zaitzevi Medvedev, 1980 (рис. 5, *5*, *6*).

М а т е р и а л. **Россия.** *Забайкальский край*: «Transbaikalien, Bez. Tschita, NO-Ufer d. Seen Barun-Torej am. Kap Myrgen, 18.6.1994», 1 ♀ (AB); «O-Transbaikalien: südliche Landenge zw. d. Seen Barun-Torej u. Zun-Torej, Steppe», 1 ♀ (AB). **Монголия.** *Селенгинский аймак*, Шамар, 9.VIII.1978 (Ю. М. Зайцев), 5 ♂, 1 ♀, голотип и паратипы (ZIN).

Т а к с о н о м и ч е с к и е з а м е ч а н и я. У жуков обоих полов этого вида коготки без зубца, что отличает *D. zaitzevi* от всех остальных палеарктических представителей этого рода. Отсутствие зубцов на коготках у обеих самок *Dibolia* с юга Забайкальского края и их общее морфологическое сходство с монгольскими экземплярами позволяют отнести их к *D. zaitzevi*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Юг Восточной Сибири (Забайкальский край), Монголия. Это первое указание *D. zaitzevi* с территории России.

Род **LONGITARSUS** Berthold, 1827

Палеарктическая фауна рода *Longitarsus* довольно хорошо изучена. Опубликованы определительные таблицы для всех палеарктических видов (Warchałowski, 2010) и для видов с Дальнего Востока России (Медведев, 1992), из Японии (Ohno, 1968) и Китая (Chen, 1939; Gressit, Kimoto, 1963; Warchałowski, 1970). Для видов фауны России на сайте ЗИН в свободном доступе есть ключ, составленный А. О. Беньковским (https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/longikey.htm). Мне удалось собрать в Приморском крае 3 вида рода *Longitarsus*, новых для фауны Дальнего Востока и для России. Определение двух видов не вызвало затруднений, и они здесь впервые приведены для фауны России (один из них был уже указан для «Уссурийского края», но это осталось не замеченным последующими авторами). Третьей вид относится к числу малоизвестных и рассматривается более подробно.

Longitarsus hopeianus Chen, 1941 (рис. 6, *3*; 9, *11*, *12*).

Материал. **Россия.** *Приморский край*: Уссурийский р-н, пос. Горнотаежное, h ~ 170 м, 43°41′54″ N, 132°09′28″ E, 4.VII.2015 (П. Романцов), 1 ♂, 1 ♀ (PR); Шкотовский р-н, пос. Анисимовка, h ~ 240 м, 43°10′58″ N, 132°45′35″ E, 27.VII.2016 (П. Романцов), 2 ♀ (PR, ZIN); там же, 28.VII.2016 (П. Романцов), 1 ♂ (PR).

Таксономические замечания. Собранные мной экземпляры с окраской от темно-коричневой до почти черной, морщинистой переднеспинкой, а также с очень крупной и густой пунктировкой надкрылий почти полностью (включая особенности строения головы) соответствуют описанию *L. hopeianus*, составленному по одному экземпляру из Восточного Китая (Хэбэй). Этот вид имеет черную окраску; выпуклые лобные бугорки, четко ограниченные сзади лобными бороздками; широкий лобный киль; переднеспинку, морщинистая поверхность которой покрыта четкими точками и слабо поперечно вдавлена у основания, и надкрылья с крупной и густой пунктировкой. Отличают их от описания только гладкие и блестящие промежутки между точками на надкрыльях, тогда как у *L. hopeianus* они слегка морщинистые. В описании *L. hopeianus* странно указание на наличие слабого поперечного вдавления вдоль основания переднеспинки, что не характерно для видов рода *Longitarsus*. А. Вархаловский (Warchałowski, 1970) указал на этот не характерный для рода признак и по этому признаку отделил в определительной таблице *L. hopeianus* от всех остальных видов. Несмотря на то, что в трибе Alticini подобные нечеткие и слабо выраженные вдавления иногда встречаются у некоторых видов из родов, у большинства представителей которых переднеспинка лишена следов каких-либо вдавлений, наличие этого вдавления у *L. hopeianus* может оказаться и артефактом, особенно если учесть, что вид был описан по одному экземпляру. У двух собранных мной экземпляров различимы следы нечеткого поперечного вдавления у основания переднеспинки, но у двух других экземпляров никаких следов подобного вдавления нет, поэтому можно предположить, что подобные «вдавления» – последствия деформации при склеротизации покровов. Возможно, что впечатление о наличии таких псевдовдавлений может вызываться и игрой света на неровной и морщинистой поверхности переднеспинки у этих экземпляров. Учитывая всё это, я полагаю, что мои экземпляры могут быть отнесены к *L. hopeianus*. Точных сведений о месте хранения голотипа *L. hopeianus* нет; А. Вархаловский (Warchałowski, 1970) предположил, что он хранится в Музее Хоангхо-пайхо, Тяньцзинь (Museum Hoangho-paiho, Tientsin), и возможность изучения его в ближайшее время проблематична. Учитывая практически полное отсутствие информации

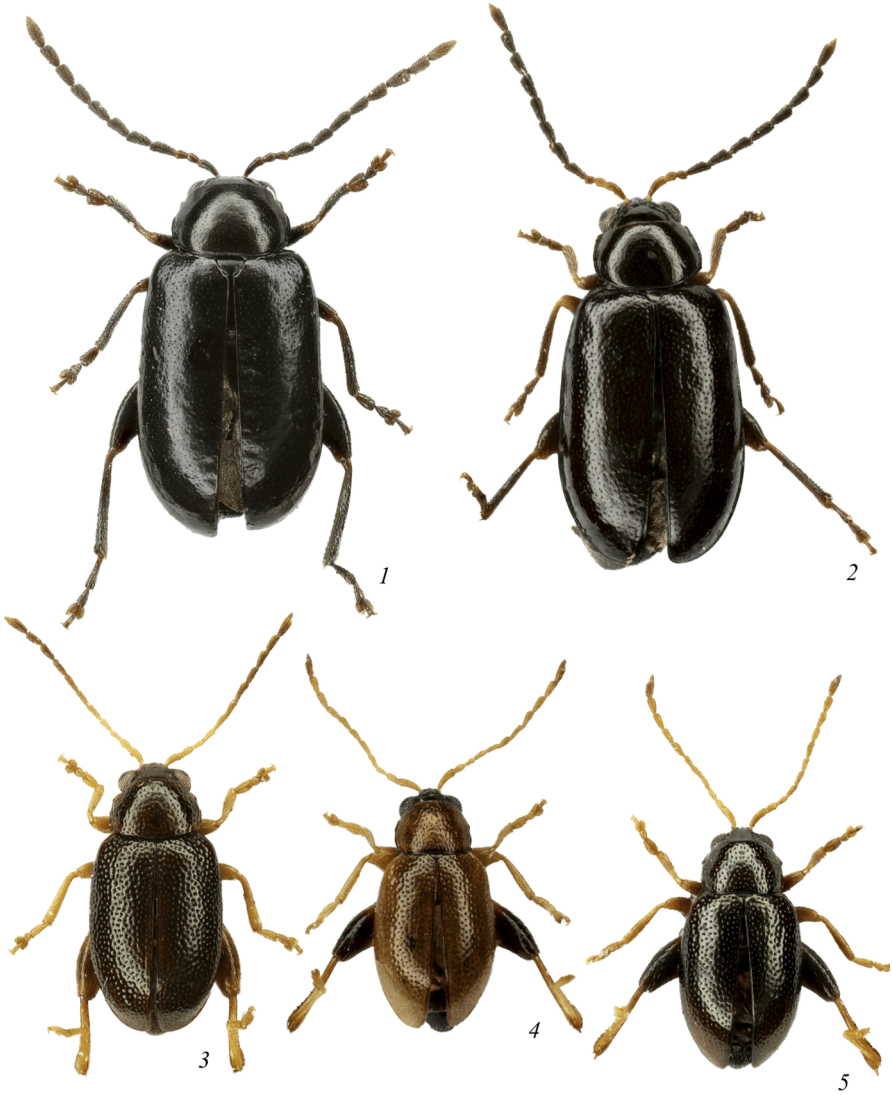

Рис. 6. Chrysomelidae, общий вид жуков сверху (Приморский край).
1 – Luperomorpha funesta (Baly, 1874); *2 – L. nigra* Chen, 1933; *3 – Longitarsus hopeianus* Chen, 1941; *4 – L. nipponensis* Csiki, 1940; *5 – L. piceorufus* Chen, 1939.

о *L. hopeianus*, я привожу в этой статье изображения габитуса и эдеагуса моих экземпляров, которые могут относиться к этому виду (по крайне мере до изучения его голотипа).

Из японских видов, эдеагус которых не изучен, собранные мной жуки можно сравнить только с *L. sizukii* Ohno, 1968, распространенным на островах Хоккайдо и Хонсю, который тоже имеет широкий лобный киль, шагренированное темя и сильную, густую пунктировку надкрылий. Однако *L. sizukii* мельче (1.5–1.6 мм), верхняя сторона тела у него светло-коричневая с затемненным швом надкрылий, и промежутки между точ-

Рис. 7. Chrysomelidae, эдеагус сверху (*1*, *3*, *5*, *7*, *9*) и сбоку (*2*, *4*, *6*, *8*, *10*).

1, *2* – *Cryptocephalus luridipennis* Suffrian, 1854; *3*, *4* – *Phratora ryanggangensis* Gruev, 1994; *5*, *6* – *Pyrrhalta flavescens* (Weise, 1887); *7*, *8* – *Tricholochmaea semifulva* Jacoby; *9*, *10* – *T. ussuriensis* sp. n.

Рис. 8. Chrysomelidae, эдеагус сверху (*1*, *3*, *5*, *7*, *9*, *11*, *13*, *15*) и сбоку (*2*, *4*, *6*, *8*, *10*, *12*, *14*, *16*).

1, *2* – *Monolepta eoa* Ogloblin, 1936; *3*, *4* – *M. hieroglyphica biarcuata* Weise, 1889; *5*, *6* – *M. quadriguttata* (Motschulsky,1860); *7*, *8* – *Aphthona beckeri* Jacobson, 1897; *9*, *10* – *A. erichsoni* (Zetterstedt, 1838); *11*, *12* – *A. hammarstroemi* Jacobson, 1901 (синтип); *13*, *14* – *A. interstitialis* Weise, 1887; *15*, *16* – *A. jakuta* Ogloblin, 1926.

Рис. 9. Alticini, эдеагус сверху (*1*, *3*, *5*, *7*, *9*, *11*, *13*) и сбоку (*2*, *4*, *6*, *8*, *10*, *12*, *14*).

1, *2* – *Aphthona modesta* Weise, 1887; *3*, *4* – *A. perminuta* Baly, 1861; *5*, *6* – *A. tolli* Ogloblin, 1926; *7*, *8* – *A. trivialis* Weise, 1887; *9*, *10* – *Dibolia potanini* Wiese, 1889 (Приморский край); *11*, *12* – *Longitarsus hopeianus* Chen, 1941; *13*, *14* – *L. nipponensis* Csiki, 1940.

ками на надкрыльях более или менее отчетливо гранулированы, а мои экземпляры отличаются темной окраской тела (от смоляно-коричневой до полностью черной), более крупными размерами (1.9–2.2 мм) и блестящими, узкими промежутками между точками на надкрыльях.

К этой группе относятся также 2 других китайских вида с темноокрашенным телом и выпуклыми лобными бугорками, четко ограниченными сзади лобными бороздками, эдеагус которых тоже не был изучен; нахождение их на юге Дальнего Востока России вполне возможно. Это *L. sinensis* Chen, 1934 и *L. fusus* Chen, 1939. Но у *L. sinensis* надкрылья на вершине обрубленные, оставляющие открытым пигидий, и блестящее, без морщинок темя. Недостаточно изученный *L. fusus*, которого А. Вархаловский (Warchałowski, 1970) отнес к группе «nom. dubium», судя по описанию, отличается от всех прочих видов необычайно расширенными посередине надкрыльями, сильно суженными к основанию и к вершине; кроме того, переднеспинка у этого вида расширена посередине и довольно сильно сужается к передним и задним углам, в то время как у собранных мной экземпляров бока переднеспинки очень слабо округленные (почти прямые). Кроме того, лобный киль у *L. sinensis* и *L. fusus* довольно сильно выпуклый или острый, тогда как у собранных мной экземпляров он широкий и почти плоский.

Распространение. Юг Дальнего Востока России (Приморский край), Северо-Восточный Китай.

Longitarsus nipponensis Csiki, 1940 (рис. 6, *4*; 9, *13*, *14*).

Материал. **Россия.** *Приморский край*, Хасанский р-н, ~7 км ЮВ пос. Андреевка, h ~ 110 м, 42°36′41″ N, 131°11′14″ E, 15.VII.2016 (П. Романцов), 6 ♂, 2 ♀ (PR, ZIN).

Распространение. Этот вид был уже приведен для фауны России (Gruev, Döberl, 2005: «Far East: Ussuri»), однако в каталоге палеарктических жуков (Döberl, 2010) и в других публикациях указан только для Японии (о. Хоккайдо).

Longitarsus piceorufus Chen, 1939 (рис. 6, *5*; 10, *1*, *2*).

Материал. **Россия.** *Приморский край*, Шкотовский р-н, пос. Анисимовка, h ~ 250–275 м, 43°10′07″ N, 132°46′10″ E – 43°09′20″ N, 132°46′30″ E, 10.VII.2016 (П. Романцов), 4 ♂, 6 ♀ (PR, ZIN); там же, 22.VII.2016 (П. Романцов), 1 ♀ (PR).

Таксономические замечания. *Longitarsus piceorufus* относится к группе видов с темной окраской тела, отчетливыми окологлазничными бороздками и лобными бугорками, нечетко отделенными от темени, и хорошо отличается от других представителей группы своеобразной формой эдеагуса с широкой копьевидной вершиной.

Распространение. *Longitarsus piceorufus* довольно обычен в Китае (Gressitt, Kimoto, 1963; Warchałowski, 1970), отмечен также для Кореи и Северного Вьетнама (Gruev, Döberl, 1997, 2005); в этой статье он впервые указан для фауны России.

Род **LUPEROMORPHA** Weise, 1887

Представители этого рода, которых насчитывается более 50, распространены в Саудовской Аравии, Йемене, тропической Африке, Юго-Восточной Азии, Австралии, а также на востоке Палеарктики (Восточная Сибирь и Дальний Восток России, Мон-

голия, Китай, Северная Корея, Япония). На востоке Палеарктики особенно богата фауна Китая, насчитывающая более 25 видов, которые были ревизованы в ряде работ китайских ученых (Kung, Chen, 1954; Wang et al., 2010), тогда как для фауны Северной Кореи указан только *L. funesta* (Gruev, 1980). С Дальнего Востока России были известны лишь 2 вида этого рода, и только один из них (*L. funesta*) был включен в определитель Л. Н. Медведевым (1992). В определителе А. Вархаловского (Warchałowski, 2010) для Дальнего Востока России указан также *L. suturalis* Chen, 1938.

Luperomorpha funesta – массовый вид в Приморском крае, и вместе с ним часто встречается *L. nigra* Chen, 1933, который не приводился для нашей фауны, по всей вероятности, из-за того, что его смешивали с *L. funesta.* В определителе А. Вархаловского (Warchałowski, 2010) *L. suturalis* представлен только светлой формой (окраска используется как один из основных признаков для различения видов), а *L. nigra* лишь упоминается как вариация *L. collaris* (самцы которого имеют совершенно другой тип строения 1-го членика передних лапок), что делает обе эти работы непригодными для определения видов с Дальнего Востока России.

В большинстве современных определителей, включая работу С.-Й. Вана с соавт. (Wang et al., 2010), для различения видов рода *Luperomorpha* используются особенности окраски тела, позволяющие легко разделить виды на несколько групп, но определение видов с изменчивой окраской вызывает трудности. К числу таких видов относится, в частности, *Luperomorpha suturalis*. В приведенной здесь новой определительной таблице для всех трех видов *Luperomorpha*, встречающихся на Дальнем Востоке России, использованы преимущественно структурные признаки, в первую очередь вторично-половые признаки самцов, позволяющие достаточно легко различить дальневосточные виды этого рода, а окраска тела использована только в качестве дополнительного признака. Для *Luperomorpha nigra*, впервые указанного из России, и для редкого на Дальнем Востоке России *L. suturalis* приведены также места сборов и более подробные замечания об их отличиях от близких видов.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА LUPEROMORPHA ФАУНЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

1 (2). Переднеспинка зеркально блестящая, с мелкой редкой пунктировкой. Окраска тела от темно-бурой до черной, по крайней мере 2–3 базальных членика усиков, основания всех голеней и вершины передних и средних бедер светло-коричневые. Общий вид – рис. 6, *2*. Вершина щитка заострена. 1-й членик передних лапок самца не расширен, примерно равен по ширине 2-му членику и примерно в 1.6 раза у́же 3-го (рис. 11, *10*). Усики самца едва достигают двух третей длины тела. Эдеагус довольно толстый, в профиль заметно изогнутый (рис. 10, *5*, *6*). Длина тела 2.7–3.1 мм. Юг Дальнего Востока России, Китай (Ганьсу, Гуанси, Хэнань, Цзянсу) ..... **L. nigra** Chen, 1933.

2 (1). Поверхность переднеспинки шагренированная, покрыта мелкой редкой пунктировкой. Вершина щитка округлена. 1-й членик передних лапок самца расширен, значительно (в 1.5–1.9 раза) шире 2-го членика и примерно равен по ширине 3-му. Эдеагус тонкий, в профиль почти не изогнут (рис. 10, *3*, *4*, *7*, *8*). Усики самца как у предыдущего вида или более длинные, достигающие вершинного ската надкрылий.

Рис. 10. Chrysomelidae, эдеагус сверху (*1*, *3*, *5*, *7*) и сбоку (*2*, *4*, *6*, *8*), сперматека (*9*, *10*) и пигидий сверху (*11*).

1, *2* – *Longitarsus piceorufus* Chen, 1939; *3*, *4* – *Luperomorpha funesta* (Baly, 1874); *5*, *6* – *L. nigra* Chen, 1933; *7*, *8* – *L. suturalis* Chen, 1938 (Дальний Восток); *9* – *Monolepta hieroglyphica biarcuata* Weise, 1889; *10*, *11* – *M. quadriguttata* (Motschulsky, 1860).

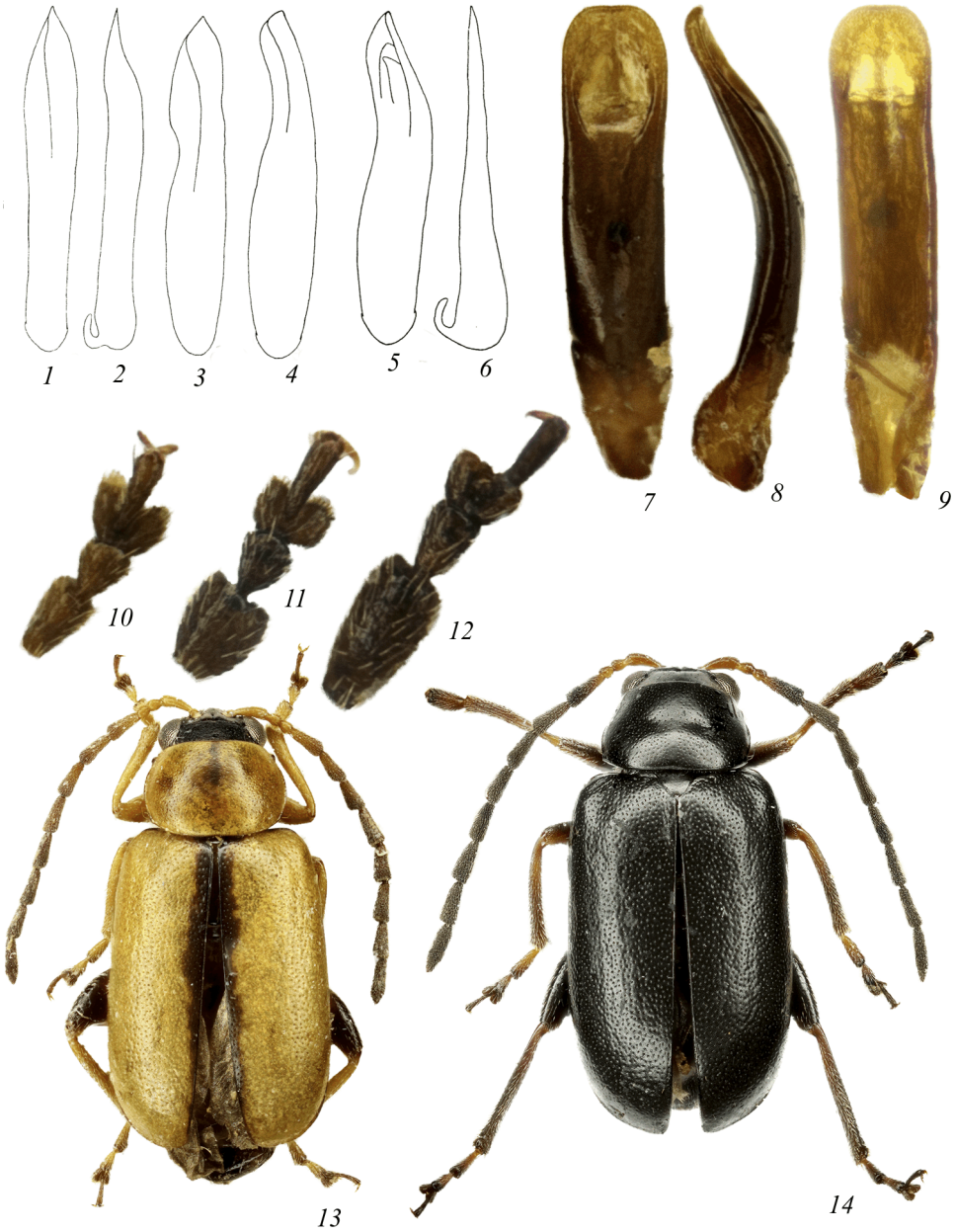

Рис. 11. Chrysomelidae, эдеагус сверху (*1*, *3–5*, *7*), сбоку (*2*, *6*, *8*) и снизу (*9*), передняя лапка (*10–12*) и общий вид жука сверху (*13*, *14*).

1–4 – Tricholochmaea ochracea Gressitt et Kimoto, 1963; *5*, *6 – T. salicicola* Wilcox, 1971; *7–9 – Aphthona ussuriensis* sp. n. *10 – Luperomorpha nigra* Chen, 1933; *11 – L. funesta* (Baly, 1874); *12*, *14 – L. suturalis* Chen, 1938 (Дальний Восток); *13 – L. suturalis* (Восточная Сибирь).

1–6 по: Gressitt, Kimoto, 1963.

3 (4). Пунктировка надкрылий более глубокая. Окраска изменчива: основная форма имеет светло-коричневый верх тела с затемненным швом (иногда и с боковыми краями) надкрылий), черной головой и по большей части светлыми ногами (рис. 11, *13*); дальневосточные экземпляры имеют темно-коричневую окраску (переднеспинка может быть слегка светлее надкрылий), передние и средние ноги не полностью черные, с частично осветленными голенями и вершинами бедер (рис. 11, *14*). Усики самца более длинные, достигают вершинного ската надкрылий (иногда почти доходят до вершины надкрылий). 1-й членик передних лапок самца удлиненный, примерно в 2 раза длиннее ширины (рис. 11, *12*). Эдеагус – рис. 10, *7*, *8*. Длина тела 3.1–4.0 мм. Восточная Сибирь, юг Дальнего Востока России, Монголия, Северо-Восточный Китай .... **L. suturalis** Chen, 1938.

4 (3). Пунктировка надкрылий менее глубокая. Окраска от темно-коричневой до полностью черной, только колени и иногда 2–3 базальные членика усиков слегка осветлены. Общий вид – рис. 6, *1*. Усики самца едва достигают двух третей длины тела. 1-й членик передних лапок самца более широкий, в 1.3–1.5 раза длиннее ширины, приблизительно сердцевидный (рис. 11, *11*). Эдеагус – рис. 10, *3*, *4*. Длина тела 2.5–3.5 мм. Восточная Сибирь, Дальний Восток России, Северо-восточный Китай, Северная Корея, Япония ..... **L. funesta** (Baly, 1874).

Luperomorpha nigra Chen, 1933.

Материал. В массе был собран мною в Приморском крае в конце июня 2015 и в июле 2016 гг. в пос. Анисимовка Шкотовского р-на, на Горнотаежной станции в Уссурийском р-не и на горе Синеловка близ с. Покровка Октябрьского р-на. Во всех перечисленных местах они собирались вместе с *L. funesta*, а на лугу у горы Синеловка кроме этих двух видов были собраны 10 экз. *L. suturalis*. Несколько лет назад А. О. Беньковский сообщил мне, что у него есть две самки *Luperomorpha* с Дальнего Востока России, относящиеся к не известному из этого региона виду; они оказались *L. nigra*.

Таксономические замечания. Этот вид был описан С.-Х. Ченем (Chen, 1933) как вариация *Luperomorpha collaris* (Baly, 1874) с черной переднеспинкой, однако позже С.-Х. Чень вместе с Й.-Т. Куном (Kung, Chen, 1954) рассматривали *L. nigra* как самостоятельный вид, а *L. collaris* привели как подвид *L. funesta*, мотивируя это тем, что у обоих таксонов 1-й членик лапки у самцов расширен, в отличие от *L. nigra*. В той же работе они приводят отличие *L. nigra* в форме щитка с заостренной вершиной от *L. funesta*, у которого вершина щитка закруглена. И в Каталоге палеарктических жуков (Döberl, 2010), и в Определителе палеарктических жуков (Warchałowski, 2010) *L. nigra* приведен как вариация *L. collaris*. Наконец, С.-Й. Ван с соавт. (Wang et al., 2010) в определительной таблице для китайских *Luperomorpha* приводят *L. nigra* как самостоятельный вид. Обобщая признаки из вышеперечисленных источников, можно охарактеризовать *L. nigra* как вид, имеющий одноцветную черную (или темно-бурую) окраску тела, гладкую, блестящую, очень редко и тонко пунктированную переднеспинку, сильно развитые лобные бугорки, отделенные от темени глубокой бороздкой, щиток с заостренной вершиной и нерасширенный 1-й членик передних лапок у самца. У *L. collaris* обычно красно-коричневая переднеспинка и черные надкрылья (редко переднеспинка тоже черная), поверхность переднеспинки гладкая и блестящая, лобные бугорки менее выпуклые, и 1-й членик передней лапки у самца расширенный (сердцевидный). *Luperomorpha funesta* характеризуется одноцветно черной (или черно-бурой) окраской, шагренированной переднеспинкой, щитком с закругленной вер-

шиной и расширенным 1-м члеником передней лапки у самца. Из других восточнопалеарктических видов этого рода лишь *L. tenebrosa* (Jacoby, 1885), имеющий нешагренированную переднеспинку, похож на *L. nigra*, но легко отличается от него глубоко и четко пунктированной переднеспинкой.

Распространение. Юг Дальнего Востока России (первое указание), Северо-Восточный Китай.

Luperomorpha suturalis Chen, 1938.

Материал. **Россия.** *Приморский край*, Октябрьский р-н, с. Покровка, гора Синеловка, h ~ 125 м, 43°57′42″ N, 131°32′05″ E, 21–25.VI.2015 (П. Романцов), 8 ♂, 2 ♀ (PR).

Таксономические замечания. На Дальнем Востоке России этот вид представлен формой с одноцветно темным верхом тела, тогда как обычно у жуков светло-коричневые надкрылья с черными боковыми краями и швом. Еще Й.-Т. Кун и С.-Х. Чень (Kung, Chen, 1954) писали, что многие особи этого вида имеют тенденцию к меланизации покровов и даже могут быть почти полностью черными. Эти же авторы обращали внимание на необходимость использования в диагностике вторичнополовых признаков самцов в строении усиков и особенно 1-го членика передних лапок, позволяющих убедиться в принадлежности темных и светлых экземпляров к одному и тому же виду. Этот признак не использован в большинстве современных ключей, из-за чего полностью темные экземпляры этого вида практически невозможно определить.

Распространение. Восточная Сибирь, Юг Дальнего Востока России, Монголия, Северо-Восточный Китай.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А. Г. Мосейко (ЗИН) за предоставление возможности и помощь в работе с коллекцией Зоологического института, а также А. О. Беньковскому (Москва), предоставившему для изучения весь дальневосточный материал по рассмотренным в статье видам и 2 самок рода *Dibolia* из Восточной Сибири из своей коллекции и сведения о распространении на Дальнем Востоке России помимо *Luperomorpha funesta* еще одного вида этого рода. Автор выражает глубокую благодарность также А. С. Константинову (Вашингтон) и Б. А. Коротяеву (ЗИН) за рецензирование рукописи и помощь в ее оформлении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лопатин И. К. 2005. Жуки листоеды подсемейства Cryptocephalinae (Coleoptera, Chrysomelidae) России и прилегающих территорий. СПб.: Наука. www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/lopati06.htm

Медведев Л. Н. 1992. 105. Сем. Chrysomelidae – листоеды. В кн.: П. А. Лер (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. Л.: Наука, с. 533–602.

Медведев Л. Н., Дубешко Л. Н. 1992. Определитель листоедов Сибири. Иркутск: Издательство Иркутского университета, 219 с.

Медведев Л. Н., Коротяев Б. А. 1975. К фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Тувинской автономной республики и северо-западной Монголии, 1. Насекомые Монголии. Л.: Наука, Ленинградское отделение, вып. 3, с. 177–190.

Медведев Л. Н., Коротяев Б. А. 1976. К фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Тувинской автономной республики и северо-западной Монголии, II. Насекомые Монголии. Л.: Наука, Ленинградское отделение, вып. 4, с. 241–244.

Оглоблин Д. А. 1936. Листоеды Galerucinae. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 26, вып. 1. М.; Л.: Издательство АН СССР, 455 с.

Сергеев М. Е. 2017. Материал к фауне жуков-листоедов (Coleoptera: Chrysomelidae Megalopodidae) Ханкайского заповедника. Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Смидовича. Вып. 19, с. 189–204.

Beenen R. 2010. Subfamily Galerucinae Latreille, 1802. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 6. Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books, p. 443–491.

Chen S.-H. 1933. Study of Chinese Halticinae beetles with descriptions of some exotic new species. Sinensia **3**: 211–254.

Chen S.-H. 1939. New genera and species of Chinese Halticinae. Sinensia **10**: 56–91.

Döberl M. 2010. Subfamily Alticinae Newman, 1835. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Catalogue of Palaearctic Coleoptera.Volume 6. Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books, p. 491–562.

Gressitt J. L., Kimoto S. 1963. The Chrysomelidae (Coleopt.) of China and Korea. Part 2. Pacific Insects Monograph. Vol. 1. 1B. Honolulu: Bishop Museum Press, p. 301–1020.

Gruev B. 1980. A contribution to the knowledge of the Chrysomelidae of Korea. III. Entomological Revue of Japan **34**: 29–38.

Gruev B. 1994. New distributional data about some leafbeetles in the Korean Peninsula and descriptions of four new species (Coleoptera, Chrysomelidae). Insecta Koreana **11**: 75–84.

Gruev B., Döberl M. 1997. General distribution of the flea beetles in the Palaearctic Subregion (Coleoptera, Chrysomelidae: Alticinae). Scopolia **37**: 1–496.

Gruev B., Döberl M. 2005. General Distribution of the Flea Beetles in the Palaearctic Subregion (Coleoptera, Chrysomelidae: Alticinae). Series Faunistica, vol. 42. Supplement. Sofia/Moscow: Pensoft, 239 p.

Kippenberg H. 2010. Subfamily Chrysomelinae Latreille, 1802. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Catalogue of Palaearctic Coleoptera.Vol. 6. Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books, p. 390–443.

Konstantinov A. S. 1998. Revision of the Palearctic species of *Aphthona* Chevrolat and cladistic classification of the Aphthonini (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae). Gainesville: Associated Publishers, 429 p. (Memoirs on Entomology, International, vol. 11).

Konstantinov A. S., Lingafelter S. W. 2002. Revision of the Oriental Species of *Aphthona* Chevrolat (Coleoptera: Chrysomelidae). Washington, DC: Miscellaneous Publications of the Entomological Society of Washington, 349 p.

Kung Y.-T., Chen S.-H. 1954. Notes on Chinese Halticinae of the genus *Luperomorpha* Weise. Acta Entomologica Sinica **4**: 83–97 (in Chinese with English summary).

Lopatin I. K., Smetana A., Schöller M. 2010. Tribe Cryptocephalini Gyllenhal, 1813. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Catalogue of Palaearctic Coleoptera.Volume 6. Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books, p. 580–606.

Motschulsky V. I. 1858: II. Entomologie spéciale. Insectes des Indes orintales. Études Entomologiques **7**: 20–122.

Motschulsky V. I. 1860. Coléoptères rapportés de la Sibérie orientale et notamment des pays situés sur les bords du fleuve Amour par MM. Schrenck, Maack, Ditmar, Voznessenski etc. In: Schrenck P. L. Reisen und Forschungen im Amur-Lande in den Jahren 1854–1856 im Aufträge der Keiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg ausgeführt und in Verbindung mit mehreren Gelehrten herausgegeben. Band 2. Zweite Lieferung. Coleopteren. St. Petersburg: Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, p. 80–257.

Ohno M. 1962. On the species of the genus *Aphthona* Chevrolat occuring in Japan and the Loo-Choo islands (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae). Bulletin of the Department of Liberal Arts, Toyo University **3**: 61–84.

Ohno M. 1966. Notes on *Aphthona*-species occurring in Japan. Suzumishi Kurashiki, **16**: 26–31. (In Japanese).

Ohno M. 1968. A revision of *Longitarsus*-species occurring in Japan (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae). Journal of the Toyo University, General education **9**: 1–56.

Takizawa H. 2011. Description of a new *Aphthona* species from Japan (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae). Elytra, Tokyo, New Series **1** (2): 321–326. http://coleoptera.sakura.ne.jp/ElytraNS/ElytraNS01(02)321.pdf

Wang S.-Y., Cui J.-Z., Li W.-Z., Ge S.-Q., Yang X.-K. 2010. The species of *Luperomorpha* Weise from China (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae). Acta Zootaxonomica Sinica **35** (1): 190–201.

Warchałowski A. 1970. Revision der chinesischen *Longitarsus*-Arten (Coleoptera, Chrysomelidae). Annales Zoologici **28** (8): 97–152.

Warchałowski A. 2010. The Palaearctic Chrysomelidae. Identification Keys. Vols. 1, 2. Warszawa: Natura Optima Dux Foundation, 1212 p.

Xue H.-J., Yang X.-K. 2010. Species catalogue of *Pyrrhalta* Joannis (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae) of the World. Entomotaxonomia **32** (Suppl.): 119–136.

Yang X., Ge S., Nie R., Ruan Y., Wenzhu L. 2015. Chinese Leaf Beetles. Beijing: Science Press, 507 p.

TO THE KNOWLEDGE OF THE FAUNA OF LEAF-BEETLES (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) OF SIBERIA AND THE RUSSIAN FAR EAST

P. V. Romantsov

Key words: *Aphthona*, *Cryptocephalus*, *Dibolia*, *Lema*, *Longitarsus*, *Luperomorpha*, *Monolepta*, *Phratora*, *Pyrrhalta*, *Tricholochmaea*, Russian Far East, Primorskii Territory, Siberia.

SUMMARY

Two new species of the leaf-beetles, *Aphthona ussuriensis* **sp. n.** and *Tricholochmaea ussuriensis* **sp. n.,** are described from Primorskii Territory of Russia. Seven species are recorded from Russia for the first time: *Lema concinnipennis* Baly, 1865; *Phratora ryanggangensis* Gruev, 1994; *Dibolia potanini* Wiese, 1889; *D. zaitzevi* Medvedev, 1980; *Longitarsus hopeianus* Chen, 1941; *L. piceorufus* Chen, 1939 and *Luperomorpha nigra* Chen, 1933. A new finding of *Longitarsus nipponensis* Csiki, 1940 in Russia is reported. A new colour form of *Cryptocephalus luridipennis* Suffrian, 1854 is described from Sikhote-Alin Mountains. New identification keys to all species of the genera *Aphthona* and *Luperomorpha* and to the species of *Monolepta* with black elytra with yellow pattern from the Russian Far East are compiled. For all the aforementioned species, and also for those included in the keys plus *Aphthona hammarstroemi* Jacobson, 1901, *Tricholochmaea semifulva* Jacoby, 1885 and *Pyrrhalta flavescens* (Weise, 1887), closely related to the new species described herein, photographs of the dorsal habitus of adults and of the aedeagus are provided. Photographs of the spermatheca of *Monolepta hieroglyphica biarcuata* Weise, 1889 and *M. quadriguttata* (Motschulsky, 1860), and of the male pygidium of *M. quadriguttata* (Motschulsky, 1860) with a deep transverse depression are also given for the first time; the latter character is newly reported to distinguish *M. quadriguttata* from all its Far Eastern congeners.

УДК 595.768.23

НОВЫЙ ВИД ЖУКОВ-ДОЛГОНОСИКОВ РОДА *DERMATODINA* FAUST (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) ИЗ ВЬЕТНАМА

© 2021 г. В. Ю. Савицкий

Зоологический музей Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова
Большая Никитская ул., 2, Москва, 125009 Россия
e-mail: alophus@gmail.com

Поступила в редакцию 5.06.2020 г.
После доработки 29.01.2021 г.
Принята к публикации 29.01.2021 г.

Описан новый вид *Dermatodina prosvirovi* **sp. n.** из Вьетнама. Рассмотрен таксономический состав рода *Dermatodina* Faust, 1895.

Ключевые слова: Curculionidae, *Dermatodina*, *Antinia*, новый вид, Вьетнам

DOI: 10.31857/S0367144521010111

Род *Dermatodina* Faust, 1895 включает 13 видов, распространенных в Восточной Азии: по 1 виду известно из Индонезии (о. Ява), Бирмы, Таиланда и Вьетнама, 3 вида из Китая и 6 из Японии (Faust, 1895; Kania, Dąbrowska, 1995; Morimoto et al., 2015; Kania, Piwnik, 2017; Alonso-Zarazaga et al., 2017). В настоящей работе описан новый вид рода *Dermatodina* из Вьетнама и проанализирован таксономический состав этого рода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Длину тела измеряли окуляр-микрометром от переднего края глаз до вершины надкрылий. Типовые экземпляры смонтированы нами согласно методике, описанной ранее (Давидьян, Савицкий, 2017). При изучении гениталий и терминалий использовано увеличение до 200×. Фотографии гениталий и терминалий выполнены с препаратов в глицерине на микроскопе Микромед-3 с помощью видеоокуляра ToupCam 9.0 MP.

Для описания особенностей строения гениталий, терминалий и провентрикулуса использована терминология, принятая ранее (Савицкий, Давидьян, 2007; Давидьян, Савицкий, 2017).

Подсем. ENTIMINAE

Триба **CNEORHININI**

Род **DERMATODINA** Faust, 1895

Типовой вид *Dermatodina vitiosa* Faust, 1895, по монотипии.

Dermatodina prosvirovi Savitsky, sp. n. (рис. 1–3).

Самец. Тело черное или темно-коричневое, основание рукояти усиков светлее. Скульптура покровов тела полностью скрыта чешуйками.

Головотрубка немного шире длины, слабо расширена кпереди. Эпистом треугольный, ограничен высоким острым килем. Спинка головотрубки резко отделена от лба узкой и глубокой поперечной бороздкой, слабо расширена к вершине, со сглаженными боками, посередине с глубокой продольной ямкой, позади эпистома с 2 латеральными вдавлениями. Усиковые бороздки глубокие, сверху не видны, постепенно расширены кзади, направлены ниже глаз и отчетливо от них отграничены, не достигают нижней стороны головотрубки.

Глаза округлые, сильно и чуть асимметрично выпуклые, выступают из контуров головы. Расстояние от глаз до переднего края переднеспинки меньше длины глаза. Лоб слабо выпуклый в продольном направлении, немного у́же спинки головотрубки и примерно в 2 раза шире глаза, по всей длине с глубокой бороздкой, заметно расширенной кпереди. Боковые края лба приподняты над верхним краем глаз, латеральные части его заднего края уступообразно приподняты над теменем.

Усики довольно короткие. Рукоять короче жгутика, в основной части сильно дуговидно изогнута, в вершинной части булавовидно утолщена. 1-й и 2-й членики жгутика удлиненные, 1-й немного длиннее 2-го, 3-й и 4-й почти круглые, 5-й и 6-й – почти круглые или слабо поперечные, 7-й членик поперечный. Булава короткоовальная, с резко заостренной вершиной, в 1.5–1.7 раза длиннее ширины, в 1.4–1.5 раза шире жгутика, немного длиннее 5−7-го члеников жгутика, вместе взятых. 1-й членик булавы составляет более половины ее длины.

Переднеспинка в 1.10–1.25 раза шире длины, наиболее широкая немного перед серединой, со слабо округленными боками, у основания и вершины слабо перетянута, ее вершинный край неглубоко выемчатый, основной край почти прямой. Диск переднеспинки слабо выпуклый в продольном и поперечном направлениях, почти по всей длине с неглубокой срединной бороздкой, в задней части по бокам с поперечными вдавлениями, между бороздкой и вдавлениями с немногочисленными крупными зернышками. Бока переднеспинки в более мелких сглаженных зернышках. Щиток отсутствует. Метэпистерн узкий, в 2–3 раза у́же 11-го промежутка надкрылий. Эпистернальный шов тонкий, развит по всей длине заднегруди.

Надкрылья яйцевидные, наиболее широкие немного перед серединой, с равномерно округленными боками, перед основанием слабо перетянуты, в 1.33–1.50 раза длиннее своей ширины, в 2.55–3.0 раза длиннее и в 1.60–1.75 раза шире переднеспинки. Основание слабо выемчатое, по всей ширине уступообразно приподнято над среднегрудным сочленовным кольцом. Диск в продольном и поперечном направлениях сильно выпуклый, боковой край S-образно изогнут, вершинный скат отвесный или почти отвесный. Бороздки очень узкие, линиевидные, с плохо различимыми точками. 10-я бороздка полная, у вершины надкрылий сливается с 1-й бороздкой. 1–5-й промежутки умеренно выпуклые, 6-й – слабо выпуклый, 7–11-й почти плоские.

Бедра без зубца, слабо утолщены, задние на внутренней стороне вдавлены и уплощены. Передние и средние голени в вершинной трети слабо загнуты внутрь. Задние голени прямые, их наружный вершинный угол довольно сильно расширен, внутренний край слабо S-образно изогнут. Все голени с крупным мукро, на вершине без шпор. Корзинки задних голеней широкие,

Рис. 1. *Dermatodina prosvirovi* sp. n., голотип (*1*, *2*) и паратипы, самец (*3*, *5*, *7*) и самка (*4*, *6*, *8*).

1 – общий вид сверху; *2* – вид сбоку; *3*, *4* – передняя правая нога; *5*, *6* – задняя правая нога; *7*, *8* – голова сверху.

почти овальные, снаружи ограничены короткими шипиками. Лапки довольно широкие, 1-й членик передних и средник лапок слабо удлиненный, 2-й в 1.4–1.5 раза шире своей длины, 3-й в 1.4–1.6 раза шире 2-го, коготковый членик в 1.5–1.6 раза длиннее 3-го и значительно короче 1-го и 2-го члеников, вместе взятых. Задние лапки немного у́же и длиннее передних и средних. Коготки сросшиеся, слегка асимметричные.

Брюшко одинаковой длины и ширины или едва длиннее ширины. Межтазиковый выступ 1-го вентрита примерно в 2 раза шире тазиковых впадин. 1-й вентрит в средней части довольно сильно вдавлен, заметно длиннее, чем 2–4-й вентриты, взятые вместе. 2-й вентрит слабо выпуклый в продольном направлении, примерно в 1.5 раза длиннее 3-го, 3-й и 4-й вентриты одинаковой длины. Анальный вентрит в 1.60–1.75 раза шире длины, со слабым вдавлением перед вершиной.

Пенис сильно дорсовентрально изогнут, границы его дорсальной и латеральных стенок по всей длине с сильно выступающими параллельными килями. Ламелла пениса короткая, на вершине с двумя неглубокими выемками и округленным срединным выступом между ними. Апофизы примерно в 1.5 раза длиннее трубки пениса. Эндофаллус выступает между апофизами примерно на половину их длины. Вооружение эндофаллуса симметричное, его средняя часть с двумя длинными узкими, слабо S-образно изогнутыми пластинами. Аггонопорий образован маленьким округло-сердцевидным склеритом близ гонопора, более крупным Y-образным склеритом, непарная часть которого направлена к гонопору, и расположенными между ними двумя вогнутыми, неравномерно склеротизованными пластинами с S-образно изогнутым наружным краем. Тегмен с длинным манубриумом, без парамер.

Лепестки провентрикулуса по всей длине со сросшимися пластинами. Зоб без вооружения.

Почти все тело в очень густых мелких округлых прижатых чешуйках, черепицеобразно налегающих друг на друга и полностью скрывающих покровы. В ширине промежутков надкрылий расположены 5–8 таких чешуек. Мандибулы, эпистом, усиковые бороздки, основная часть рукояти и булава усиков, срединная бороздка на лбу, сочленовные площадки голеней и предвершинное вдавление анального вентрита без чешуек. Мандибулы на внешней стороне с 3–6 хетами. Булава усиков в густых коротких волосках. Бóльшая часть тела в чешуйках беловатого и бежевого цвета. Черные и коричневые чешуйки образуют на 1–5-м промежутках диска надкрылий широкую поперечную перевязь, которая постепенно расширяется ко шву. Коричневые чешуйки образуют также размытые пятна у основания бокового края, 1-го и 2-го промежутков, на боках и в задней части надкрылий. Промежутки надкрылий с 1 рядом торчащих или приподнятых, умеренно изогнутых, удлиненно-овальных чешуек. На диске и в верхней части вершинного ската надкрылий эти чешуйки крупнее, в 2–3 раза шире прижатых чешуек, длина их примерно равна ширине промежутков. 6–11-й промежутки с более мелкими торчащими чешуйками, которые не шире или немного шире прижатых чешуек, длина их в 2–3 раза меньше ширины промежутков; такие же чешуйки есть на диске переднеспинки, голове, ногах, рукояти и жгутике усиков. Точки в бороздках надкрылий с тонкими, плохо заметными волосками.

Длина тела 3.8–5.2 мм, ширина – 1.8–2.6 мм, у голотипа соответственно 4.3 и 2.0 мм.

С а м к а. Переднеспинка в 1.15–1.30 раза шире длины. Надкрылья в 2.75–3.20 раза длиннее переднеспинки. Брюшко в 1.02–1.11 раза длиннее ширины, 1-й вентрит в средней части слабее вдавлен, анальный вентрит в 1.25–1.40 раза шире длины.

Ламелла spiculum ventrale примерно в 1.5 раза длиннее ширины, ее вершинный край довольно узко округлен. Манубриум в 2.4–2.9 раза длиннее ламеллы, почти одинаковой ширины по всей длине, caput маленький. Кокситы почти в 2 раза длиннее ширины, умеренно склеротизованы; стилусы апикальные, удлиненные. Вагина и совокупительная сумка без склеротизованных образований. Cornu сперматеки серповидный, ramus шире collum, слабо выступающий, collum короткий, заметно клювовидно изогнут. Почти вся поверхность сперматеки гладкая, лишь в области collum обычно в отчетливой ячеистой микроскульптуре.

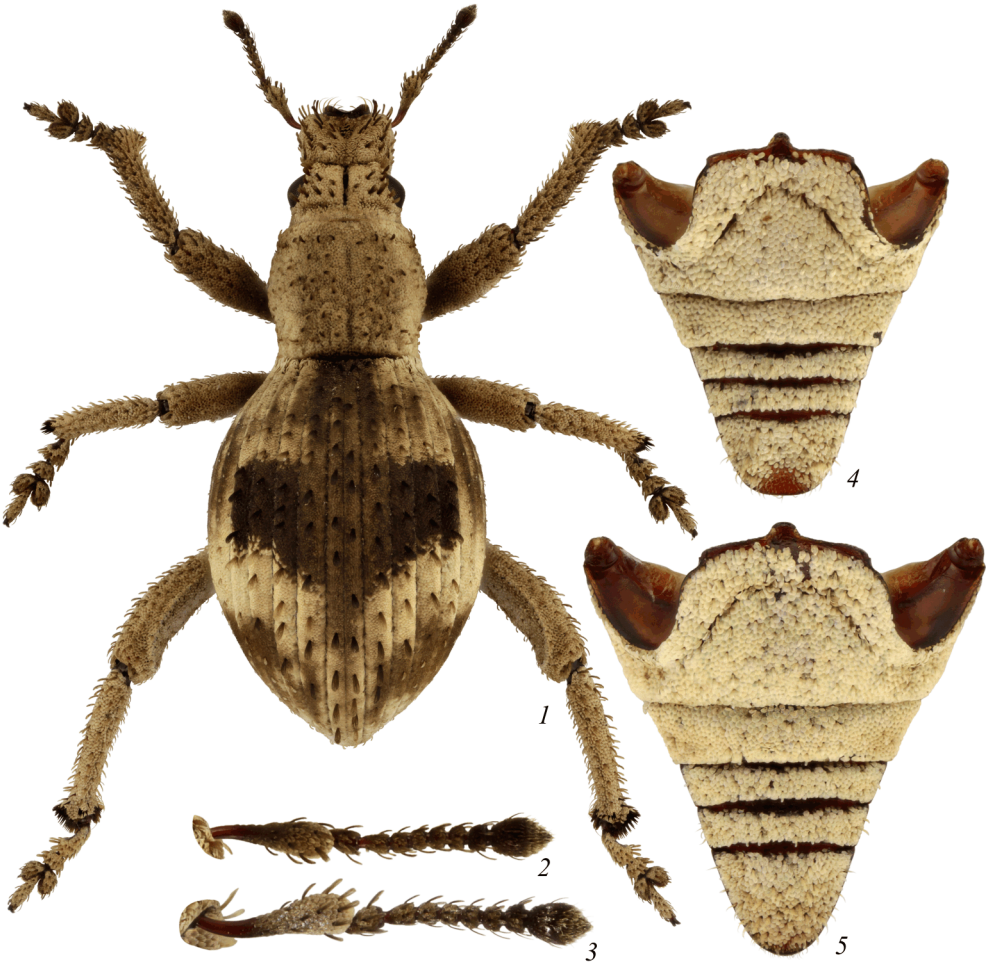

Рис. 2. *Dermatodina prosvirovi* sp. n., паратипы, самка (*1*, *3*, *5*) и самец (*2*), и голотип (*4*).
1 – общий вид сверху; *2* – левый усик; *3* – правый усик; *4*, *5* – брюшко снизу.

Темный рисунок надкрылий обычно сильнее выражен, чем у самца. Анальный вентрит по всей поверхности в чешуйках.

Длина тела 4.3–6.0 мм, ширина – 2.1–2.9 мм.

Дифференциальный диагноз. Новый вид очень близок к *D. holynskiorum* (Kania et Stojczew, 2001), от которого отличается широкими лапками, более толстыми усиками и ногами, более узкими надкрыльями, формой Y-образного склерита эндофаллуса и, возможно, строением сперматеки. У *D. holynskiorum* лапки узкие, их 2-й членик примерно одинаковой длины и ширины и в 2 раза у́же двулопастного 3-го; 3-й и 4-й членики жгутика усиков удлиненные; надкрылья в 1.18–1.29 раза длиннее ширины; Y-образный склерит эндофаллуса с гораздо более длинной непарной частью; сперматека с более резко изогнутым в основании cornu и с более длинным прямым collum (Kania, Stojczew, 2001: fig. 8).

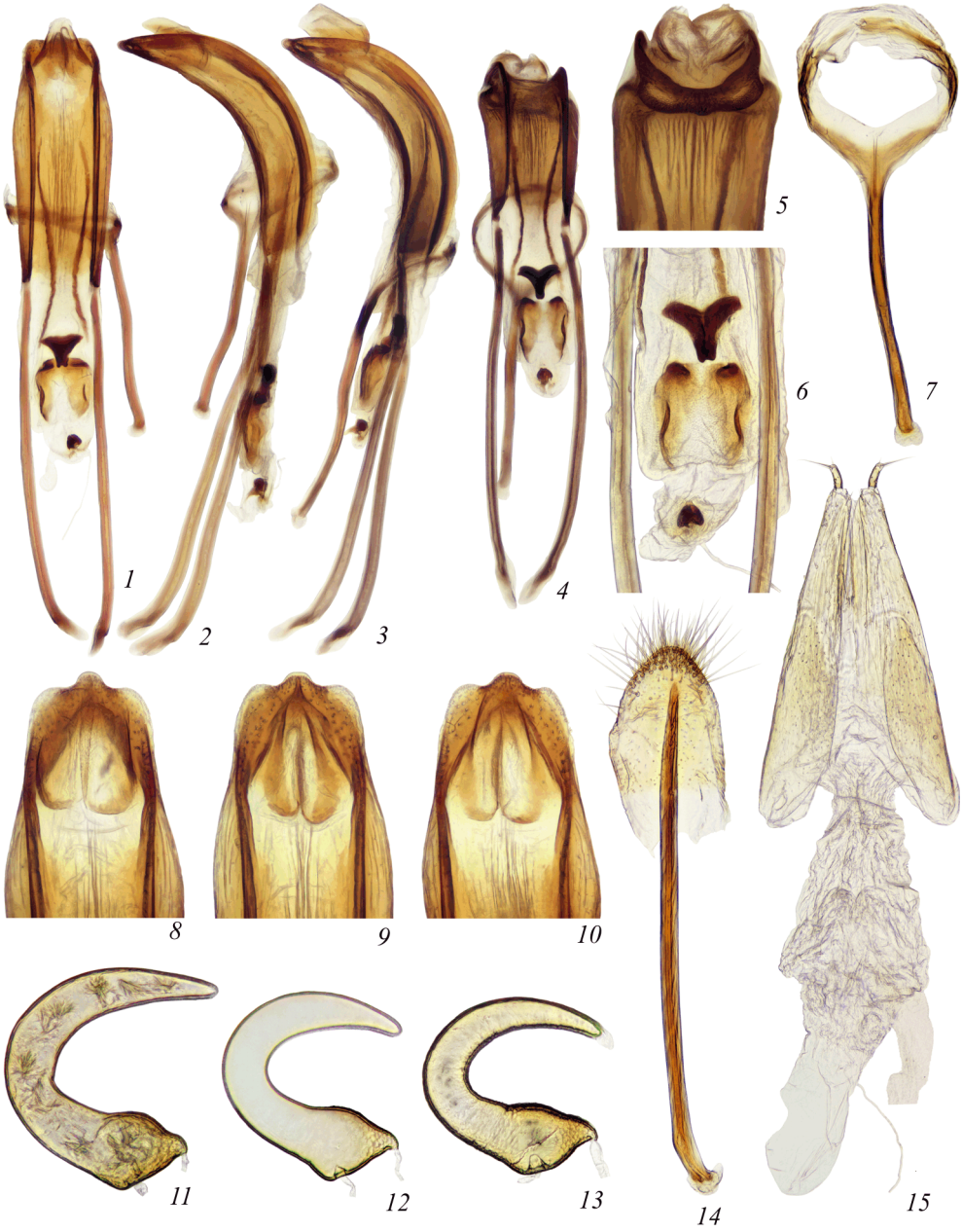

Рис. 3. *Dermatodina prosvirovi* sp. n., паратипы (*1*, *2*, *4*, *6*, *7*, *9–15*) и голотип (*3*, *5*, *8*).

1 – эдеагус сверху; *2*, *3* – эдеагус сбоку; *4* – эдеагус сверху и сзади; *5* – вершина эдеагуса фронтально; *6* – средняя часть эдеагуса с аггонопорием снизу; *7* – тегмен сверху; *8–10* – вершина эдеагуса сверху; *11–13* – сперматека; *14* – spiculum ventrale снизу; *15* – кокситы сверху.

Материал. Голотип: ♂, **Vietnam,** *Ninh Bình Prov.*, ~25 km W Ninh Bình City, ~175 m, 20°14′59″ N, 105°43′56″ E, 06.V.2019 (A. S. Prosvirov). Паратипы: 8 ♂, 10 ♀, собраны вместе с голотипом; 2 ♂, там же, 06.V.2019 (P. V. Romantsov); 1 ♂, 1 ♀, там же, 140 m, 20°15′07″ N, 105°44′02″ E, 01.V.2019 (A. S. Prosvirov).

Голотип наклеен на прямоугольную картонную пластинку, в левом заднем углу которой подклеено отчлененное брюшко. Отпрепарированные гениталии и терминалии помещены в пробирку с глицерином.

Голотип хранится в коллекции Зоологического музея Московского государственного университета (Москва; ЗММУ), паратипы – в коллекциях ЗММУ, Зоологического института РАН (С.-Петербург) и И. А. Забалуева.

Распространение. Северный Вьетнам, восточные окрестности национального парка Кук Фуонг.

Dermatodina prosvirovi sp. n. – второй вид этого рода, обнаруженный во Вьетнаме. Другой вьетнамский вид *D. holynskiorum* описан по материалам с хр. Тамдао. Местонахождения этих видов отдалены друг от друга почти на 150 км и разделены долиной реки Хонгла (Красная).

Экология. Жуки пойманы отряхиванием листьев кустарников и невысоких деревьев, растущих у края невысокого леса (рис. 4).

Близкий вид *D. holynskiorum* был собран с травянистых растений на опушке горного субтропического леса на высоте около 1000 м над ур. м. (Kania, Stojczew, 2001).

Этимология. Вид назван именем А. С. Просвирова, собравшего большую часть типовой серии.

Г. Маршалл (Marshall, 1926) свел род *Dermatodina* в синонимы к роду *Antinia* Pascoe, 1871 (типовой вид *Antinia eupleura* Pascoe, 1871, по монотипии). Долгое время эту синонимию признавали последующие авторы (Emden, Emden, 1939; Voss, 1958; Kania, Dąbrowska, 1995; Kania, Stojczew, 2001; Kania, 2003; Kania, Wiater, 2006; Morimoto et al., 2015), поэтому почти все виды, в настоящее время включаемые в род *Dermatodina*, первоначально были описаны в составе рода *Antinia*. Я. Каня (Kania, 2003) разделил этот род на две группы видов, которые недавно стали рассматриваться как самостоятельные роды *Antinia* и *Dermatodina* (Kania, Piwnik, 2017). М. А. Алонсо-Сарасага (Alonso-Zarazaga in: Alonso-Zarazaga et al., 2017 : 5, 260, 543 [note 43]) перенес в род *Dermatodina* все японские виды рода *Antinia*, описанные К. Моримото (Morimoto in: Morimoto et al., 2015). В результате, с учетом описанного в этой статье *D. prosvirovi* sp. n., род *Dermatodina* включает 14 видов, а в составе рода *Antinia* осталось 3 вида, распространенных на полуострове Малакка и о. Ланкави (Kojima, Idris, 2003; Kania, Piwnik, 2017).

Виды рода *Antinia* отличаются от *Dermatodina* более узким телом, наличием явственного щитка, умеренно выпуклыми надкрыльями, которые в 1.5–1.8 раза длиннее своей ширины, бороздки на них более широкие, с отчетливыми точками. У всех видов рода *Antinia* тегмен с парамерами и длинным манубриумом; эндофаллус с одним Y-образным склеритом, парная часть которого направлена к гонопору (Kania, Dąbrowska, 1995; Kojima, Idris, 2003; Kania, Piwnik, 2017). У *A. eupleura* и *A. viridis* Kojima, 2003 этот склерит длинный и составляет около трети длины эндофаллуса, а у *A. pendleburyi* Marshall, 1932 он короткий, относительно более широкий и состав-

Рис. 4. Местообитание *Dermatodina prosvirovi* sp. n. в окрестностях национального парка Кук Фуонг (фотография А. С. Просвирова).

ляет около 1/7 длины эндофаллуса. Совокупительная сумка *A. eupleura* и *A. viridis* с парой крупных симметричных склеритов, а сперматека этих видов характерной формы с широко расставленными collum и ramus (Kojima, Idris, 2003; Morimoto et al., 2015). К сожалению, гениталии самки *A. pendleburyi* до сих пор не изучены, хотя Г. Маршалл (Marshall, 1932) описал этот вид по 6 самцам и 14 самкам.

У видов рода *Dermatodina* тело более короткое, щиток отсутствует, надкрылья сильно выпуклые, в 1.18–1.46 раза длиннее ширины, с узкими линиевидными бороздками, точки в которых плохо различимы, тегмен с длинным манубриумом и, как правило, без парамер, совокупительная сумка без склеритов. Вооружение эндофаллуса и строение сперматеки у видов этого рода довольно разнообразны.

Подробные и хорошо иллюстрированные описания видов рода *Dermatodina* (Kania, Dąbrowska, 1995; Kania, Stojczew, 2001; Kania, 2003; Kania, Wiater, 2006; Morimoto et al., 2015; Kania, Piwnik, 2017) позволяют проанализировать его таксономический состав. Для большинства видов рода известны оба пола. Только по самкам известны *D. kadeji* (Kania, Wiater, 2006) и *D. szelagowiczi* (Kania, Wiater, 2006) из Китая, только по самцу – *D. szypulai* (Kania, 2003) из Бирмы; отсутствуют также данные о строении гениталий самки *D. variegata* (Voss, 1958). Этот вид был описан по 5 экземплярам из Китая без указания пола (Voss, 1958). Позже был изучен лишь 1 из них, оказавшийся самцом (Kania, Dąbrowska, 1995). Для *D. boroveci* Kania et Piwnik, 2017 отсутствует описание сперматеки.

Как указывают К. Моримото с соавт. (Morimoto et al., 2015), японские виды рода *Dermatodina* внешне почти одинаковы и различаются главным образом по строению эдеагуса. Судя по рисункам, представленным в цитируемой работе, все эти 6 видов имеют однотипное строение эндофаллуса и сперматеки, хорошо отличающее их от остальных видов рода. Грубое вооружение эндофаллуса представлено у них только аггонопорием в виде маленького округлого склерита близ гонопора, а сперматека

с хорошо развитым, удлиненным ramus. Таким образом, японские виды рода *Dermatodina* образуют хорошо очерченную монофилетическую группу.

Отдельную монофилетическую группу видов образуют также очень похожие внешне *D. holynskiorum* и *D. prosvirovi* sp. n., у которых одинаковый набор склеротизованных элементов в эндофаллусе и сходное строение сперматеки. К этим видам, вероятно, наиболее близок *D. variegata*, эндофаллус которого в средней части с узкими склеротизованными пластинами, небольшим склеритом близ гонопора, а между ними со склеритами, похожими на парные пластины аггонопория *D. holynskiorum* и *D. prosvirovi* sp. n. К сожалению, из имеющихся рисунков эдеагуса *D. variegata* (Kania, Dąbrowska, 1995) не вполне очевидно наличие или отсутствие в его эндофаллусе структуры, гомологичной Y-образному склериту.

К. Моримото с соавт. (Morimoto et al., 2015) справедливо сближают японские виды рода *Dermatodina* с *D. variegata*. По моему мнению, они также близки к *D. holynskiorum* и *D. prosvirovi* sp. n. Набор склеротизованных элементов в эндофаллусе у видов из Японии, Китая и Вьетнама различается, но у каждого из них есть небольшой склерит близ гонопора, отсутствующий у *D. vitiosa*, *D. boroveci* и видов рода *Antinia*.

У распространенного на о. Ява *D. vitiosa* (типовой вид рода *Dermatodina*) в отличие от других видов рода тегмен с парамерами, эндофаллус с одним крупным Y-образным склеритом, как у *A. eupleura* и *A. viridis*, а сперматека в основании cornu с характерным выступом рядом с удлиненным ramus (Kania, Dąbrowska, 1995: figs. 36, 37). Таким образом, по признакам внешнего строения и отсутствию вооружения совокупительной сумки *D. vitiosa* близок к другим видам рода *Dermatodina*, особенно к *D. holynskiorum* и *D. variegata*; строение эдеагуса сближает его с видами рода *Antinia*, а строение сперматеки отличает от всех видов обоих родов.

Таксономические связи *D. szypulai*, *D. kadeji* и *D. szelagowiczi* не вполне ясны. Вероятно, эти виды наиболее близки к *D. holynskiorum*, *D. prosvirovi* sp. n. и *D. variegata*. У *D. kadeji* и *D. szelagowiczi* сперматека со слабо выступающим ramus, как у *D. holynskiorum* и *D. prosvirovi* sp. n., но ламелла spiculum ventrale и анальный вентрит более широкие. Судя по имеющимся рисункам эдеагуса (Kania, 2003: figs. 4, 5), эндофаллус *D. szypulai* имеет склериты только вблизи гонопора, а склеротизованные пластины в его средней части отсутствуют. К сожалению, на этих рисунках не вполне понятны форма и число склеритов. Можно лишь предположить, что *D. szypulai* имеет Y-образный склерит, подобный таковому у *D. holynskiorum* и *D. prosvirovi* sp. n.

У описанного из Таиланда *D. boroveci* в отличие от всех других видов рода *Dermatodina* сравнительно редкое опушение тела, не скрывающее покровов, резкий половой диморфизм в форме надкрылий, которые у самца почти шаровидные, округленные на вершине, а у самки яйцевидные, сильно суженные к вершине, сильно поперечная переднеспинка, своеобразное ассиметричное вооружение эндофаллуса и половых путей самки (Kania, Piwnik, 2017). Кроме того, судя по имеющимся в описании фотографиям и рисункам, у *D. boroveci* основание переднеспинки довольно широко окантовано, эндофаллус длинный, почти достигает вершины апофиз, а тегмен с коротким манубриумом. Эндофаллус *D. boroveci* почти по всей длине с изогнутым палочковидным склеритом, вблизи основания трубки пениса на правой стороне с пластинкой из сросшихся шипов, а на левой стороне с несколькими крупными зубцами. Характеризуя род *Dermatodina*, Я. Каня и А. Пивник (Kania, Piwnik, 2017)

указывают, что у изученных видов, включая *D. boroveci*, совокупительная сумка без склеритов. Однако в описании отмечено, что у *D. boroveci* совокупительная сумка с тремя склеритами разной формы. Судя по рисунку в цитируемой работе (Kania, Piwnik, 2017: fig. 21), эти склериты находятся либо в проксимальной части вагины, либо на границе вагины и совокупительной сумки.

Таким образом, род *Dermatodina* довольно гетерогенен, и в его составе можно выделить по меньшей мере 4 группы видов: 1) виды из Японии; 2) виды, близкие к *D. holynskiorum* и *D. variegata*; 3) *D. vitiosa*; 4) *D. boroveci*. Наиболее близки между собой японские виды и виды, близкие к *D. holynskiorum*. Типовой вид рода *D. vitiosa* по строению эдеагуса ближе к видам рода *Antinia*, чем к другим видам рода *Dermatodina*, и в целом занимает промежуточное положение между родом *Antinia* и видами, близкими к *D. holynskiorum*.

Dermatodina boroveci сильно отличается от всех рассматриваемых здесь видов перечисленными выше признаками гениталий и внешнего строения и не может быть сближен ни с одним видом рода *Dermatodina* или *Antinia*. Таксономическое положение этого вида требует уточнения. По моему мнению, *D. boroveci* относится к другому, вероятно, новому роду. В настоящей работе я не считаю возможным выделение для него отдельного рода, так как все рассматриваемые здесь виды, кроме *D. prosvirovi* sp. n., известны мне только по описаниям, и у меня нет полной уверенности в принадлежности *D. boroveci* к трибе Cneorhinini. Тем не менее, я хочу обратить внимание других исследователей на приведенные здесь сведения о морфологическом разнообразии видов рода *Dermatodina*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен А. С. Просвирову и И. А. Забалуеву (Москва) за предоставленные для изучения материалы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа автора выполнена в рамках государственной темы № АААА-А16-116021660077-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Давидьян Г. Э., Савицкий В. Ю. 2017. Новые данные по таксономии и морфологии жуков-долгоносиков рода *Plinthus* (Coleoptera, Curculionidae). Зоологический журнал **96** (7): 784–804. doi: 10.7868/S0044513417070030

Савицкий В. Ю., Давидьян Г. Э. 2007. Новые данные по таксономии, распространению и экологии жуков-долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germar (Coleoptera, Curculionidae) Кавказа. Энтомологическое обозрение **86** (1): 185−217.

Alonso-Zarazaga M. A. et al. 2017. Cooperative catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. *Monografías electrónicas* S. E. A. **8**: 1−729. [URL: http://sea-entomologia.org/monoelec.html]

Emden M. van, Emden F. I. van 1939. Curculionidae: Brachyderinae III. In: S. Schenkling (ed.). Coleopterorum Catalogus auspiciis et auxilio W. Junk. Pars 164. Berlin: W. Junk, p. 197–327.

Faust J. 1895. Rüsselkäfer aus dem Malayischen Archipel. Stettiner Entomologische Zeitung **56**: 81–114.

Kania J. 2003. A new species of *Antinia* Pascoe from Burma (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae). Genus **14** (3): 413–418.

Kania J., Dąbrowska A. 1995. Revision of the genus *Antinia* Pascoe, 1871 (Coleoptera: Curculionidae: Brachyderinae). Genus **6** (3–4): 493–518.

Kania J., Piwnik A. 2017. Notes on the genera *Antinia* Pascoe, 1871 and *Dermatodina* Faust, 1895 with description of *D. boroveci* sp. nov. from Thailand (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae). Zootaxa **4232** (3): 322–330. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4232.3.2

Kania J., Stojczew A. 2001. *Antinia holynskiorum* sp. nov. from Vietnam (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae: Dermatodini). Annales Zoologici **51** (1): 89–94.

Kania J., Wiater J. 2006. Two new species of the genus *Antinia* Pascoe, 1871 from China (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae). Genus **17** (3): 381–389.

Kojima H., Idris A. B. 2003. A peculiar new species of the genus *Antinia* Pascoe (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) from Malaysian moss forests, with notes on the sympatric weevils and beetle of similar appearance. Serangga **8** (1–2): 73–82.

Marshall G. A. K. 1926. On new Curculionidae from the Oriental Region (Col.). Annals and Magazine of Natural History, ser. 9: **17** (100): 353–371.

Marshall G. A. K. 1932. New oriental Curculionidae (Col.). Stylops **1** (10): 209–216.

Morimoto K., Nakamura T., Kannô K. 2015. Curculionidae: Entiminae (Part 2) (Coleoptera). In: S. Kamitani et al. (eds).The Insects of Japan. Vol. 4. Fukuoka: Touka Shobo, 758 p.

Voss E. 1958. Ein Beitrag zur Kenntnis der Curculioniden im Grenzgebiet der Orientalischen zur Paläarktischen Region (Col., Curc.). Decheniana **5**: 1–139.

A NEW SPECIES OF THE WEEVIL GENUS *DERMATODINA* FAUST (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) FROM VIETNAM

V. Yu. Savitsky

Key words: Curculionidae, *Dermatodina*, *Antinia*, new species, Vietnam.

S U M M A R Y

Dermatodina prosvirovi **sp. n.** from Vietnam is described as new to science. The taxonomic composition of the genus *Dermatodina* Faust, 1895 is discussed.

УДК 595.768.83(571.1)

НОВЫЙ И МАЛОИЗВЕСТНЫЙ ВИДЫ ДОЛГОНОСИКОВ РОДА *OTIORHYNCHUS* GERM. (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: ENTIMINAE) ИЗ КАТОН-КАРАГАЙСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА (ЮГО-ЗАПАДНЫЙ АЛТАЙ)

© 2021 г. Б. А. Коротяев, [1*] А. У. Габдуллина [2, 3]**

[1] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: korotyay@rambler.ru
[2] Алтайский государственный университет
Пр. Ленина, 61, Барнаул, 656049 Россия;
[3] Катон-Карагайский государственный национальный природный парк
Ул. О. Бокеева, 115, Катон-Карагай, 070908 Казахстан
**e-mail: mail: alijainleipzig@mail.ru

Поступила в редакцию 10.04.2020 г.
После доработки 26.09.2020 г.
Принята к публикации 26.09.2020 г.

Обозначен **лектотип** *Otiorhynchus* (*Stupamacus*) *proletarius* Boh., приведены сведения о первой находке этого вида в Катон-Карагайском национальном парке в Восточном Казахстане (Юго-Западный Алтай), фотографии жука и его местообитания. Описан новый вид *O.* (*Trichosmobodes*) *lukjanovitshi* Korotyaev, **sp. n.** из Катон-Карагайского национального парка, близкий к *O. perplexus* Gyll. и *O. obscurus* Gyll.

Ключевые слова: Алтай, Казахстан, новый вид, лектотип, *Stupamacus*, *Trichosmobodes*, *Otiorhynchus proletarius*, *Otiorhynchus* (*Trichosmobodes*) *lukjanovitshi* **sp. n.**

DOI: 10.31857/S0367144521010123

В статье описан новый вид из горной части Казахстанского Алтая. Приведены данные о находке в Катон-Карагайском национальном парке известного только по описанию *Otiorhynchus proletarius* Boh.

Голотип и паратипы описанного в этой статье вида хранятся в коллекции Зоологического института РАН в С.-Петербурге.

Otiorhynchus (Stupamacus) proletarius Boheman, 1842 (рис. 1; 2, *1*, *2*; 3).

М а т е р и а л. **Kazakhstan,** *East Kazakhstan Prov.*, Katon-Karagay State National Park, Aksu Vill., 758 m, night sweeping in *Betula* sp. forest, 49°21′36.0″ N, 85°25′08.5″ E, 6.VIII.2013 (A. U. Gabdullina), 2 ♀ (рис. 1).

Первым автором в 1993 г. изучен и снабжен этикеткой «Lectotypus» типовой экземпляр, самка, в коллекции Стокгольмского музея естественной истории, фотография которого приведена в работе А. А. Легалова (Legalov, 2020), но формального обозначения лектотипа в ней нет. Здесь этот экземпляр обозначается как лектотип и приводится сделанный в 1993 г. его контурный рисунок (рис. 2, *1*). Из-за отсутствия материала по этому виду при изучении лектотипа подробное описание его первым автором составлено не было, и необходимо проверить полноту соответствия материала из Катон-Карагайского национального парка признакам лектотипа. В частности, своеобразное опушение внутренних углов лба у лектотипа не было отмечено при изучении лектотипа и не отражено на сделанном с него рисунке. Ф. А. Геблер в 1833–1835 гг. несколько раз посещал нынешнюю территорию Катон-Карагайского национального парка (Сушкин, 1938: с. 15), и типовой экземпляр мог быть собран на территории парка или вблизи нее.

С а м к а. Ширина головотрубки в 1.22–1.33 раза больше длины и составляет 0.80–0.82 ширины головы на уровне задних краев глаз. Птеригии крупные, короткие, отстоят от глаз примерно на 2/3 своей длины. Спинка головотрубки от середины к вершине слабо расширена и в вершинной половине едва вдавлена между тонким срединным килем и внутренними краями усиковых ямок; к глазам постепенно слабо расширяется, а края ее сглаживаются, и спинка плавно переходит в бока. Основная половина спинки вместе с передней половиной лба слабо выпуклые и отделены от задней половины лба неглубокими косыми вдавлениями, сходящимися к центру лба. Эпистом довольно далеко вдается назад, узко округлен на заднем (ближнем к глазам) крае, умеренно круто скошен кпереди, довольно глубоко угловато вырезан по краю. Срединный киль в основной половине головотрубки хорошо развит, гладкий, слегка выпуклый в продольном направлении. Спинка головотрубки в вершинной половине матовая, в основной половине умеренно блестящая, в умеренно густых небольших и неглубоких, слабо удлиненных точках, собранных в короткие ряды или бороздки вдоль срединного киля. Ширина лба в 1.3 раза больше длины глаза, задняя половина лба плоская, блестящая, в умеренно густых небольших точках, собранных в изогнутые ряды, расходящиеся кзади; пунктировка в задней части лба иногда разрежена, задний край лба с небольшой удлиненной точковидной ямкой. Глаза средней величины, слабовыпуклые, округло-треугольные, чуть уплощенные в средней части. Виски умеренно расходятся назад, длина их составляет 0.7 длины глаз. Рукоять усиков почти прямая, средней толщины, умеренно и постепенно утолщена в вершинной трети, блестящая, в редких очень мелких точках. Жгутик довольно длинный; длина 1-го членика немного менее, длина 2-го – немного более чем вдвое превосходит ширину, остальная часть жгутика четковидная, 3–7-й членики умеренно округлены, 3-й немного длиннее ширины, остальные примерно равной длины и ширины. Опушение жгутика светлое, приподнятое, тонкое и умеренно длинное. Булава почти веретеновидная, но наиболее широкая немного проксимальнее середины, почти одинаковой ширины в основании и у вершины; длина ее в 3.3 раза больше ширины.

Ширина переднеспинки в 1.20 раза больше длины, посередине переднеспинка сильно округло расширена, довольно сильно и примерно одинаково сужена к вершине и к основанию. Вершинная перетяжка при осмотре сверху плавная и очень неглубокая, основная малозаметна, но при осмотре сверху-сзади и сбоку хорошо видна, довольно резкая, расположена близко к основному краю и образует слабый кант. Диск довольно сильно выпуклый, наиболее выпуклый позади середины и иногда слегка вздут на основном скате. Средняя часть диска блестящая, в довольно густых, умеренно глубоких круглых точках средней величины, оставляющих свободной укороченную широкую гладкую срединную полосу. Вдоль середины точки разделены блестящими гладкими промежутками обычно менее чем на свой диаметр, к бокам точки сгущаются, промежутки между ними разбиваются на небольшие гладкие округлые зернышки и покрыты густой сетчатой микроскульптурой.

Щиток широкотреугольный.

Рис. 1. *Otiorhynchus proletarius* Boh., самка, общий вид. Фотография К. В. Макарова.

Надкрылья почти правильно овальные или обратнояйцевидные, наиболее широкие почти посередине или заметно впереди середины, чуть угловатые у вершины и узко округлены на вершине; длина их в 1.27–1.29 раза больше ширины, диск довольно сильно выпуклый и в продольном, и в поперечном направлениях, не приподнят по шву в вершинных 2/3. Основной край надкрылий постепенно скошен к среднегруди, не прилегает плотно к основному краю переднеспинки. Ряды из слегка угловатых точек среднего размера в основной части диска иногда не углублены в бороздки, и участки между точками расположены в одной плоскости с промежутками, либо неглубокие бороздки отчетливы по всей длине, заметно сужены и углублены к вершине. Промежутки в 3–5 раз шире бороздок, плоские или, когда бороздки углублены, слабо выпуклые, блестящие, в редких очень мелких точках и штриховидных поперечных морщинках, более густых на пришовном промежутке.

Ноги средней длины. Бедра в основании тонкие, в вершинной части умеренно вздуты, передние с небольшим острым зубцом, на его дистальном (обращенном к вершине бедра) крае иногда с небольшим зернышком; зубец на средних бедрах такого же размера, но простой; на задних – едва заметен или отсутствует. Передние голени слабо округло расширены на вершине наружу, прямые (рис. 2, *2*), в густой продольно-морщинистой скульптуре; от основания умеренно во-

гнуто расширены к концу основной трети, затем внутренний край очень неглубоко выемчатый и без зубчиков, несет негустые слабо приподнятые волоски. Шипики на вершине голеней узкие, слабо уплощены, на внутренней половине вершинного края разделены узкими просветами, в наружной половине соприкасаются краями. Внутренний край задних голеней в вершинной трети с 3–5 малозаметными или довольно крупными острыми зубчиками. Лапки короткие и неширокие; в передних 1-й членик треугольный, длина его едва больше ширины; 2-й членик округло-треугольный и немного у́же 1-го; 3-й в 1.57 раза шире 2-го, лопасти его заметно у́же 2-го членика, слабо округлены. Коготковый членик на 2/3 выдается за лопасти 3-го, умеренно расширен к вершине.

Анальный стернит слабовыпуклый, блестящий, в негустых круглых точках, на вершине широко округлен.

Тело темно-коричневое, почти черное; рукоять усиков, бедра и основная часть голеней немного светлее, жгутик и булава усиков и вершины голеней еще светлее, лапки красновато-коричневые. Верх тела в редких очень коротких и тонких прилегающих волосках, выглядит почти голым. Голова с пятнышком из более густых и длинных, наклонно торчащих волосков у внутренних краев глаз в задней половине лба и в передней части темени по краям, средняя часть темени, где пунктировка разрежена, в малозаметных волосках. Рукоять усиков и бедра в таких же, как на голове, тонких, слабо приподнятых желтоватых волосках; жгутик в более густых и длинных наклонных волосках, голени и верхняя сторона лапок в еще немного более длинных и сильнее приподнятых волосках. Надкрылья с малозаметными редкими короткими приподнятыми желтоватыми волосками, расположенными на промежутках в 1 или 2 спутанных ряда. Низ груди в редких коротких прижатых, брюшко в более длинных приподнятых волосках.

Длина тела 5.75 мм, ширина надкрылий 2.85–3.10 мм.

Сравнительные замечания. Близок к *O. scintillus* Reitter, 1913, но хорошо отличается не черной, а темно-коричневой окраской тела, заметно расширенными на вершине наружу передними голенями с менее глубокой выемкой в основной части внутреннего края, более широкой формой тела, немного более выпуклыми глазами, более густой и грубой пунктировкой переднеспинки, переходящей в зернистость по краям диска (у *O. scintillus* зернышки развиты только на боках переднеспинки), и немного более развитыми зубцами на бедрах – у *O. scintillus* на средних бедрах они иногда, а на задних всегда отсутствуют.

Otiorhynchus (Trichosmobodes) lukjanovitshi Korotyaev, sp. n. (рис. 2, *3–5*; 4).

Материал. **Казахстан.** *Восточно-Казахстанская обл.*, Катон-Карагайский национальный парк, 1200 м, 27.V.1930 (Ф. К. Лукьянович), 1 ♂, 2 ♀; 30.VI.2018 (А. У. Габдуллина), 1 ♂; хр. Алтайский Тарбагатай, 49°04′36″ N, 86°00′51″ E, окр. кордона Верхнее Зимовье, 1770 м, ночное кошение, 15.VIII.2018 (А. У. Габдуллина, В. В. Щербакова), 2 ♂, в том числе голотип, ♀ самка.

Самец. Ширина головотрубки в 1.2 раза больше длины и составляет 0.85 ширины головы на уровне задних краев глаз. Птеригии крупные, короткие, отстоят от глаз примерно на 0.7 своей длины. Спинка головотрубки от середины к вершине довольно сильно расширена, с прямыми краями; в вершинной половине едва вдавлена между усиковыми ямками и срединной линией; к глазам спинка постепенно слабо расширяется, а края ее сглаживаются, и спинка плавно переходит в бока. И в продольном, и в поперечном направлениях спинка в основной половине спинка слабо выпуклая, слегка скошена к вершине, в основании отделена от глаз слабыми косыми вдавлениями, сходящимися назад к середине лба. Эпистом неглубоко вдается назад, круто скошен кпереди и умеренно выемчатый по переднему краю; задний край его дуговидный, слегка угловатый посередине. Срединный киль невысокий, складковидный, иногда слегка изогнут, обычно отчетливый в основной половине и заканчивается в неглубокой бороздке у вершины.

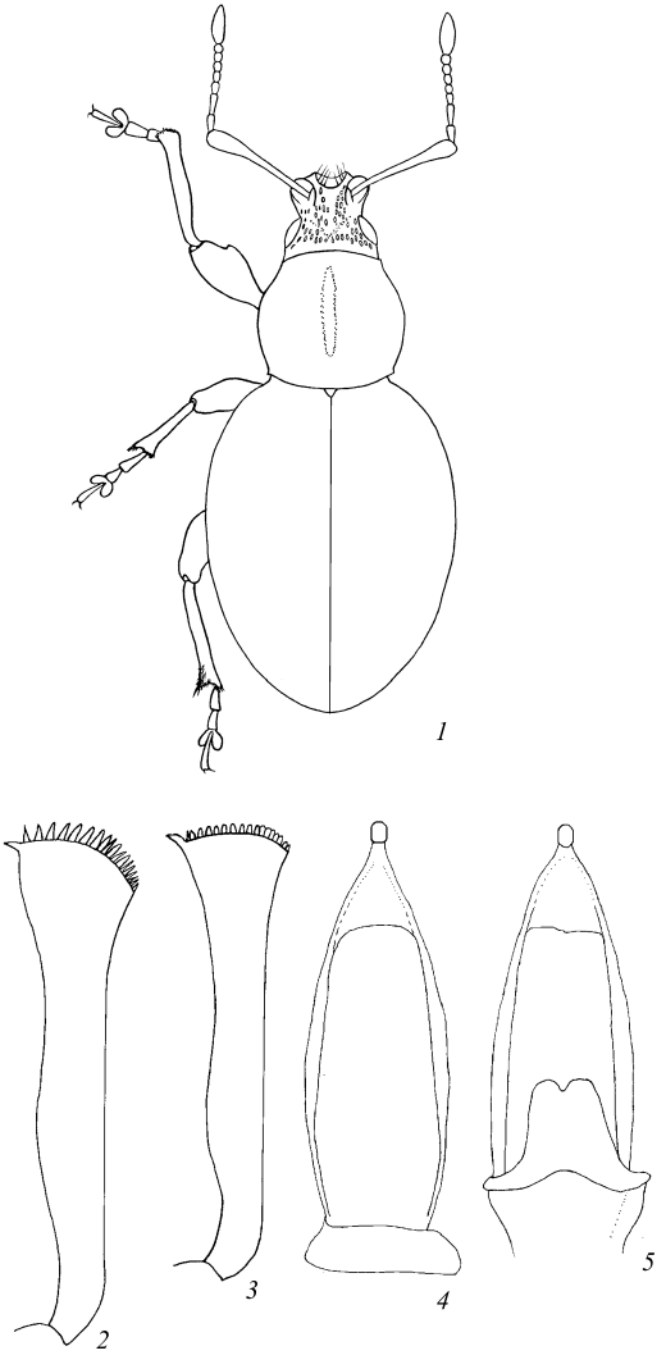

Рис. 2. *Otiorhynchus* Germar, контур тела, лектотип (*1*), правая передняя голени самки (*2*, *3*) и эдеагус сверху (*4*, *5*).

1, *2* – *Otiorhynchus proletarius* Boh.; *3–5* – *O. lukjanovitshi* sp. n., паратипы (*4* – Катон-Карагай, *5* – кордон Верхнее Зимовье).

Рис. 3. Местообитание *Otiorhynchus proletarius* Boh. Фотография А. У. Габдуллиной.

Спинка головотрубки и лоб слабо блестящие, в умеренно густых небольших и умеренно глубоких, слабо удлиненных точках, собранных в ряды или бороздки вдоль срединного киля в вершинной половине и в задней половине лба, где они заметно расходятся в стороны. Задняя половина лба плоская; ширина лба в 1.6 раза больше длины глаза. Глаза средней величины, слабовыпуклые, округлые, с угловатым или узко округленным передненижним краем. Виски примерно вдвое короче глаз, умеренно расходятся назад. Рукоять усиков почти прямая, средней толщины, слабо постепенно утолщена в вершинной четверти. Жгутик довольно длинный; длина первых двух члеников одинаковая, немного более чем вдвое превышает ширину; остальная часть жгутика четковидная, 3–7-й членики слабо округлены, 5-й примерно равной длины и ширины, 6-й и 7-й едва поперечные. Опушение жгутика приподнятое, умеренно длинное и густое, тонкое, светлое. Булава почти веретеновидная, немного сильнее притуплена в основании, чем на вершине; длина ее в 3.2 раза больше ширины.

Ширина переднеспинки в 1.06–1.14 раза больше длины, посередине она округло расширена, наиболее широкая чуть впереди середины, умеренно и примерно одинаково выпукло сужена к вершине и к основанию, с плавными и неглубокими, но отчетливыми основной и вершинной перетяжками. Вершинный край едва выдается вперед, посередине с неглубокой широкой выемкой. Диск равномерно умеренно выпуклый в продольном и поперечном направлениях, умеренно блестящий, в густых небольших, умеренно глубоких круглых точках, оставляющих свободной укороченную узкую гладкую срединную полосу в вершинной половине. Точки на диске разделены блестящими гладкими промежутками примерно на половину своего диаметра, часто слегка удлиненные и местами собраны в продольные ряды; к бокам точки сгущаются и промежутки между ними разбиваются на небольшие гладкие округлые зернышки; бока покрыты только гладкими зернышками.

Рис. 4. *Otiorhynchus lukjanovitshi* sp. n., паратип (30.VI.2018). Фотография К. В. Макарова.

Щиток почти равносторонне-треугольный, небольшой, плоский, матовый.

Надкрылья почти правильно овальные, длина их в 1.40–1.50 раза больше ширины, диск умеренно выпуклый, совершенно не приподнят по шву на вершинном скате. Основной край надкрылий постепенно скошен к среднегруди, не прилегает плотно к основному краю переднеспинки. Бороздки из точек среднего размера у основания почти теряются на фоне более грубой здесь скульптуры, немного ослаблены к вершине, точки в них разделены гладкими участками, расположенными в плоскости промежутков. Промежутки в 3–4 раза шире бороздок, плоские, блестящие, с 1 неправильным рядом мелких точек, передний край которых местами приподнят и несет торчащие волоски, и в неправильных неглубоких гладких морщинках.

Ноги средней длины. Бедра умеренно вздуты в вершинной части, передние лишь едва сильнее остальных; все с небольшим зерновидным зубчиком на угловато выпуклой вздутой части и иногда с очень мелким зубчиком дистальнее или латеральнее его. Передние голени слабо округло расширены на вершине наружу и не загнуты внутрь; их внутренний край проксимальнее середины довольно сильно выпуклый, в вершинной половине гораздо глубже выемчатый, несет несколько очень маленьких тупых зубчиков, чуть более крупных у вершины, и густые тонкие, немного наклонно торчащие волоски, покрывающие также заднюю часть голени. Шипики на

вершине голеней короткие, уплощенные, густые, но не сливаются. Лапки широкие и недлинные; в передних 1-й членик треугольный, длина его едва больше ширины; 2-й членик округло-треугольный, короче и немного у́же 1-го; 3-й в 1.3 раза длиннее и в 1.7 раза шире 2-го, лопасти его широкие, сильно округлены. Коготковый членик немного больше чем наполовину выдается за лопасти 3-го, равномерно и умеренно расширен к вершине.

Анальный стернит умеренно выпуклый, выположен вдоль краев, блестящий, в довольно густых круглых точках, вершине его широко округлена и слегка отогнута. Эдеагус (рис. 2, *3*, *4*) ланцетовидный, с узко оттянутой вершиной, на конце которой – маленькая овальная «пуговка».

С а м к а. Ширина головотрубки в 1.25–1.32 раза больше длины. 4-й членик жгутика усиков примерно равной длины и ширины, 5–7-й членики слабо поперечные. Длина булавы в 2. 4 раза больше ширины. Ширина переднеспинки в 1.1–1.2 раза больше длины. Основная перетяжка на боках менее отчетлива, чем у самца. Длина надкрылий в 1.3–1.4 раза больше ширины, наиболее широкие они примерно посередине; шов на вершинном скате слегка приподнят и очертания вершин надкрылий узко округленные. Бедра почти как у самца, но зубец на средних и особенно на задних бедрах меньше, на задних иногда едва заметен. Передние голени на вершине немного сильнее расширены наружу, шипики у внутреннего края вершины чуть реже, чем у самца. Лапки немного у́же, чем у самца; в передних 3-й членик в 1.6 раза шире 2-го.

Тело черное; часто усики и ноги целиком темно-красновато-коричневые, рукоять часто более темная, иногда почти черная, кроме основания; бедра обычно немного темнее голеней и лапок. Верх тела в негустых тонких волосках, на переднеспинке полуприлегающих, на промежутках надкрылий наклонно торчащих и расположенных в 1 или 2 спутанных ряда волосках. Рукоять усиков и бедра в менее длинных слабо приподнятых желтоватых волосках, жгутик усиков, вершинная часть голеней и верх лапок в более длинных и сильнее приподнятых волосках.

Длина тела 4.7–5.3 мм, ширина надкрылий 2.05–2.55 мм.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Новый вид хорошо отличается от восточно-казахстанских *O. perplexus* Gyll. и *O. obscurus* Gyll. значительно слабее расширенными на вершине наружу передними голенями с неуплощенным наружным краем, менее густой и грубой пунктировкой головы, переднеспинки и надкрылий, едва приподнятым опушением на рукояти усиков и бедрах, а также четкими бороздками надкрылий на фоне реже пунктированных промежутков с менее густым опушением. Форма эдеагуса у алтайских и тувинских видов подродов *Trichosmobodes* Arnoldi, *Osmobodes* Reitter, *Holomrasus* Reitter очень сходна и едва ли пригодна для их различения, притом что она и довольно изменчива в пределах вида даже на небольшой территории, что заметно на примере 2 самцов из Катон-Карагайского национального парка (рис. 2, *3*, *4*).

Э т и м о л о г и я. Вид назван именем талантливого советского энтомолога Ф. К. Лукьяновича, специалиста по долгоносикам, работавшего в Зоологическом институте АН СССР, внесшего большой вклад в изучение фауны России и сопредельных стран и первым собравшего этот вид в Катон-Карагае.

Изучена также самка из Маркакульского р-на Восточно-Казахстанской обл. **(**Курчумский р-н, пос. Урунхайка, луга на слонах, 24.VI.1986 (В. Г. Шиленков)**),** которая отличается от типовой серии немного менее поперечной переднеспинкой – лишь в 1.09 раза шире длины – и, по всей вероятности, также относится к этому виду, но не включается в типовую серию.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко благодарны К. В. Макарову (Московский педагогический государственный университет) и Г. Э. Давидьяну (Всероссийский институт защиты растений РАН, С.-Петербург–Пушкин) за изготовление фотографий жуков для этой статьи. Первый автор с благодарностью вспоминает П. Линдскога (the late Dr. P. Lindskog, Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm), оказавшего ему большую помощь во время работы в коллекции Стокгольмского музея естественной истории в 1993 г.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа Б. А. Коротяева выполнена на основе коллекции ЗИН в рамках государственной темы АААА-А19-119020690101-6 при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-00565 А).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сушкин П. П. 1938. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии. Т. 1. М.; Л.: Издательство Академии наук СССР, 320 с.

Legalov A. A. 2020. *Otiorhynchus yakovlevi* Legalov, a new species in the tribe Otiorhynchini (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) from Altai (Western Siberia). Ecologica Montenegrina **38**: 1–7.

A NEW AND A LITTLE KNOWN SPECIES OF THE WEEVIL GENUS *OTIORHYNCHUS* GERM. (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: ENTIMINAE) FROM KATON-KARAGAY NATIONAL PARK (SOUTH-WESTERN ALTAI)

B. A. Korotyaev, A. U. Gabdullina

Key words: Altai, Kazakhstan, new species, lectotype, *Stupamacus*, *Trichosmobodes*, *Otiorhynchus* (*Trichosmobodes*) *lukjanovitshi* **sp. n.**

SUMMARY

Lectotype of *Otiorhynchus* (*Stupamacus*) *proletarius* Boh. **is designated**, this species is for the first time recorded from the Katon-Karagay National Park in Eastern Kazakhstan (South-Western Altai). Photographs of this species and its habitat are provided. *Otiorhynchus* (*Trichosmobodes*) *lukjanovitshi* Korotyaev, **sp. n.** from the Katon-Karagay National Park, related to *O. perplexus* Gyll. and *O. obscurus* Gyll., is described.

УДК 595.768(2)(571.54)

НОВЫЙ ВИД ЖУКОВ-ДОЛГОНОСИКОВ ПОДРОДА *ANGAROPHYLLOBIUS* KOROTYAEV ET EGOROV (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: ENTIMINAE, РОД *PHYLLOBIUS* GERM.) С СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ БАЙКАЛА

© 2021 г. Б. А. Коротяев

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
e-mail: korotyay@rambler.ru

Поступила в редакцию 14.03.2021 г.
После доработки 15.03.2021 г.
Принята к публикации 15.03.2020 г.

С северо-восточного побережья оз. Байкал описан новый вид рода *Phyllobius* Germ., *Ph.* (*Angarophyllobius*) *rodionovi* **sp. n.**, довольно близкий к *Phyllobius mongolicus* Korotyaev et Egorov, но хорошо отличающийся заметно сглаженными плечевыми бугорками и сильнее округленными боками надкрылий, а также менее крупными и острыми зубцами на бедрах, особенно на передних.

Ключевые слова: Байкал, Бурятия, *Angarophyllobius*, новый вид.

DOI: 10.31857/S0367144521010135

Подрод *Angarophyllobius* Kor. et Eg. – второй по числу видов (21) в большом (154 вида) палеарктическом роде *Phyllobius* Germ. (Alonso-Zarazaga et al., 2017). В фауне Восточной Сибири он занимает очень важное место, как по разнообразию, так и по численности многих видов на древесных и кустарниковых растениях преимущественно в горностепных и горнолесных ландшафтах. Для этого подрода очень характерна редукция крыльев, в разной степени выраженная в нескольких группах видов (Коротяев, Егоров, 1977), большей частью из степных котловин или высокогорий. Находка нового вида на северо-восточном берегу Байкала с холодным и влажным климатом значительно расширяет экологическую характеристику подрода *Angarophyllobius* и может быть полезной при реконструкциях четвертичного палеоклимата Сибири с использованием обильного субфоссильного материала по долгоносикам этого подрода, составляющего в некоторых горизонтах на севере Якутии до 90 % остатков видов рода *Phyllobius*, притом что остатки долгоносиков составляют 44 % всего материала по жесткокрылым (Kuzmina, Korotyaev, 2019).

Голотип и часть паратипов нового вида хранятся в Зоологическом институте РАН (С.-Петербург; ЗИН) и Иркутском государственном университете (Иркутск; ИГУ).

Род **PHYLLOBIUS** Germar, 1824

Подрод **A n g a r o p h y l l o b i u s** Korotyaev et Egorov, 1977

Phyllobius (Angarophyllobius) rodionovi Korotyaev, sp. n. (рис. 1).

М а т е р и а л. **Россия.** *Бурятия*, Северо-Байкальский р-н, оз. Байкал: побережья рек Рель и Горемыка, 17–27.VII.1997 (С. Добрынина), 2 ♂, в том числе голотип (ЗИН), 2 ♀ (ЗИН, ИГУ); мыс Талый, 21–23.VII.1997 (С. Добрынина), 2 ♀ (ЗИН, ИГУ).

С а м е ц. Головотрубка равной длины и ширины или едва поперечная, от глаз к началу средней трети длины слабо сужена, затем постепенно расширена к вершине и там едва у́же, чем в основании. Птеригии небольшие, едва выдаются за контуры головотрубки. Спинка головотрубки в продольном и поперечном направлениях плоская, переходит в лоб почти без понижения, слабо округло сужена к середине и затем немного сильнее расширена к вершине, на вершине умеренно покато скошена, позади эпистома иногда почти до середины довольно широко неглубоко вдавлена и лишена пунктировки. Округло-треугольный эпистом узкий, занимает треть ширины головотрубки, очень слабо, не очень отчетливо ограничен сзади. Края спинки четкие, в средней части ширина ее составляет 2/3 ширины лба. Поверхность спинки матовая, в густых небольших и неглубоких точках. Лоб плоский, ширина его составляет 0.8 ширины головотрубки в основании (у передних краев глаз) и в 1.4 раза больше продольного диаметра глаза (при осмотре жука сверху). Точки в задней половине лба и на темени немного глубже, чем на спинке головотрубки, и местами сливаются в короткие косые бороздки, обычно направленные немного наружу. Глаза небольшие, круглые, довольно сильно выпуклые. Темя равномерно умеренно выпуклое. Виски равны по длине глазам или едва длиннее, параллельные. Усики умеренно длинные, не очень тонкие. Рукоять вершиной почти достигает переднего края переднеспинки, слабо и слегка угловато изогнута немного проксимальнее середины, очень слабо и постепенно утолщена от основания до вершинной трети, которая умеренно утолщена. Жгутик довольно короткий; длина 1-го членика примерно втрое больше ширины, длина 2-го составляет 0.7 длины 1-го, 3-й едва короче 2-го, длина 4-го членика составляет 0.7 длины 3-го и почти равна длине 5-го, 6-й значительно короче соседних. 7-й членик сохранился лишь в левом усике у паратипа, значительно более толстом, чем правый, утолщен и округло скошен к вершине. Булава (в левом усике паратипа) коротко веретеновидная, слабее сужена к основанию, чем к вершине, в 2.6 раза длиннее ширины, почти матовая от густого тонкого короткого опушения и с редкими более длинными тонкими торчащими волосками.

Переднеспинка в 1.34–1.36 раза шире длины, довольно слабо округлена по бокам, наиболее широкая немного дистальнее середины, слабо сужена оттуда к основанию и сильнее – к неглубокой, но отчетливой вершинной перетяжке, на диске более широкой и дальше отстоящей от вершинного края, в центре сглаженной, диск даже слегка выпуклый вдоль средней линии; основная перетяжка сверху незаметна, но различима на боках и расположена близко к основному краю. Задние углы переднеспинки тупые, чуть больше 90°, совершенно не приострены и не оттянуты. Диск очень слабо выпуклый в продольном направлении и немного сильнее – в поперечном, наиболее выпуклый в вершинной трети. Срединная линия у паратипа в средней трети длины едва приподнята и выделяется гладкой скульптурой, остальная часть диска у обоих самцов почти матовая, в густых маленьких и неглубоких точках.

Щиток небольшой, треугольный или округлен на вершине, плоский, расположен в плоскости надкрылий.

Надкрылья в 1.69–1.70 раза длиннее ширины, со слабо скошенными и округленными, но хорошо развитыми плечевыми бугорками, в основании примерно в 1.5 раза шире переднеспинки, несильно и едва округло расширены к середине и затем довольно сильно округло сужены к узко округленной вершине. Вершины надкрылий плотно сомкнуты. Диск от основания умеренно и довольно равномерно выпуклый в продольном направлении; вершинный скат довольно крутой. В поперечном направлении надкрылья сильнее выпуклые, на вершинном скате немного сильнее вдоль шва. Бороздки довольно широкие и умеренно глубокие на всем протяжении, из круглых

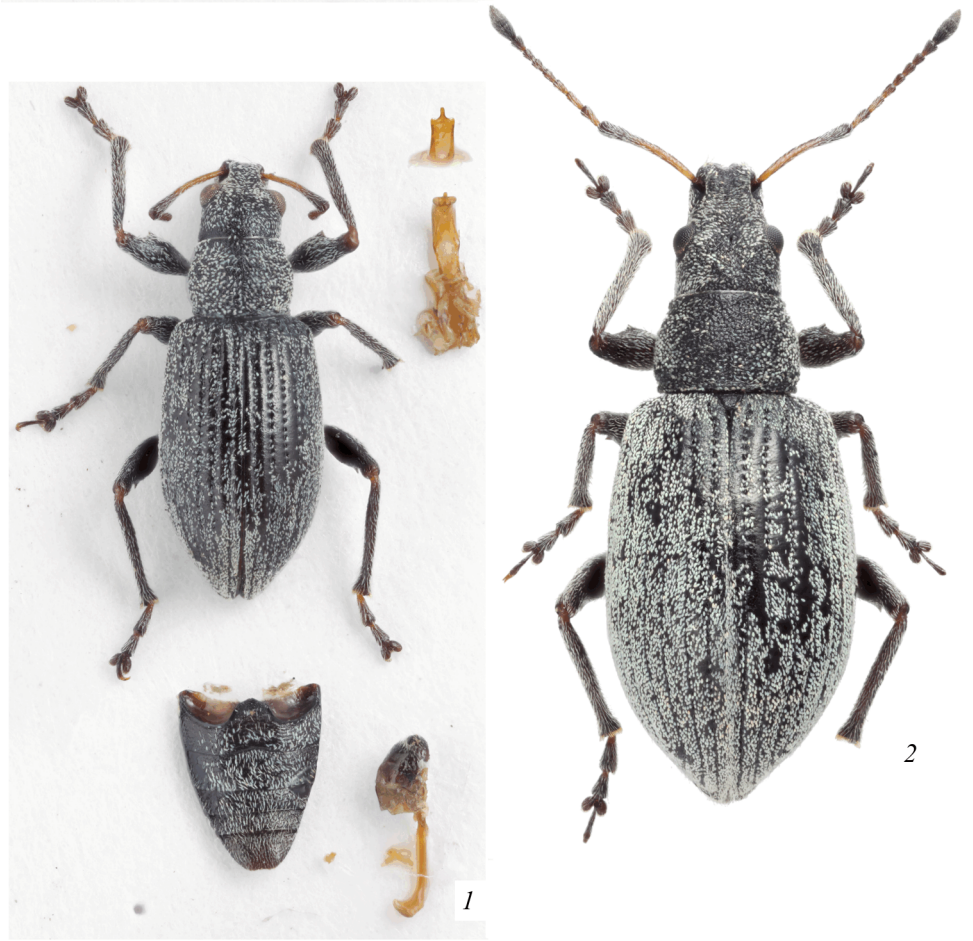

Рис. 1. *Phyllobius rodionovi* sp. n., самец (*1*) и самка (*2*). Фотография К. В. Макарова.

или немного угловатых точек. Промежутки слабо, но отчетливо выпуклые, слегка блестящие между чешуйками, с очень редкой мелкой пунктировкой.

Ноги длинные и тонкие. Бедра умеренно широкие и толстые, мало различаются по ширине, все с маленьким или умеренно крупным острым зубцом, на передних бедрах заметно менее крупным, чем на средних и задних. Голени длинные; передние прямые, на вершине почти или совсем не загнуты, но чуть расширены внутрь, внутренний край их в вершинных 0.6 не выемчатый, с едва более густыми короткими приподнятыми светлыми волосками, чем на остальной части. Средние и задние голени прямые, их внутренний край в вершинной части слегка выемчатый, вместе с задним краем негусто покрыт полуторчащими очень тонкими волосками, более длинными на задних голенях. Мукро на всех голенях очень короткое, малозаметное среди волосков. Лапки средних пропорций; в передних 1-й членик в 2.5, 2-й в 1.5 раза длиннее ширины, 3-й по длине составляет 0.6 2-го членика и в 1.8 раза шире его; коготковый членик очень тонкий, слабо расширен к вершине, более чем на 2/3 своей длины выдается за вершину 3-го членика. В задних лапках 1-й членик в 2.5 раза длиннее ширины, 3-й по длине составляет 0.6 2-го членика и в 1.6 раза шире его.

1-й вентрит в средней трети слабо вдавлен, край его позади вдавления слабо и чуть угловато выемчатый; круто скошен ко 2-му вентриту, на который вдавление не переходит; шов между

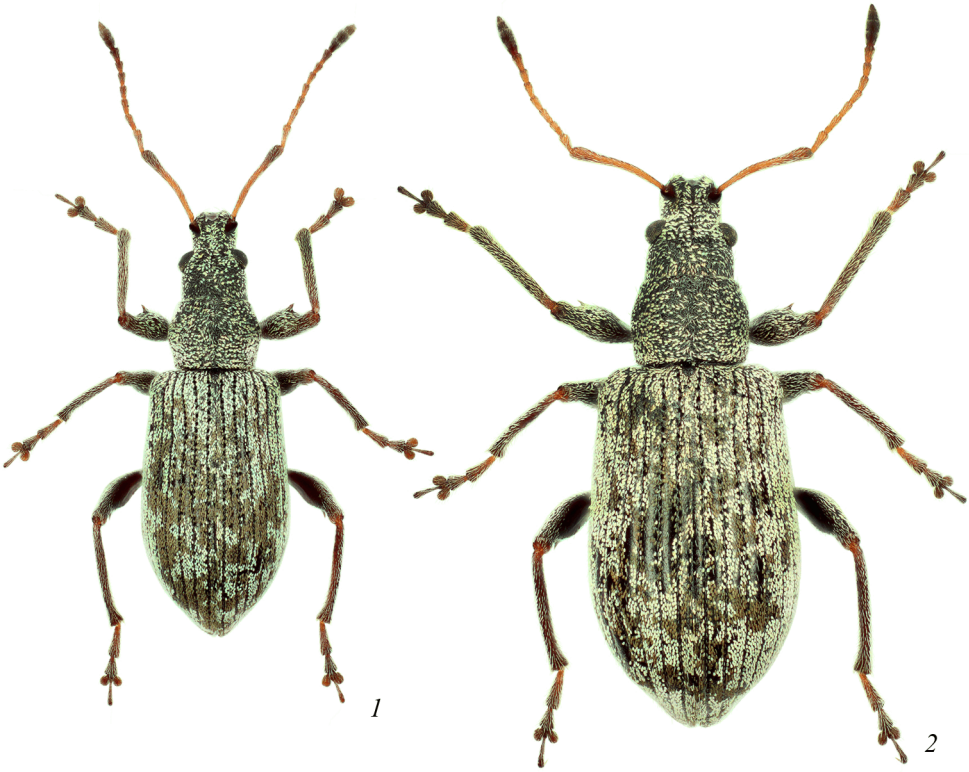

Рис. 2. *Phyllobius mongolicus* Kor., самец (*1*) и самка (*2*), Тува. Фотография Г. Э. Давидьяна.

1-м и 2-м вентритами на всем протяжении глубокий, по краям округло загнут вперед (к основанию вентрита). Длина 1-го вентрита позади задних тазиков составляет 0.77 длины 2-го, который немного короче 2 следующих вентритов вместе взятых. Анальный вентрит в вершинной половине очень слабо вдавлен в средней трети ширины; края вдавления не приподняты, к вершине вентрита оно слегка углублено и заметно расширено; вершинный край вентрита в средней трети едва выемчатый. Поверхность 1–3-го вентритов почти матовая, в густых неглубоких маленьких точках; на 4-м и анальном вентритах точки реже, поверхность их более блестящая, особенно в вершинной части.

Эдеагус в 3 раза длиннее ширины, почти параллельносторонний, равномерно умеренно изогнут, с полностью равномерно склеротизованной вентральной стороной, довольно равномерно выпуклой в поперечном направлении и лишь в основной половине с уплощенными боковыми краями; мембранозные окошки на вершине занимают (каждое) чуть менее четверти ее ширины, широкоовальные, расположены чуть косо. Мембранозное препуциальное поле занимает немного менее половины длины дорсальной поверхности пениса, склеротизованные края дорсальной стороны неширокие, плавно расширяются к основанию пениса. Вершинный отросток эдеагуса довольно длинный, длина его составляет около половины ширины вершины эдеагуса, узкий, почти параллельносторонний, слабо отогнут дорсально.

Тело черное; основная (не утолщенная) часть рукояти усиков и основания члеников жгутика красновато-коричневые, 7-й членик жгутика и булава (кроме вершины) почти черные. Ноги черные, колени и основания лапок красновато-коричневые, вершины лапок почти черные. Весь верх негусто покрыт мелкими прилегающими бледно-серовато-зелеными, слабо блестящими широколанцетными и овальными чешуйками с примесью коротких прижатых, почти волосковидных

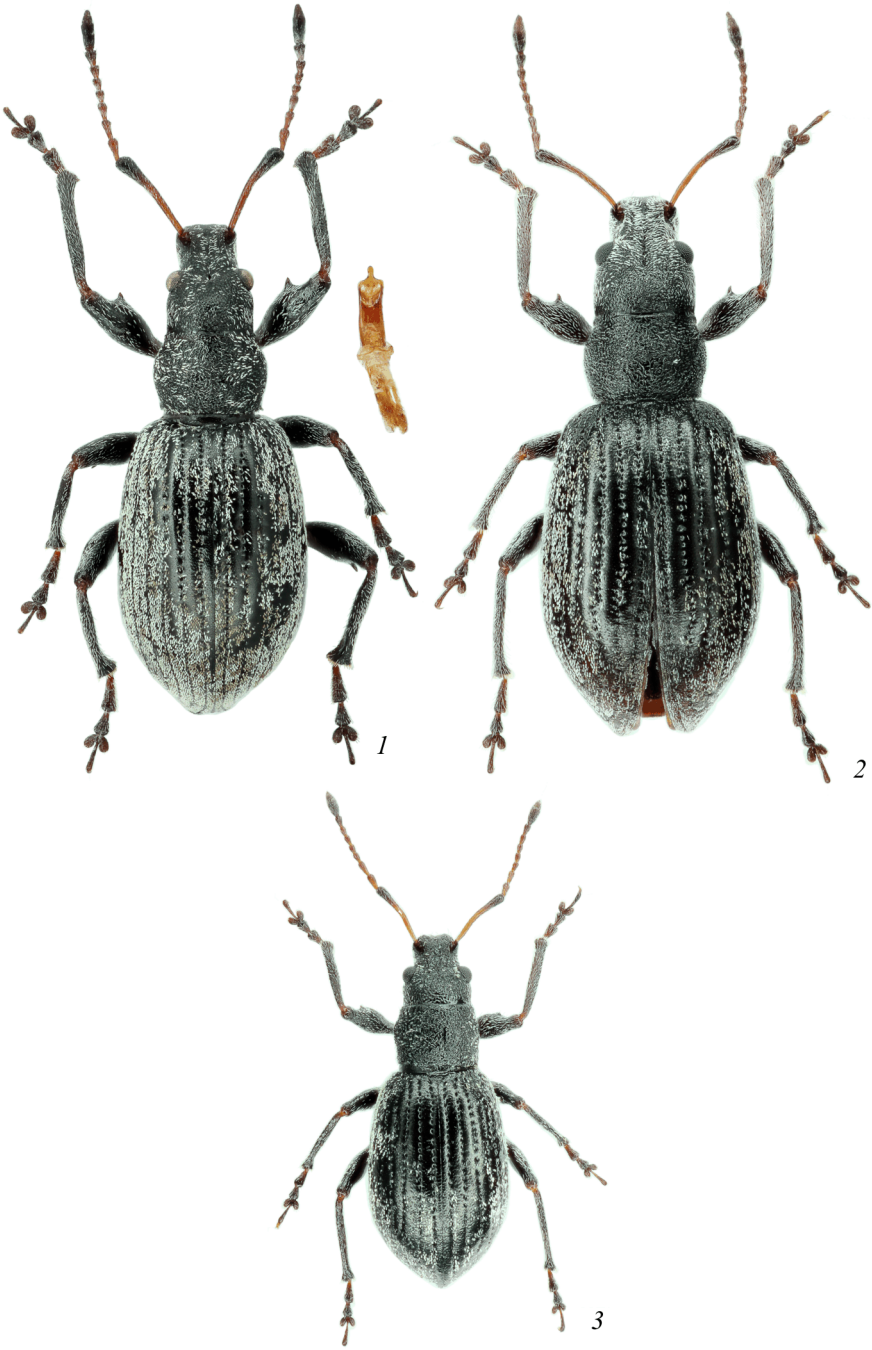

Рис. 3. *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) spp., самец (*1*) и самка (*2*, *3*).

1, *2* – *Ph. kolymensis* Kor. et Eg.; *3* – *Ph. virens* (Fst.), Якутия. Фотография Г. Э. Давидьяна.

сероватых чешуек; в ширине промежутка надкрылий укладывается примерно 6 чешуек, которые нигде не перекрываются краями и расположены также в бороздках. Торчащих чешуек или волосков нет даже на боках вершинного ската надкрылий. Бедра в негустых более длинных и узких ланцетовидных чешуйках, без торчащих волосков. Голени в еще более редких очень узких (вплоть до волосковидных) зеленых чешуйках. Лапки в умеренно густых и довольно длинных светлых прилегающих и приподнятых волосках. Бока груди покрыты чешуйками так же, как верх тела; первые 2 вентрита в менее густых и широких чешуйках, остальные преимущественно в более узких и длинных чешуйках и прилегающих и приподнятых волосках, преобладающих на анальном вентрите.

С а м к а. Длина головотрубки составляет 0.9 ее ширины в основании, к вершине головотрубка слабо равномерно сужена, по бокам слегка выемчатая; птеригии меньше, чем у самца. Глаза немного больше, чем у самца, и менее выпуклые; виски немного короче глаз. Ширина лба в 1.9 раза больше продольного диаметра глаза. Усики немного тоньше и длиннее, чем у самца; 4-й и 5-й членики жгутика мало отличаются по длине, в 1.3 раза длиннее ширины; 6-й немного длиннее ширины; 7-й членик примерно равной длины и ширины, обратноконический, на вершине не округлен. Булава коротковеретеновидная, слабее сужена к основанию, чем к вершине, в 2.7 раза длиннее ширины; вершинный членик ее слегка асимметричный, у расправленного жука отклонен к средней линии тела. Ширина переднеспинки в 1.47 раза больше длины, бока ее на большей части длины параллельные, умеренно и лишь едва выпукло сходятся к довольно резкой вершинной перетяжке, отделяющей очень короткий участок; перетяжка у основания тоже резкая и расположена близко от него, едва заходит на верхнюю сторону переднеспинки. Надкрылья в 1.60 раза длиннее ширины. Зубец на передних бедрах маленький, на средних и задних довольно крупный. Голени прямые, опушение внутреннего и заднего краев средних и задних голеней немного длиннее и сильнее приподнято, чем на передних голенях. Мукро на всех голенях незаметно. Вершинный край 1-го вентрита не скошен ко 2-му вентриту. Первые 4 вентрита матовые, анальный вентрит заметно блестящий, на вершине округлен.

Длина тела самца 3.65, самки 4.9 мм.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Внешний вид жуков нового вида маловыразителен, и его трудно сблизить с каким-либо другим представителем подрода *Angarophyllobius*. От распространенного в лесных районах Тувы и Прибайкалья *Ph. mongolicus* Kor. (рис. 2) *Ph. rodionovi* sp. n. хорошо отличается одноцветным и более редким чешуйчатым покровом, более короткими усиками, менее крупными зубцами на бедрах, отсутствием крыльев и вдавленным у вершины анальным вентритом самца. Сравнительно слабо сглаженные плечевые бугорки и слабо округленные бока надкрылий, одноцветный и неяркий чешуйчатый покров и темные ноги придают ему сходство с *Ph. hochhuthi* Fst., но помимо редукции крыльев *Ph. rodionovi* отличается от него хорошо развитыми зубцами на бедрах и слегка вдавленным у самца в вершинной части анальным вентритом. По строению эдеагуса новый вид более сходен с *Ph. hochhuthi* (Коротяев, Егоров, 1977: с. 443, рис. 132–134)), но вершина эдеагуса у него на вентральной стороне слабее обособлена и мембранозные окошки на ней меньше. От известного только из Магаданской обл. *Ph. kolymensis* Kor. et Eg. (рис. 3, *1*, *2*) и близкого к нему, вероятно, вымершего *Ph. sheri* Kuzmina et Korotyaev, 2019 из плейстоцена Северной Якутии новый вид отличается меньшими размерами, едва выраженным понижением между спинкой головотрубки и лбом, менее крупными чешуйками на верхней стороне тела и более редким (от *Ph. kolymensis* также одноцветным) чешуйчатым покровом, а от *Ph. kolymensis* также слабо вдавленным у самца анальным вентритом. От широко распространенного в горах Южной Сибири *Ph. virens* (Fst.) (рис. 3, *3*) новый вид отличается немного более крупными размерами, слабее округленными плечами, едва выраженным понижением между спинкой головотрубки и лбом, одноцветным покровом верха без торчащих щетинок, едва вдавленным

у самца анальным вентритом, отсутствием килей по краям вентральной стороны эдеагуса и нерасширенной его вершиной.

Этимология. Вид назван именем С. Н. Родионова (1866?–1937?), крупного иркутского предпринимателя и любителя-энтомолога, внесшего очень большой вклад в изучение фауны насекомых Иркутской обл. и Забайкалья (Шиленков, https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/rodionov.htm).

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко благодарен В. Г. Шиленкову (ИГУ) за предоставление для изучения материала по новому виду и передачу голотипа и части паратипов в коллекцию ЗИН, Г. Э. Давидьяну (Всероссийский институт защиты растений РАН, С.-Петербург–Пушкин) и К. В. Макарову (Московский педагогический государственный университет) за изготовление фотографий жуков для этой статьи, Е. В. Софроновой (Институт географии им. В. Б. Сочавы Сибирского отделения РАН, Иркутск) за консультации по географии северо-восточного побережья Байкала и Т. Л. Коротяевой (С.-Петербург) за помощь в компоновке рисунков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Зоологического института РАН (рег. № АААА-А19-119020690082-8) на основе коллекции ЗИН при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 19-04-00565).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коротяев Б. А., Егоров А. Б. 1977. Обзор долгоносиков рода *Phyllobius* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) фауны Восточной Сибири, Дальнего Востока СССР и Монголии и замечания о видах из других районов. В кн.: И. М. Кержнер (ред.). Насекомые Монголии. Вып. 5. Л.: Наука, с. 379–449.

Шиленков В. Г. [Интернет-документ] Мемориальная страница (С. Н. Родионов). [URL: https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/rodionov.htm] (дата обращения 10.03.2021).

Alonso-Zarazaga M. A., Barrios H., Borovec R., Bouchard P., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlaváč P., Korotyaev B., Lyal C. H. C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trizna M., Velázquez de Castro A. J., Yunakov N. N. 2017. Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. Monografías Electrónicas SEA **8**: 1–729.

Kuzmina S. A., Korotyaev B. A. 2019. A new species of the weevil genus *Phyllobius* Germar, 1824 (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) from the Pleistocene of northeastern Siberia. Invertebrate Zoology **16** (2): 154–164. doi: 10.15298/invertzool.16.2.04

A NEW SPECIES OF THE WEEVIL SUBGENUS *ANGAROPHYLLOBIUS* KOROTYAEV ET EGOROV (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: ENTIMINAE, GENUS *PHYLLOBIUS* GERM.) FROM NORTHERN COAST OF LAKE BAIKAL

B. A. Korotyaev

Key words: Lake Baikal, Buryatia, *Angarophyllobius*, new species.

SUMMARY

A new species of the subgenus *Angarophyllobius* Korotyaev et Egorov, *Phyllobius rodionovi* **sp. n.,** is described from northwestern coast of Lake Baikal. The new species is rather close to *Phyllobius mongolicus* Korotyaev et Egorov, but may be easily distinguished by the noticeably beveled humeral prominences and somewhat rounded sides of the elytra and smaller and less sharpened femoral tooth, especially on the fore femur.

ЮБИЛЕИ И ПАМЯТНЫЕ ДАТЫ

УДК 59.007

АНДРЕЙ АНДРЕЕВИЧ РИХТЕР, ЕГО ЖИЗНЬ И НАУЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ (К 110-ЛЕТИЮ АНДРЕЯ АНДРЕЕВИЧА РИХТЕРА)

© 2021 г. Я. А. Рихтер,[1*] Т. Я. Рихтер,[2] В. В. Аникин[3***]**

[1]Саратовский национальный исследовательский государственный университет
им. Н. Г. Чернышевского
ул. Астраханская, 83, Саратов, 410012 Россия
*e-mail: errato19@gmail.com
[2]Университет Пенсильвании, Филадельфия, 19104 США
** e-mail: tyr2627@gmail.com
[3] Саратовский национальный исследовательский государственный университет
им. Н. Г. Чернышевского
ул. Астраханская, 83, Саратов, 410012 Россия
***e-mail: anikinvasiliiv@mail.ru

Поступила в редакцию 5.11.2020 г.
После доработки 1.01.2021 г.
Принята к публикации 1.01.2021 г.

Андрей Андреевич Рихтер (1911–1950) – выдающийся энтомолог, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией колеоптерологии Зоологического института АН СССР. Его научная биография и многие обстоятельства жизни остались неизученными и малоизвестными. В июле 1938 г. он был арестован НКВД и находился под следствием по клеветническому обвинению до апреля 1939 г. Тяжелая болезнь и преждевременная смерть застали Андрея Андреевича в начале научной деятельности. Его основные научные труды были посвящены изучению жилкования надкрылий жуков и его значения для филогении, а также описанию фауны и совершенствованию систематики семейства златок (Buprestidae). В Зоологическом музее Саратовского университета в конце 2019 г. обнаружена коллекция насекомых, собранная А. А. Рихтером в годы учебы в средней школе и Саратовском университете (1926–1930) в окрестностях Саратова и в районах Нижнего Поволжья, а также на Северном Кавказе и в Закавказье. Коллекция осталась необработанной, но имеет достаточную степень сохранности. Ее изучение дало первые результаты, важные для уточнения некоторых обстоятельств его биографии, а в дальнейшем, возможно, позволит выявить особенности состава энтомофауны на территориях, еще не затронутых переменами 90 лет назад, и оценить изменения в экологии регионов. Статья написана на основе документов и переписки, хранящихся в ряде российских архивов, а также с использованием материалов архива семьи Рихтер.

Ключевые слова: А. А. Рихтер, биография, Саратовский университет, Зоологический музей, Зоологический институт АН СССР, коллекция насекомых, златки, Buprestidae, систематика, жилкование надкрылий.

DOI: 10.31857/S0367144521010147

В 2021 г. исполняется 110 лет со дня рождения выдающегося энтомолога, доктора биологических наук, профессора, ведущего сотрудника Зоологического института (ЗИН) АН СССР Андрея Андреевича Рихтера (1911–1950). Его жизнь и деятельность не изучены, и поэтому мы решились представить известный нам материал для его биографии. Настоящая статья написана на основе найденных нами документов и переписки, хранящихся в ряде российских архивов, а также материалов семейного архива. Недавняя находка в фондах Зоологического музея Саратовского государственного университета коллекции насекомых, собранной А. А. Рихтером во второй половине 20-х гг. прошлого столетия, позволила нам уточнить некоторые обстоятельства его жизни и начала научной деятельности (Рихтер, Аникин, 2020).

Андрей Андреевич прожил короткую, но очень яркую и насыщенную событиями жизнь. Как будто зная о своем коротком веке, он спешил совершить в ней обычные человеческие дела и заняться единственным важным делом – наукой, обнаружив необыкновенную любознательность и способности к изучению природы.

Он родился в С.-Петербурге 13 (26) марта 1911 г. в семье крупного ученого, ботаника и физиолога растений, будущего академика А. А. Рихтера. Его раннее детство прошло в имении отца в селе Куровском Перемышльского уезда (теперь – Козельский район) Калужской губернии. Здесь маленький Андрей собирал своих первых насекомых, проводя много времени в саду и окрестностях отцовского имения. Андрей был единственным и поздним ребенком во втором браке Андрея Александровича и был окружен на каждом шагу любовью, заботой и вниманием. Его мать Вера Андреевна Рихтер, в девичестве Власенко[1], была врачом – она окончила Санкт-Петербургский женский медицинский институт, получив диплом лекаря с отличием (рис. 1).

Школьные годы Андрея Андреевича относятся ко времени, когда семья его жила сначала в Перми, где отец Андрей Александрович участвовал в организации и становлении университета (Рихтер, Рихтер, 2020), а затем в Саратове, где его отец работал в университете и на сельскохозяйственной опытной станции (рис. 2).

Андрей Андреевич был одним из первых учеников, в чем мы видим немалую заслугу родителей, серьезно занимавшихся его образованием и воспитанием и давших ему прекрасную домашнюю подготовку. Отец так оценивал подрастающего сына в письме из Перми своему другу академику В. Л. Комарову (от 9.09.1923 г.): «*Андрей растет разбойником, сочетая в себе совершенного еще младенца, способного увлечься копкой воображаемой пещеры в песке, и вполне сознательного и настойчивого собирателя жуков, разбирающегося в определителях, взасос читающего энтомологию Холодковского*[2]*, не оставляющего без раскапывания ни одной навозной кучи и прямо удивляющего меня своими знаниями в биологии животных*» (АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 4, д. 1246, л. 60–60 об.). Спустя год, уже в Сара-

---

[1] Дочь почетного гражданина, ученого управителя Андрея Романовича Власенко, изобретателя первой зерноуборочной машины в России.

[2] Холодковский Николай Александрович (1858–1921) – известный энтомолог, приват-доцент Санкт-Петербургского университета (1885), профессор Лесного института (1902), профессор Военно-медицинской академии (1892), поэт и переводчик. Имеется в виду его «Курс энтомологии теоретической и прикладной: в 2 т.», СПб.: А. Ф. Девриен, 1912 г.

Рис. 1. Вера Андреевна и Андрей Александрович Рихтер с сыном Андреем. Куровское, 1914–1915 гг.

тове, Андрей Александрович писал, что «*жизнь на станции* (тогда на окраине города – *авт.*) *ему очень на пользу. Несмотря на то, что ему приходится ежедневно отправляться в город в школу, он и слышать не хочет о городском житье. Записался в пионеры и предводительствует станционной мелюзгой, разводит кур, со страстью собирает жуков и воюет с матерью, проявляя начала самостоятельности*» (АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 4, д. 1246, л. 64–65.). В другом письме он отмечает поразившую его специализацию интересов сына: «... *забывчивый и невнимательный во всем, что касается литературы, истории и математики, он помнит с поразительной отчетливостью все мелкие признаки родов и видов насекомых и др[угих] животных; с трудом овладевая живыми языками, он самоучкой дошел до полной свободы в латинских названиях; ленивый и беспорядочный во всем своем антураже, он для всего «Якобсона»*[1] *составил недостающий указатель видов, в 2 с половиной тысячи названий*» (АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 4, д. 1246, л. 66.).

Сын становился все более взрослым, и ему необходимо было уделять больше внимания. «*Мне приходится с ним заниматься, добавляя крайнюю недостаточность школы, и он меня постоянно удивляет своими способностями и легким ориентированием в довольно сложных областях математики. Лень, вместе с тем, феноменальная, если его что-либо не интересует. Вообще, любопытный тип. Жаль, если не удастся довести его до университета*», – писал Андрей Александрович в другом письме В. Л. Комарову (АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 4, д. 1246, л. 66–66 об.).

[1] Якобсон Георгий Георгиевич (1871–1926) – крупнейший энтомолог, колеоптеролог, сотрудник ЗИН АН СССР. Имеется в виду его монография «Жуки России, Западной Европы и сопредельных стран», выходившая выпусками в СПб., изд. А. Ф. Девриена, 1905–1915 гг.

Рис. 2. Профессор Андрей Александрович Рихтер с сыном Андреем у дома на территории Саратовской сельскохозяйственной опытной станции, 1925 г.

Такая опасность существовала, в стране после революции действовали новые социальные принципы при поступлении в вузы, отдававшие предпочтение детям рабочих и крестьян. В Саратове Андрей учился в трудовой школе 2-й ступени, находившейся на Московской улице (угол Пугачевской). Он закончил ее на пару лет раньше своих сверстников в 1927 г.!

В том же году он поступил на первый курс педагогического факультета Саратовского университета. Примерно четверть предметов обучения составляли тогда такие науки, как «Введение в политпросветработу», «Методика естествознания», «Животноводство», «Колхозное учение», военные дисциплины «Администрация», «Тактика», «Топография», «Стрелковое дело» и «Политпросвет-работа Красной Армии» (все они перечислены на обратной стороне свидетельства об окончании университета). Кроме этого, приходилось участвовать в разных кампаниях тех лет, например, по ликвидации неграмотности и малограмотности среди населения. Хочется думать, что это восполнялось у юного студента обращением к серьезным фундаментальным наукам, необходимым для изучения природы. В те годы эти науки в университете преподавали профессора К. А. Леонтьев (физика), Я. Я. Додонов, В. В. Челинцев, В. П. Голуб и Н. А. Шлезингер (химия), Д. Е. Янишевский (ботаника), А. А. Рихтер (физиология растений), В. П. Поспелов (зоология беспозвоночных, в основном энтомология), В. П. Бушинский (почвоведение), Б. А. Можаровский (геология), известные ученые и прекрасные лекторы. В университете были солидная научная библиотека и неплохие лаборатории, так что учиться было интересно. На формирование будущего ученого мог повлиять профессор В. П. Поспелов[1], заведовавший в те годы объединенной кафедрой зоологии и представлявший на ней энтомологическое направление. Он был од-

[1] Поспелов Владимир Петрович (1872–1949) – известный энтомолог, приват-доцент Киевского Университета Святого Владимира (1904), профессор Воронежского сельскохозяйственного института (1913), Саратовского университета (1927–1930), Ленинградского сельскохозяйственного института (1930–1940), заведующий лабораторией Всесоюзного НИИ защиты растений (ВИЗР) (1929–1940).

ним из инициаторов организации местных учреждений по защите сельскохозяйственных растений, создания в стране в 1931 г. службы карантина растений и организатором работ по внедрению биологического метода борьбы с вредными насекомыми. Как мы знаем, Андрея Рихтера в первую очередь интересовали тогда насекомые – вредители лесных насаждений и плодовых деревьев, а также паразиты других насекомых. Преимущественно он занимался жуками, и в первую очередь – златками как вредителями древесных растений.

Стремительно, за три года, Андрей Рихтер прошел курс университета в Саратове, окончив естественное отделение педагогического факультета в 1930 г. Летом 1929 г. он отбыл на лагерных сборах трехмесячную «высшую допризывную подготовку». В годы учебы в университете юный Андрей всё свое свободное время отдавал любимой энтомологии и продолжал заниматься сборами насекомых в окрестностях города, а также во время дальних поездок и экскурсий. Недавно мы получили этому неожиданное подтверждение.

В конце 2019 г. профессор В. В. Аникин обнаружил в Зоологическом музее Саратовского университета коллекцию насекомых с этикетками, на которых указаны коллектор – некто Рихтер, а также даты и место сбора. Чаще всего это территория Сельскохозяйственной опытной станции и окрестности Саратова, но есть также указания о сборах на Северном Кавказе и в Закавказье, на Черноморском побережье. Сразу стало очевидно, что речь идет об Андрее Андреевиче Рихтере, сыне профессора Андрея Александровича Рихтера.

Сохранившаяся коллекция – относительно небольшая (185 экз.), созданная на основе сборов в 1925–1930 гг. С большой вероятностью, изначально коллекция была значительно больше. При отъезде из Саратова в 1931 г. Андрей Андреевич мог взять с собой часть коллекции, более важную для него на тот момент, и оставить другую ее часть на биологическом факультете в Саратове. Вероятно, он надеялся на сохранение своей коллекции в стенах университета, но мог ли он предполагать, что через 90 лет она будет найдена и вновь станет предметом научного интереса? Назначение коллекции пока неясно, и, возможно, специальное исследование состава представленных в ней насекомых позволит это выяснить. Коллекция осталась необработанной, лишь единичные экземпляры снабжены определительными этикетками с названием вида или рода. Ясно, что она имеет не только историческую ценность, но, возможно, отражает особенности экологии и состава энтомофауны тех лет на территориях, окружавших городскую застройку и не затронутых переменами 1930-х и более поздних годов.

Предварительный просмотр коллекции профессором В. В. Аникиным дал следующие результаты. Сборы насекомых проводились экскурсионным методом в двух регионах – в Нижнем Поволжье (в основном в окрестностях Саратова) и на Северном Кавказе и в Закавказье, всего в 22 местах. Хронология и география экскурсий и поездок были восстановлены по этикеткам насекомых в коллекции (Рихтер, Аникин, 2020) и здесь не приводятся. Как можно было ожидать, значительная часть представленных в коллекции насекомых (45 %) приходится на район сельскохозяйственной опытной станции и ее окрестности. Особенно активно сборы проводились летом 1928 г. в окрестностях Нальчика (Кабардино-Балкария), составившие 60 % материала за этот год. В целом выявлено огромное преобладание представителей полужесткокрылых (Hemiptera – 73 %), на втором месте – перепончатокрылые (Hymenoptera, 20.5 %). Характерно почти исключительное представительство этих отрядов в сборах из Закав-

казья и районов Черноморского побережья (в окрестностях Сочи и Нового Афона). В коллекции совершенно отсутствуют бабочки (Lepidoptera), и почти полностью – жуки (Coleoptera), обычные для сборов любителей.

Большинство этикеток заполнено лично Андреем Андреевичем Рихтером (рис. 3, *а*). Некоторые из них заполнены другими лицами. Так, обнаружено несколько этикеток, заполненных частично или полностью вручную, на которых записи сделаны характерным почерком, хорошо знакомым первым двум авторам статьи – рукою их матери и бабушки Людмилы Владимировны Тяпкиной (рис. 3, *б*). Они охватывают период с 5 апреля 1927 г. по 23 июня 1930 г. Адреса относятся к маршрутам в окрестностях Саратова: Саратовская сельскохозяйственная опытная станция, вязовые посадки рядом с ней, Кумысная поляна в лесу на Лысой горе и с. Разбойщина. Первая дата свидетельствует о довольно давнем, со школьной поры, знакомстве Андрея Рихтера и Людмилы Тяпкиной. Ее брат Валентин учился с Андреем в одном классе и дружил с ним, Андрей бывал у них дома (школа находилась поблизости). В эти годы Андрей и Людмила стали близкими друзьями, и нет ничего удивительного в том, что они стали вместе гулять и ходить на энтомологические экскурсии (рис. 4). Последняя дата близка к тому времени, когда они стали супругами. Вероятно также, что Людмила участвовала в обработке сборов после экскурсий и даже после возвращения Андрея из дальних поездок.

Для Людмилы Тяпкиной это также были годы учебы: после окончания школы она училась в Саратовском медицинском техникуме (фельдшерско-акушерской школе), за два года с небольшим прошла весь курс и в январе 1929 г. успешно его окончила. С февраля она стала работать в медпункте и в больнице пос. Дергачи в Пугачевском районе. Судя по датам на этикетках, 20 мая там побывал Андрей, чтобы повидаться с Людмилой перед началом летних военных сборов.

Андрей Андреевич был необыкновенно одарен и талантлив, прекрасно подготовлен, его интересы были сконцентрированы на одной цели. Ему было свойственно спешить, и в жизни он тоже спешил. Он рано женился, и в 20 лет у него уже был сын; он рано стартовал в науке и рано, в 24 года, защитил диссертацию. Он всё делал быстро, он торопился...

После окончания университета Андрей был направлен по распределению учителем естествознания и химии в Самойловский район Саратовской области, что совсем не совпадало с его намерениями и планами, и он туда не поехал. Поэтому диплом об окончании университетского курса он не получил, и долгое время краткая машинописная справка о прохождении курса наук в Саратовском университете (№ 103 от

Рис. 3. Экземпляры насекомых из коллекции Андрея Андреевича Рихтера. *а* – этикетка написана А. А. Рихтером; *б* – этикетка написана Л. В. Тяпкиной.

Рис. 4. Андрей Андреевич Рихтер (начало 30-х гг.) и Людмила Владимировна Тяпкина (1929 г.).

27.09.1930 г.) была его единственным документом о высшем образовании. В ней указывалось, что «*свидетельство об окончании будет выслано по месту работы*» (куда он был направлен – *авт.*). Чтобы остаться в Саратове, он поступил в Нижне-Волжское краевое отделение Акционерного Общества по борьбе с вредителями (впоследствии – ОБВ, Отдел по борьбе с вредителями Наркомзема). Как писал он впоследствии в своей краткой биографии, «*работал по окуриванию* (зачеркнуто – *авт.*) *дезинфекции хлебных элеваторов хлорпикрином, проработал там 3 с лишним месяца. С прекращением сезонной оперативной работы оттуда самовольно ушел, не оставшись на работу канцелярскую*». Таким довольно рискованным образом ему удалось уклониться от предложенного «выбора». Не без помощи своего отца, к тому времени члена-корреспондента АН СССР, он был в октябре 1930 г. зачислен аспирантом в только что открытый Саратовский институт аспирантуры Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина, в котором состоял менее года. Затем его «бросили» на коллективизацию и посевную кампанию в Вязовский район Нижне-Волжского края (ныне – Саратовской области). Отец Андрея Андреевича стал хлопотать перед В. Л. Комаровым, тогда уже вице-президентом Академии наук: «*Если не затруднит Вас, сообщите результаты Ваших анкет по поводу возможности для Андрея перевестись в аспиранты Академии Наук. Сейчас он мобилизован на работу по коллективизации и сидит в глухом углу месяца на два, но мечта его – выбраться из Саратова, где ему делать нечего, все такая же горячая*» (АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 4, д. 1246, л. 71–71 об.). Вернувшись из района в апреле, Андрей застал Институт аспирантуры расформированным.

В результате предпринятых хлопот в мае 1931 г. Андрей был переведен в аспирантуру Всесоюзного института защиты растений (ВИЗР) той же академии. Он переехал в Ленинград и сразу же был направлен в свою первую полевую экспедицию в Северо-

Кавказский край, на Кубань в станицу Славянскую, где располагался известный плодовый совхоз «Сад-Гигант». 26 июля 1931 г. там родился сын Яков, автор этих строк. Роды принимал отец, он не расставался с молодой женой во время своей летней экспедиции на Кубани, а всей процедурой «руководила» роженица, дипломированный фельдшер-акушер.

В аспирантуре ВИЗРа Андрей Рихтер занимался под руководством профессора В. Н. Старка[1] изучением насекомых – вредителей плодовых и лесных растений. Ему было поручено изучение эффективности мероприятий против садовых вредителей на территории огромного сада совхоза «Сад-Гигант», затем, в 1932 г., он изучал лесных вредителей в Лужском и Красногвардейском районах Ленинградской области. По итогам этой работы в декабре 1932 г. Андрей Андреевич успешно защитил аспирантскую диссертацию «Жуки-златки – вредители лесоматериалов Ленинградской области» и получил специальность лесного энтомолога, практически очень важную.

Однако он остался совершенно не удовлетворен полученными результатами прикладного характера и решил заниматься более глубоко общими вопросами экологии и систематики жуков семейства златок, а для этого снова идти в аспирантуру. Здесь его ожидали препятствия, которые необходимо было преодолеть. Постановлением Президиума ВАСХНИЛ от 26 сентября 1932 г. о распределении оканчивающих аспирантуру А. А. Рихтер был направлен на постоянную работу в Лесомелиоративный институт (Москва) в качестве научного работника и должен был прибыть к месту работы не позднее 20 февраля 1933 г. Видимо, узнав об этом решении, Андрей Андреевич 13 января 1933 г. написал заявление в Комитет по кадрам Академии наук с просьбой о зачислении в состав аспирантов Академии. В Комитете было решено зачислить А. А. Рихтера в аспирантуру с 1-го февраля и направить его на коллоквиум в ЗИН с тем, чтобы рассмотреть вопрос о приеме в аспирантуру при этом институте. После коллоквиума 3 марта он был зачислен в аспирантуру по энтомологии и начал работать под руководством известного энтомолога профессора Н. Я. Кузнецова[2]. Ввиду позднего зачисления и дефицита времени Андреем Андреевичем был разработан весьма напряженный учебно-производственный план аспиранта, рассчитанный на 6 месяцев (март–август 1933 г.).

Тема работы, предложенная Н. Я. Кузнецовым, была сформулирована так: «Физиолого-химические основы холодостойкости и сухостойкости насекомых на примере личинки *Monochamus*, вредителя сосны и ели». К апрелю 1933 г. Андрей Рихтер подготовил доклад «Проблема вида и классификации у Дарвина». В отзыве профессора Н. Я. Кузнецова от 4 июня 1933 г. отмечались хорошая научная подготовленность аспиранта и способности к научным исследованиям. В плане работы аспиранта с 1 октября 1933 г. по 1 октября 1934 г. тема диссертационного исследования была сформулирована иначе: «Проблема массового размножения лесных насекомых, влияние факторов микроклимата (температуры и влажности) на <...> развитие *Monochamus*

---

[1] Старк Владимир Николаевич (1898–1962) – известный энтомолог, в 1930-х гг. профессор Ленинградского института по борьбе с вредителями и болезнями сельского и лесного хозяйства, возглавлял лабораторию по изучению лесных вредителей ВИЗР.

[2] Кузнецов Николай Яковлевич (1873–1948) – профессор Санкт-Петербургского университета (1931), вице-президент Всесоюзного энтомологического общества (1933), профессор Ленинградского сельскохозяйственного института (1934).

в стволах деревьев» (СПФ АРАН, ф. 55, оп. 4, д. 283, л. 30–31). Андрей Рихтер при составлении плана исследований предусмотрел необходимость работы в экспедициях в лесных районах Сибири и Дальнего Востока, климатически наиболее подходящих. Его не удовлетворяла кабинетная работа в стенах лаборатории и, напротив, привлекали экспедиционные полевые исследования, для которых, как он считал, вполне подходит по своему здоровью.

В 1934 г. Андреем Андреевичем уже были опубликованы три работы, в том числе первая его публикация «К вопросу об экологии *Chrysobothris chrysostigma* L.». Краткий благожелательный отзыв о ней дал сотрудник ЗИН А. Н. Рейхардт[1].

Однако в дальнейшем работа над темой притормозилась, возможно, потому, что молодой исследователь увлекся исследованием новых объектов и явлений. Срок аспирантуры подходил к концу, а работа была далека от завершения. Поэтому в конце мая 1934 г., после прохождения аспирантуры в ЗИНе под руководством профессора Н. Я. Кузнецова, аспирант А. А. Рихтер был направлен директором ЗИНа к старшему зоологу института профессору А. В. Мартынову[2] – «исключительно для руководства его диссертационной работой». Срок представления диссертации был установлен на 1 июня 1935 г. Новый руководитель начал с того, что предложил новую тему. В своем отзыве о работе аспиранта А. А. Рихтера, направленном в конце 1934 г. в Комитет по подготовке кадров АН СССР, Андрей Васильевич писал: «*По согласовании со мной А. А. Рихтер остановился на теме “Морфология надкрыльев жуков”*». Далее в отзыве он рассказал о ходе работы Андрея Андреевича над выбранной темой и особенностях его творческой личности: «*Так как А. А. Рихтер уже ранее занимался жуками, настоящая тема не должна была быть для него совершенно чуждой и я настоятельно рекомендовал ее, считая ее многообещающей и расширяющей научные “горизонты”. А. А. Рихтер сначала принялся за работу и сделал кое-какие рисунки, но вскоре затем отпуск и другие причины отвлекли его, и он вновь приступил к работе по теме лишь поздней осенью. Длительный перерыв вызывал во мне определенное беспокойство за судьбу работы, на что я неоднократно обращал внимание как его, так и директора ЗИН. Когда однако А. А. Рихтер вновь засел за работу, я вскоре с удовольствием убедился в том, что интерес темы и ее перспективы постепенно увлекли его и с тех пор он стал заниматься своей работой усердно и с увлечением. Вначале мне пришлось много поработать с ним, направляя его, указывая литературу и проч[ее]. В конце концов он быстро освоился с разными сторонами темы, проявил инициативу и стал самостоятельно ставить и разрешать некоторые вопросы. Справиться с разными сторонами темы (а тема эта новая, сложная и далеко не может быть исчерпана одной работой) помогли ему научный интерес, природные способности и живость ума, затем его предварительная осведомленность и ориентировка в энтомологии, особенно в группе жуков, общее развитие и, наконец, знание иностранных языков*» (СПФ АРАН. Ф. 55, оп. 04, д. 283, л. 40–40 об.).

---

[1] Рейхардт Аксель Николаевич (1891–1942) – энтомолог, с 1933 г. – старший научный сотрудник, зав. отделением ЗИН АН СССР, специалист по систематике отряда жуков.

[2] Мартынов Андрей Васильевич(1879–1938) – энтомолог, профессор, научный сотрудник Зоологического и Палеонтологического институтов АН СССР, основатель палеоэнтомологии в России.

Мы видим из этой характеристики, насколько натура Андрея Андреевича, совсем еще молодого человека, увлекающаяся и непостоянная, была подвержена колебаниям и сменам настроения, возможно, под действием внешних обстоятельств. Чем был вызван «длительный перерыв» в его деятельности до поздней осени 1934 г.? Возможно, это были семейные причины, в первую очередь тяжелая болезнь и смерть его матери Веры Андреевны 3 ноября того же года.

В этом же отзыве А. В. Мартынов подчеркивал важность соображений приоритетного характера для исследования А. А. Рихтера: «*Работу по изучению морфологии надкрыльев жуков я считаю очень важной и сулящей богатые общие результаты, между тем заграницей в этой области почти ничего не сделано. Начало ей сделано мною, но Рихтер продвинул ее теперь дальше и разработал на всех главных группах жуков. Это позволило ему сделать некоторые, весьма существенные, выводы эволюционного характера и критически отнестись и к современной систематике жуков*». При этом научный руководитель выражал опасение, что автор диссертационной работы к плановому сроку 1 июня 1935 г. представить ее к защите не успеет. Но он еще не знал, на что способен его подопечный: Андрей Андреевич окончил аспирантуру и представил к защите диссертацию в установленный срок (рис. 5). К этому времени, 10 апреля, он был зачислен в штат ЗИН АН СССР научным сотрудником энтомологического отдела, с окладом в 348 рублей и выдачей хлебной карточки (!).

В это же время Андрею Андреевичу было поручено выполнение обязанностей ученого секретаря Института. Из личного листка по учету кадров мы узнаем его адрес – Ленинград 164, Васильевский о., Тучкова наб., 2а, кв. 33. Это квартира его отца, к тому времени переехавшего из Москвы, чтобы занять пост директора Лаборатории биохимии и физиологии растений АН в этом же здании. Из отзыва профсоюзного комитета об общественной работе мы видим, что А. А. Рихтер – член редколлегии стенной газеты и руководит работой «легкой кавалерии» (теперь это уже забытая специфика общественной деятельности молодежи того времени). Ему также посоветовали вступить в комсомол, и он сделал это в 1934 г.

Рис. 5. Аспирант Андрей Андреевич Рихтер. Ленинград, 1935 г.

Защита диссертации «О жилковании надкрылий жуков в связи с их филогенией» была назначена на 19 июня 1935 г., но была перенесена и состоялась 27 июня в ЗИНе. Общий объем ее составил 123 страницы машинописи. Краткие, на четырех страничках, тезисы диссертации были опубликованы перед защитой в июне 1935 г., сама дис-

сертация в опубликованном виде света не увидела, хотя статья с таким же названием вышла в том же году в Энтомологическом обозрении (Рихтер, 1935). По своему значению исследование, проведенное Андреем Андреевичем Рихтером, далеко выходило за рамки требований, предъявляемых к кандидатским диссертациям. Это была новаторская работа, результаты которой, полученные новым, найденным автором методом, дали материал для анализа филогении этой группы насекомых и «переустройства» их систематики. Отзывы оппонентов профессора А. В. Мартынова и А. П. Семенова-Тян-Шанского[1] были весьма благоприятными. Первый оппонент подчеркнул, что диссертация А. А. Рихтера является «*несомненно ценной научной работой, разъясняющей нам морфологию жилкования очень многих групп жуков и приводящую эти данные в довольно стройную систему. За короткий срок сделано много, даже больше того, что можно было ожидать...*». Второй оппонент в своем отзыве отметил преемственность исследований А. А. Рихтера и А. В. Мартынова по данной проблеме: «*Идя по стопам А. В. Мартынова и следуя в множестве случаев его руководящим указаниям, автор вышел на широкий путь самостоятельного изучения надкрылий жуков как передней пары их крыльев и сделал для констатирования и интерпретации их жилкования уже очень много*». А. П. Семенов-Тян-Шанский выделил основные заслуги автора: «*... автор совершенно правильно понял объем своей работы, поставив изучение жилкования надкрылий в связь с дальнейшим изучением жилкования нижних крыльев жесткокрылых насекомых. Далее бесспорной заслугой А. А. Рихтера является применение нового метода исследования жилкования надкрылий путем наблюдения их оборотной стороны, на которую до сих пор почти никто не обращал никакого внимания, а также путем просвечивания надкрылий*».

Прекрасное начало, обещавшее еще большие достижения на открывшемся пути. Уже в октябре 1935 г. Президиум АН СССР (еще не было ВАКа) утвердил присуждение степени кандидата наук молодому ученому. Он получил эту степень одним из первых в стране, так как сама процедура и ученые степени были восстановлены только что, в конце 1934 г. В том же году Андрей Андреевич становится старшим научным сотрудником ЗИН АН СССР. В начале декабря 1936 г. он выступил с докладом по теме своей диссертации на совещании по зоологическим проблемам, организованном группой биологии Отделения математических и естественных наук АН СССР.

В середине 30-х годов настало время испытаний крепости семейных уз, в отношениях Андрея и Людмилы стали возникать трения, и в 1935 г. семья распалась. Их старший сын Яков остался с отцом, а Людмила, забрав младшего сына Александра (родился в 1934 г.), вернулась в родной Саратов. Андрей Андреевич создал новую семью с Маргаритой Ервандовной Тер-Минасян, аспиранткой ЗИНа, приехавшей из Еревана. Осенью 1936 г. Яков был возвращен матери (рис. 6). В новой семье 28 августа того же года родилась дочь Вера.

Беда настигла Андрея Андреевича в 1938 г. В начале июля органы НКВД арестовали его и несколько других сотрудников ЗИНа, имевших «подозрительные» иностранные фамилии – Г. П. Адлерберга, Г. У. Линдберга, А. Н. Рейхардта, А. А. Штакельберга, Б. К. Штегмана, П. Ю. Шмидта и других. Мы не знаем подробностей ареста Андрея

---

[1] Семенов-Тян-Шанский Андрей Петрович (1866–1942) – крупнейший энтомолог и биогеограф, профессор, ведущий научный сотрудник ЗИН АН СССР, президент Русского энтомологического общества (1914).

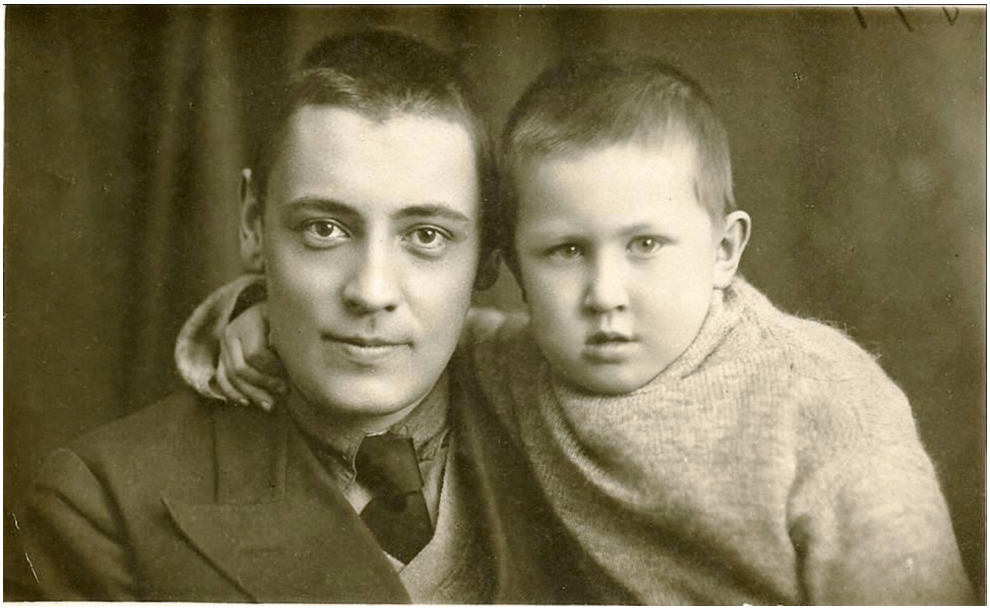

Рис. 6. Андрей Андреевич Рихтер с сыном Яковом. Москва, 1936 г.

Андреевича, но как это произошло с его коллегой А. А. Штакельбергом, мы видим из письма его жены Натальи Сергеевны президенту АН СССР В. Л. Комарову: «*А. А. был арестован на даче 11/VII <...> по ордеру от 5.VII №7/770. Когда в Музее* (старое название Зоологического института – *авт.*) *было уже арестовано 9 человек, все с нерусскими фамилиями, я стала беспокоиться. А. А. рассердился: "Или ты веришь Советской власти, или не веришь. Меня арестовывать нецелесообразно и не за что" – с этой уверенностью он и жил до момента ареста*» (АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 3, д. 38). Через три дня его уволили из института. Его жене парторгом института тов. Данильченко было заявлено, «*что они надеются, что А. А. и Рихтера выпустят без предъявления обвинения*» (АРАН, архив акад. В. Л.Комарова, ф. 277, оп. 3, д. 38).

После ареста Андрея Андреевича Маргарита Ервандовна решила уехать из Ленинграда на родину, к своим родным, и как можно скорее. 25 июля она получила под расписку из личного дела свой диплом об окончании Биологического отделения Педагогического факультета Государственного университета С.С.Р. Армении и выписку из протокола Президиума АН о присуждении ученой степени и отправилась с маленькой дочкой в Армению.

Как рассказывал один из сотрудников ЗИНа О. Л. Крыжановский (https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/reichard.htm), « ... *в течение года пытались состряпать очередное групповое дело. Следователи НКВД применяли к зоологам весь свой арсенал пыток. Однако большинство из них сумело выстоять. Хотя некоторые и подписали признание в вымышленных преступлениях, но не взваливали обвинений на своих коллег. Задуманное групповое дело «не склеивалось». Возможно поэтому в 1939 г., когда*

Ежова сняли с должности наркома внутренних дел[1] *и кое-кого стали выпускать из тюрем, вышли на свободу и зоологи. Впрочем, за исключением Г. П. Адлерберга, специалиста по систематике копытных – он имел неосторожность родиться графом, а его прадед и дед были министрами императорского двора*». 9 апреля 1939 г. вышел на свободу вместе со своими коллегами и А. А. Рихтер[2]. Внешний вид его изменился: у него не хватало зубов, и он уже не улыбался.

Сразу же после выхода из следственной тюрьмы, 10 апреля 1939 г. Андрей Андреевич подал заявление о восстановлении на работе «*в связи с освобождением из-под стражи за прекращением следствия по моему делу*» (СПФ АРАН, ф. 55, оп. 4, д. 283, л. 41). В тот же день, как видно из резолюции директора ЗИНа акад. С. А. Зернова, он был восстановлен на работе в прежней должности (рис. 7).

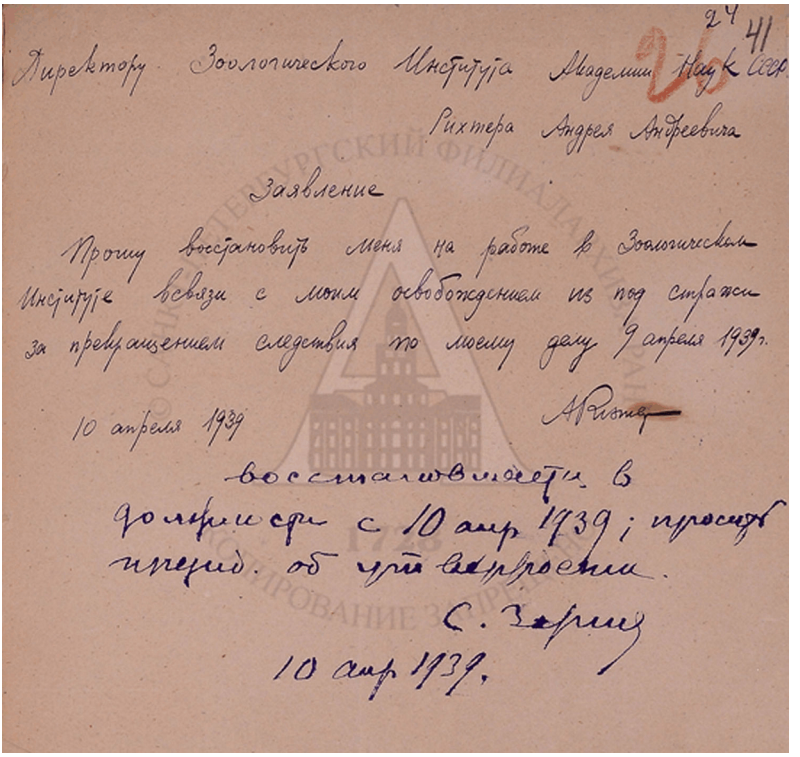
Директору Зоологического Института Академии Наук СССР
Рихтера Андрея Андреевича
Заявление
Прошу восстановить меня на работе в Зоологическом Институте в связи с моим освобождением из под стражи за прекращением следствия по моему делу 9 апреля 1939 г.
10 апреля 1939
восстановляется в должности с 10 апр 1939; просить приказ. об утверждении.
С. Зернов
10 апр 1939.

Рис. 7. Заявление А. А. Рихтера о восстановлении на работе после освобождения.

[1] Н. И. Ежов был снят с должности наркома внутренних дел 24 ноября 1938. 9 апреля 1939 г. он был снят с последней наркомовской должности – народного комиссара водного транспорта СССР.

[2] В.И. Вернадский в дневнике 21 апреля 1939 г. писал: «Старики возвращаются из ареста инвалидами. Ужасные условия тюрем. Вернули сторожа Геологического] муз[ея] – сидел в отч[аянных] условиях с Штакельб[ергом]. За фамилию: один польскую, другой – немецкую.» (АРАН, ф. 518, оп. 2, д. 19, л. 26 об.)

К октябрю 1939 г. М. Е. Тер-Минасян подготовила перевод мужа на работу в Биологический институт Армянского филиала АН СССР и, приехав в Ленинград, уговорила его уехать подальше от пережитого ужаса. К этому времени относится фотография Андрея Андреевича со сводной сестрой Ниной (от первого брака его отца с Н. П. Ржевской) (рис. 8).

Отъезд был настолько внезапным, что Андрей Андреевич не успел привести свои дела в порядок и попрощаться со многими коллегами. В своем письме Андрею Петровичу Семенову-Тян-Шанскому 19 октября 1939 г., уже из Москвы (из дома отца на Спиридоновке), он извинялся за свой скоропалительный отъезд: «*До последнего часа в Ленинграде надеялся зайти к Вам попрощаться, но это мне не удалось. Первая причина – неумение мое распределить время, вторая – мне пришлось безконечно долго бороться с адм[инистрацией] ЗИНа, чтобы отстоять элементарные права, которые, мне казалось, ни у кого не могут вызвать сомнений, и на это времени у меня не было предусмотрено вовсе. Теперь я переведен в Биолог[ический] ин[ститу]т Армян[ского] ф[илиа]ла и еду на новое место работы. Связь с ЗИНом не порвана, надеюсь летом приехать месяца на два, чтобы начитаться новой лит[ерату]ры. Фауну буду писать понемногу, насколько позволит материал Ереван[ского] музея и тот, что пришлет Оглоблин*[1] *из Ленинграда. Зимой этой буду сидеть над личинками Buprestidae, Melasidae, Elateridae etc., необходимый материал взял с собой. Надеюсь развернуться в отношении поездок и экскурсий пошире, чем это было в ЗИНе, и попробую выводить из личинок жуков и наоборот, добытый материал буду делить между местным музеем и ЗИНом. Попробую также наловить ос-блестянок для Вас, но мне плохо удается это, не хватает скорости. Очень прошу извинить меня, что не зашел перед отъездом. Ваш А. Рихтер*» (СПФ АРАН, ф. 722, оп. 2, д. 892, л. 1–1 об.).

Согласно распоряжению по ЗИН АН СССР 16 октября 1939 г. старший научный сотрудник А. А. Рихтер был переведен на работу в Зоологический сектор Биологического института АрмФАН СССР. Позднее этот сектор был развернут в Зоологический институт АрмФАН СССР, где Андрей Андреевич был назначен заведующим сектором зоологии беспозвоночных.

Внезапно начавшаяся война всё изменила. Еще в мае А. А. Рихтера призвали на военные сборы в Красную Армию, причем, как оказалось, он не имел «брони». 3 июля 1941 года А. А. Рихтер был призван по мобилизации рядовым-минометчиком и просидел несколько месяцев в окопах на границе с Турцией, считавшейся возможным союзником Германии. Здесь он тяжело заболел малярией и после госпиталя в Тбилиси (куда попал не сразу) получил от медиков «белый билет»; в сентябре 1941 г. был демобилизован. Впоследствии малярия привела к спленомегалии и другим осложнениям, которые не поддавались лечению. Еще находясь в госпитале, А. А. Рихтер узнал, что полк, в котором он служил, был срочно брошен навстречу прорвавшимся под Ростовом немецким войскам и, не дойдя до фронта, был разгромлен авиацией в эшелонах. К этому времени относится эпизод, когда Андрей Андреевич, больной и еще очень слабый, пытался выехать из Тбилиси в Ереван и не мог достать билет на поезд. Из отчаянного положения его выручил случайно встретившийся Б. М. Вревский, служив-

[1] Оглоблин Дмитрий Алексеевич (1893–1942) – известный энтомолог, один из крупнейших специалистов по жукам-листоедам, старший научный сотрудник, заведующий колеоптерологическим отделением ЗИН АН СССР.

Рис. 8. Андрей Андреевич Рихтер (после следственной тюрьмы) с сестрой Ниной Андреевной Рихтер (Чербовой; после лагеря). Лето 1939 г.

ший на Черноморском флоте[1]. Он быстро достал в воинской кассе билет и посадил в поезд Андрея, который, благодаря его, сказал: «Вот теперь я спасен, буду жить!».

Немного оправившись от болезни, Андрей Андреевич продолжил работу в прежней должности в Академии наук, в своем институте, где ему с 12 сентября 1941 г. предоставили возможность свободно распоряжаться своим временем. С 20 февраля 1942 г. он был назначен заведующим сектором зоологии Биологического института, но менее чем через год попросил освободить его от этих обязанностей и на основании специального постановления Президиума АрмФАН СССР был оставлен с 7 декабря 1942 г. в должности старшего научного сотрудника. Первым выполненным им заданием был срочный выпуск брошюры под названием «Ядовитые змеи Армении», вышедшей в Ереване в 1943 г. в естественнонаучной популярной серии издательства АрмФАН.

За несколько военных лет А. А. Рихтер очень много успел сделать, заметно продвинув познание энтомофауны Закавказья и особенно Армении. Он стал одним из авторитетнейших специалистов в области систематики, описавшим много новых видов насекомых в Закавказье. 12 мая 1945 г. на Объединенном Совете институтов Отделения биологических наук АрмФАН СССР в Ереване Андрей Андреевич защитил докторскую диссертацию «Златки СССР». 27 октября 1945 г. он был утвержден ВАК в степени доктора биологических наук. Другим радостным событием для него было рождение дочери Натальи 26 июля 1945 г. Весной 1946 г. он приезжал в Саратов к своим

[1] Вревский Борис Михайлович – сын М. С. Вревского (1871–1929), известного химика, профессора Санкт-Петербургского университета, и Н. П. Ржевской, первой жены А. А. Рихтера, отца Андрея Андреевича.

сыновьям и заодно – чтобы раздобыть в архиве университета свидетельство о высшем образовании.

14 февраля 1947 г. А. А. Рихтеру было присвоено ученое звание профессора. В первые послевоенные годы Андрей Андреевич, несмотря на ухудшающееся здоровье, много ездил между Ереваном, Москвой и Ленинградом. Он вел активные переговоры о возвращении в Зоологический институт в Ленинграде, куда его усиленно звали руководство и коллеги. Все эти хлопоты отнимали немало времени и сил. Андрей Андреевич стремился после окончания войны вернуться в свой институт, где были сосредоточены богатейшие уникальные коллекции, нуждавшиеся в пересмотре и дальнейшем изучении. Он написал директору ЗИНа заявление с просьбой восстановить его на работе и обеспечить жилплощадью в связи с приездом его семьи. По заявлению А. А. Рихтера сначала было принято быстрое решение о приеме его на работу в ЗИН АН СССР с 1 июля 1945 г., но затем начались сложности с решением конкретных вопросов, в том числе о жилье.

Несмотря на прогрессирующую болезнь, в эти годы Андрей Андреевич еще пытался работать в полевых условиях, сочетая экскурсии с летним отдыхом, занимаясь сборами насекомых и наблюдениями за ними. Он писал своей бывшей жене в Саратов (6 июля 1946 г.): «*Здесь в Ереване жара тропическая. Взял отпуск и поеду на Алагёз в деревню Бюракан отдыхать и собирать жуков*». Отец думал о будущем своих сыновей и в эти годы стал знакомить их с историей нескольких поколений семьи Рихтер. Одно из писем Андрей Андреевич написал после смерти отца академика А. А. Рихтера. Она была неожиданна и потрясла его. Мы приводим окончание этого письма – по существу, имевшего для его сыновей значение духовного завещания (рис. 9): «*Уже пятое поколение утверждает свое место в жизни напряженным и не всегда благодарным трудом научных работников, врачей и общественных деятелей. Из неизвестности наш род подняла благородная и почетная профессия врача, соединяющая разработку науки с непосредственным служением человечеству. Печать*

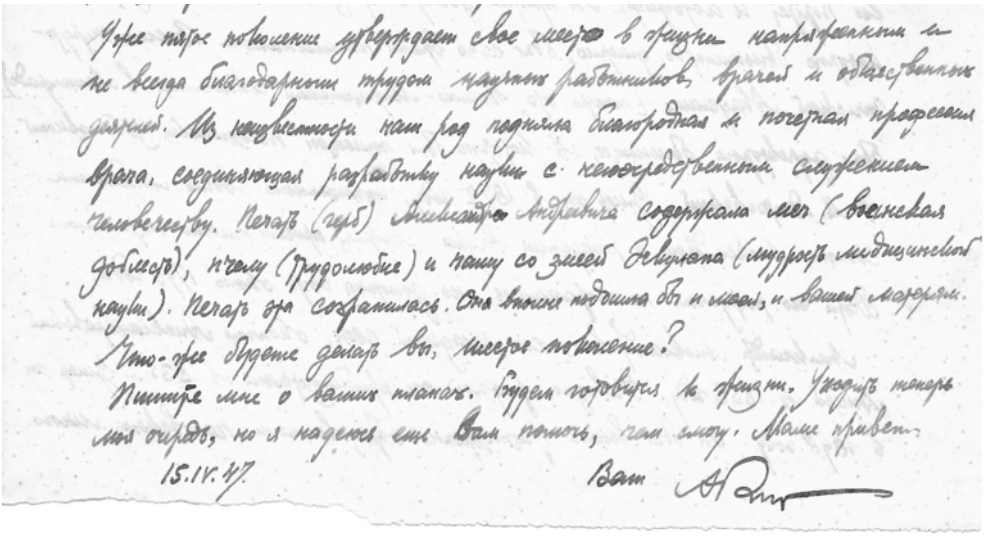
Уже пятое поколение утверждает свое место в жизни напряженным и не всегда благодарным трудом научных работников, врачей и общественных деятелей. Из неизвестности наш род подняла благородная и почетная профессия врача, соединяющая разработку науки с непосредственным служением человечеству. Печать (герб) Александра Андреевича содержала меч (военная доблесть), пчелу (трудолюбие) и чашу со змеей Гигиеиа (мудрость медицинской науки). Печать эта сохранилась. Она вполне подошла бы и моей, и вашей профессии.
Что-же будете делать вы, мои милые поколение?
Пишите мне о ваших планах. Будем готовиться к жизни. Уходить теперь мне отрадно, но я надеюсь еще вам помочь, чем смогу. Маме привет.
15.IV.47. Ваш А. Рих

Рис. 9. Фрагмент письма А. А. Рихтера сыновьям Якову и Александру.

(герб) Александра Андреевича содержала меч (воинская доблесть), пчелу (трудолюбие) и чашу со змеей Эскулапа (мудрость медицинской науки). Печать эта сохранилась. Она вполне подошла бы и моей, и вашей матерям.

Что-же будете делать вы, шестое поколение?

Пишите мне о ваших планах. Будем готовиться к жизни. Уходить теперь моя очередь, но я надеюсь еще вам помочь, чем смогу. Маме привет.

15.IV.47. Ваш А. Рихтер».

Лето 1948 г. Я. А. Рихтер провел вместе с отцом и его второй семьей в Бюракане, где Андрей Андреевич сделал несколько экскурсий в Амберском ущелье. Вначале Яков ходил на экскурсии с отцом, а затем они с сестрой Верой делали это вдвоем. Это лето, новая страна, природа Армении открыли мир и определили выбор профессии Якова. Отец, поняв, что сын зоологом не станет, дал ему первые серьезные книги по геологии из своей библиотеки.

После длительных переговоров 11 октября 1948 г. вопрос о приеме Андрея Андреевича на работу в ЗИН был решен. Квартиру предоставил институт, вернее, его директор академик Е. Н. Павловский, выделивший из своей квартиры на третьем этаже ЗИНа одну большую комнату (36 м^2) с отдельным входом и одним окном. Но какой из него открывался вид! Правда, из окна немного дуло, но это были пустяки. 19 октября в Отделение биологических наук АН СССР из института было направлено ходатайство о назначении А. А. Рихтера заведующим колеоптерологической лабораторией ЗИНа. Возможно, на окончательное решение о переезде повлияло и то, что после злополучной августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. Зоологический институт в Армении, как и большинство биологических учреждений в стране, был по сути разгромлен уже в конце того же года. Один из авторов Я. А. Рихтер вспоминает, что по возвращении из Еревана в Москву в конце августа 1948 г. отец, взяв его с собой, встретился на квартире М. Х. Чайлахяна[1], ученика академика А. А. Рихтера и своего давнего друга, с несколькими знакомыми биологами и обсуждал положение дел. Вернувшись в ноябре в Ереван, он «*прежнего института, в котором работал, не нашел, так как его реорганизовали*» (из письма от 22 декабря 1948 г.). «*От него мало что осталось*» – писал Андрей Андреевич позднее.

Нездоровье стало привычным для Андрея Андреевича, и он бодрился, убеждая родных и окружающих, что оно мало его беспокоит. Однако в этот раз по приезде в Ленинград знакомый врач «потащил» его «к своим товарищам в Военно-медицинской академии», где его посмотрели специалисты-гематологи и «*обнадежили хорошим будущим при условии полного отказа от физического труда и оберегания себя от инфекций и голода*». Он писал об этом так: «*понемногу исполняю их предписания и, странное дело, всё пока в порядке. Однако, всё это скучно и иногда нестерпимо, когда нужно что-нибудь сделать срочное*» (из того же письма).

12 февраля 1949 г. Андрей Андреевич приехал в Ленинград и явился на службу в Институт. Там его ждали гора дел и масса хлопот по организации работы лаборатории.

---

[1] Чайлахян Михаил Христофорович (1902–1991) – крупнейший ботаник и физиолог растений, создатель гормональной теории развития растений (1937). Академик АН СССР (1968), академик АН Армянской ССР (1971). Лауреат Премии имени К. А. Тимирязева АН СССР (1985).

Но он не успевал, было слишком поздно, неотвратимо наступала болезнь. У него осталось совсем немного времени. Он понимал это.

В ЗИНе Андрей Андреевич занялся труднейшим делом восстановления лаборатории жесткокрылых, в которой он начинал свою работу еще в 30-х гг. и был одним из активных ее сотрудников. Кроме того, он взял на себя еще одну важнейшую задачу, очевидно, уже невыполнимую для него, – составление полного определителя жуков европейской части СССР (Штакельберг, 1952). В начале 1949 г. в серии «Фауна СССР» вышла его монография о златках, в которой им были обобщены результаты исследований, начатых еще в 1934 г. Кроме коллекции ЗИНа, отличавшейся, как считал Андрей Андреевич, «почти исчерпывающей полнотой», были использованы коллекции зоологических институтов Армянской и Азербайджанской академий, а также Государственного музея Грузии, Дальневосточной горно-таежной станции АН СССР, некоторые коллекции Зоологических музеев Московского и Одесского университетов. Важную роль сыграли и собственные сборы во время экспедиций в Ленинградской области (1934–1937 гг.), в Уссурийском крае (1937 г.) и в Армении (1935–1944 гг.).

В августе 1949 г. Андрея Андреевича в связи с ухудшением здоровья положили в одну из клиник Военно-медицинской академии, где, как он писал, «*из меня хотят опять человека сделать*». В последний год жизни болезнь вступила в заключительную стадию. Пришлось просить о переносе очередного отпуска в 1949 г. Его интенсивно лечили, применяя, в частности, внутримышечные инъекции уретана и переливание эритроцитной массы. Огромных размеров достигла увеличенная селезенка, в крови – невероятно высокое количество лейкоцитов. После длительного лечения наступило временное улучшение и Андрей Андреевич вышел на работу. Он отчетливо сознавал свое положение, чувствовал обреченность. В одном из писем сыновьям он сетовал: «Р*аботы очень много, но жизнь коротка – всего не успеешь. Даже десятой доли того, что хотелось бы сделать, приходится торопиться*». Он возвратился на работу в Институт 18 ноября. Руководство стремилось его поддержать. 21 декабря он был премирован за подготовку к изданию «Инструкции по зоологическим вопросам полезащитного лесоразведения». Некоторое улучшение состояния позволило Андрею Андреевичу съездить в командировку в Москву, в Институт эволюционной морфологии животных АН СССР с 25 января по 2 февраля 1950 г. Это была его последняя поездка. 5 мая приказом по Институту А. А. Рихтер был переведен на должность заведующего отделением, старшего научного сотрудника.

Весной 1950 г. положение стало очень серьезным. В письме от 18 мая Андрей Андреевич писал сыновьям: «... врачи просто запрещают мне вовсе работать. Это единственное – что они могут предложить, после того, как выясняется, что их лечение действует ненадолго и лечить они меня не умеют». Операции ему не делали потому, что, по заключению врачей, он бы ее не перенес. Болезнь завладела им, почти не оставляя времени для работы даже дома. И тем не менее, он продолжал бороться с болезнью за каждый день и час своей жизни. 3 июня 1950 г. он пишет рапорт о выходе на работу «после болезни» и просит об укорочении рабочего дня по состоянию здоровья.

22 июня 1950 г., в возрасте 39 лет, Андрей Андреевич скончался дома в Ленинграде. В этот последний день он, как обычно, оделся и не лежал в постели. Его жена Маргарита Ервандовна Тер-Минасян вызвала лечащего врача из Военно-медицинской академии, и он облегчил его последние минуты. Маргарита Ервандовна в одном из своих

писем нам свидетельствовала: «Ваш отец был очень мужественный человек. Тяжело больной, он ни одного дня не оставался лежать в постели, каждое утро вставал и работал дома или в институте, и так до последнего дня...». Андрей Андреевич Рихтер был похоронен на Богословском кладбище в Ленинграде.

В 1953 г. дети Андрея Андреевича собрались вместе (Рис. 10), что удалось сделать по приезде братьев в Ленинград на каникулы по инициативе М. Е. Тер-Минасян уже после кончины отца.

Литература о А. А. Рихтере исключительно скудна, и это понятно. Время тогда не располагало к повествованию о таких незаметных и скромных людях, посвятивших свою жизнь науке. Он остался, как и многие другие, известным только специалистам. Его дочь Вера Андреевна, один из ведущих советских и российских энтомологов, писала на сайте ЗИН в сентябре 2004 г.: «*Начав накопление знаний в области энтомологии еще в юношеские годы, А. А. был тонким систематиком-диагностом, при этом он придавал огромное значение изучению образа жизни и трофических связей видов жесткокрылых в природе. Не прекращая полевых исследований на протяжении всей жизни, он хорошо знал среднюю полосу европейской части России, Закавказье и Дальний Восток*» (https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/richter.htm).

Рис. 10. Дети Андрея Андреевича Рихтера. Слева направо: Александр, Наталья, Вера и Яков[1].

Ленинград. 1.02.1953.

[1] Трое впоследствии – доктора наук (Яков, Вера и Наталья), Александр – инженер-технолог в авиационной промышленности.

В последнем списке научных трудов А. А. Рихтера насчитывается 32 работы, среди них много рукописных, так и не опубликованных. Среди последних – его кандидатская диссертация, оставшаяся, по-существу, малоизвестной, хотя она своими идеями вся была обращена в будущее. По дороге, намеченной им и его учителем А. В. Мартыновым, прошло уже несколько поколений исследователей, накоплен огромный материал, продолжаются дискуссии и ставятся новые проблемы. Андрей Андреевич не имел времени для продолжения исследований в этом направлении, он был занят кропотливой работой по изучению своих любимых жуков-златок и, насколько возможно, всего многообразия отряда жесткокрылых. Андрей Андреевич стал авторитетным специалистом в области систематики, оставил после себя ценнейшие монографические сводки по златкам всей страны, до сих пор используемые специалистами. Но сколько он смог бы еще сделать! Он боролся до конца. Жизнь оказалась слишком коротка.

ИСТОЧНИКИ И СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 3, д. 38
2. АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 4, д. 1246, л. 60–60 об.
3. АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 4, д. 1246, л. 64–65.
4. АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 4, д. 1246, л. 66.
5. АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 4, д. 1246, л. 66–66 об.
6. АРАН, архив акад. В. Л. Комарова, ф. 277, оп. 4, д. 1246, л. 71–71 об.
7. Рихтер А. А. 1935. О жилковании надкрылий жуков. Энтомологическое обозрение **26** (1–4): 25–58.
8. Рихтер Я. А., Аникин В. В. 2020. История коллекции насекомых А. А. Рихтера в Зоологическом музее Саратовского государственного университета. В кн.: В. В. Аникин (ред.). Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье: сборник научных трудов. Вып. 17. Саратов, с. 152–159.
9. Рихтер Я. А., Рихтер Т. Я. 2020. Теперь работа, прежде всего работа особенно нужна для России... (А. А. Рихтер в 1917–1923 годы в Пермском университете). Историко-биологические исследования. Санкт-Петербургский филиал ИИЕТ РАН **12** (1): 9–34.
10. СПФ АРАН, ф. 55, оп. 4, д. 283, л. 30–31.
11. СПФ АРАН. Ф. 55, оп. 04, д. 283, л. 40–40 об.
12. СПФ АРАН, ф. 55, оп. 4, д. 283, л. 41.
13. СПФ АРАН, ф. 722, оп. 2, д. 892, л. 1–1 об.
14. Штакельберг А. А. 1952. Памяти Андрея Андреевича Рихтера. Энтомологическое обозрение **32**: 341–344.
15. URL: https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/richter.htm. (Дата обращения: 12.10.2020)
16. URL: https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/reichard.htm. (Дата обращения: 12.10.2020)

ОСНОВНЫЕ НАУЧНЫЕ ТРУДЫ А. А. РИХТЕРА

Рихтер А. А. 1934. К вопросу об экологии *Chrysobothris chrysostigma* L. Известия АН СССР, Отделение математических и естественных наук **9**: 1411–1422.

Рихтер А. А. 1935. О жилковании надкрылий жуков. Энтомологическое обозрение **26** (1–4): 25–58.

Рихтер А. А. 1940. *Sphenoptera anthaxoides* Rtt. – вредитель косточковых плодовых деревьев в Армянской ССР (Coleoptera, Buprestidae). Известия Армянского филиала АН СССР **4–5**: 239–246.

Рихтер А. А. 1942. О большом плодовом усаче. Известия Армянского филиала АН СССР **3–4** (17–18): 145–156.

Рихтер А. А. 1943. Ядовитые змеи. Естественнонаучная популярная серия. Издательство Армянского филиала АН СССР, 60 с.

Рихтер А. А. 1944. О личинках и экологии жуков-златок рода *Lampra* Lac. (Coleoptera, Buprestidae). Известия АН СССР, отд. биол. наук **1**: 49–51.

Рихтер А. А. 1944. Новый вид златки, вредящей фисташке в Туркмении (Coleoptera, Buprestidae). Доклады АН АрмССР 1 (1–2): 49–52.

Рихтер А. А. 1944. Златки *Anthaxia* Кавказа (Coleoptera, Buprestidae). Зоологический сборник АН АрмССР, вып. 3, с. 109–130.

Рихтер А. А. 1945. Обзор златок *Chrysobothris* в СССР (Coleoptera, Buprestidae). Известия АН АрмССР **1** (4): 69–78.

Рихтер А. А. 1945. Обзор златок европейской части СССР. Зоологический сборник АН АрмССР, вып. 3, с. 131–176.
Рихтер А. А. 1945. Златки *Anthaxia* Средней Азии. Известия АН АрмССР **2**: 61–74.
Рихтер А. А. 1945. Два новых вида *Anthaxia* из Средней Азии. Доклады АН АрмССР **2** (5): 145–149.
Рихтер А. А. 1945. Новый вид рода *Scaurus* F. из долины Аракса (Coleoptera, Tenebrionidae). Доклады АН АрмССР **3** (4): 103–106.
Рихтер А. А. 1947. Ископаемые златки из бинагадинских кировых слоев (Coleoptera, Buprestidae). Доклады АН АрмССР **4** (5): 147–150.
Рихтер А. А. 1948. О развитии *Liatongus festivus* (Stev.). Труды Зоологического института АН СССР, т. 7, с. 200–205.
Рихтер А. А. 1949. Златки (Buprestidae), ч. 2. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. 13, вып. 2. М.; Л.: Издательство АН СССР, 256 с.
Рихтер А. А. 1949. Новый паразитический жук из Закавказья (Coleoptera, Rhipiphoridae). Энтомологическое обозрение **30** (3–4): 359–361.
Рихтер А. А. 1950. Наставление по сбору насекомых. (Серия «В помощь работающим на полезащитных лесных полосах», № 1). М.; Л.: Издательство АН СССР, 36 с.
Рихтер А. А. 1952. Златки (Buprestidae), ч. 4. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. 13, вып. 4. М.; Л.: Издательство АН СССР, 234 с.
Рихтер А. А. Определитель хищных жужелиц и скакунов Армении. Рукопись, 150 стр., сдана в печать в Зоологический институт АН АрмССР в 1948 г.

ANDREY ANDREEVICH RICHTER, HIS LIFE AND SCIENTIFIC ACTIVITY (110TH ANNIVERSARY OF ANDREY ANDREEVICH RICHTER)

Ya. A. Richter, T. Ya. Richter, V. V. Anikin

Key words: A. A. Richter, biography, Saratov State University, Zoological Museum, Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences, collection of insects, jewel beetles, Buprestidae, taxonomy, elytral venation.

SUMMARY

Andrey Andreevich Richter (1911–1950) was an outstanding entomologist, Doctor of Biological Sciences (1945), professor, head of the coleopterology laboratory at the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences. His scientific biography and many life facts remain unexplored and little-known. In 1938–1939 he was arrested and imprisoned on false allegations. His life and scientific career were cut short by terminal illness at the age of 39. His main studies were focused on elytral venation and its role in phylogeny, and on the detailed jewel beetles taxonomy (Buprestidae). At the end of 2019 a collection of insects was found in the Zoological Museum of Saratov State University. It was compiled by young Andrey A. Richter while he was studying at school and Saratov University in 1926–1930. Insects were collected in the vicinity of Saratov, in the Lower Volga region, and in the North Caucasus and Transcaucasia. The collection has been well preserved, though most insects were left unidentified. Its examination has already produced results important for better understanding of A. A. Richter biography. Further analysis may reveal the species diversity not yet affected by environmental changes at the time of collecting, thereby facilitating ecological research in the area. The article is based on the documents from Russian state archives, as well as from Richter family archive.

Авторский указатель статей за 2020 г., том XCIX

Содержание	Вып.	Стр.
IV Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (9–15 сентября 2019 г., Владивосток)	1	236
Аксёненко Е. В., Голуб В. Б. Памяти Людмилы Николаевны Хицовой (1938–2020)	2	485
Александрович О. Р. См. **Пучков А. В.**	1	190
Арапова М. Ю. См. **Галинская Т. В.** и др.	1	112
Арапова М. Ю. См. **Галинская Т. В.** и др.	2	399
Анисюткин Л. Н. *Mongolabis bochkovi* sp. n., новый вид уховерток (Dermaptera, Anisolabididae: Anisolabidinae) из Северного Вьетнама	4	961
Астахова Т. Д., Овчинникова О. Г., Кривохатский В. А., Сулейманова Г. М., Брехов О. Г. Памяти Дмитрия Михайловича Астахова (1987–2019)	2	466
Ахметова Л. А. См. **Фролов А. В.**	2	424
Балахнина И. В. См. **Яковук В. А.** и др.	2	264
Башкуев А. С. См. **Храмов А. В.** и др.	4	737
Безман-Мосейко О. С. См. **Лопатина Е. Б.** и др.	3	495
Бидзиля А. В. См. **Будашкин Ю. И.**	3	680
Брехов О. Г. См. **Астахова Т. Д.** и др.	2	466
Буглова Л. В. См. **Нарчук Э. П.** и др.	4	867
Будашкин Ю. И., Бидзиля А. В. Обзор рода *Apocopta* Falkovitsh, 1987 (Lepidoptera, Coleophoridae) с описанием нового вида из Крыма и Украинского Приазовья	3	680
Васин В. Г. См. **Каплин В. Г.** и др.	3	540
Волкович М. Г., Дунаева Ю. А., Пржиборо А. А., Коротяев Б. А. Памяти Александры Климентьевны Чистяковой (1923–2019)	2	472
Володина И. А. См. **Каплин В. Г.** и др.	3	540
Галинская Т. В., Арапова М. Ю., Оюн Н. Ю., Камаев И. О. Применимость митохондриальных генов COI, COII и ядерного гена 18S rDNA для диагностики восточной фруктовой мухи *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912) (Diptera, Tephritidae)	1	112

Галинская Т. В., Овчинникова О. Г., Камаев И. О., Арапова М. Ю., Крючкова Л. Ю. Компьютерная микротомография личинки 3-го возраста восточной фруктовой мухи *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912) (Diptera, Tephritidae) с новыми данными о морфологических признаках личинок мух-пестрокрылок для видовой диагностики 2 399

Галинская Т. В. См. **Камаев И. О.** и др. 4 884

Голуб В. Б., Сыромятников М. Ю., Кокина А. В., Соболева В. А., Нестерова Е. В., Попов В. Н. Диагностика группы видов рода *Polymerus* Hahn (Heteroptera, Miridae), включающей вредителей агрокультур в восточноевропейской лесостепи, по морфологическим и молекулярным признакам 3 666

Голуб В. Б. См. **Аксёненко Е. В.** 2 485

Горохов А. В. Семейства Stenopelmatidae и Anostostomatidae (Orthoptera). 1. Надродовая классификация, новые и малоизвестные таксоны 4 905

Гриценко Е. В. См. **Лопатина Е. Б.** и др. 3 495

Гричанов И. Я. См. **Шамшев И. В.** и др. 3 721

Гусар А. С. См. **Нарчук Э. П.** и др. 4 867

Гусева О. Г. Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) в условиях антропогенной трансформации агроландшафтов на Северо-Западе России 4 845

Давидьян Е. М. Новые данные о распространении редких и малоизученных наездников-афидиид (Hymenoptera, Aphidiidae) 4 899

Давидьян Е. М. Новый вид наездников-афидиид рода *Trioxy*s Haliday (Hymenoptera, Aphidiidae) из Оренбургской области России 3 686

Дедюхин С. В. Распространение и трофические связи травоядных короедов рода *Thamnurgus* Eichhoff (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Поволжье и на Урале 3 622

Дедюхин С. В., Мартыненко В. Б. Консортивные связи жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) с растениями на уникальных Стерлитамакских шиханах 2 339

Дмитриева С. В. См. **Попов С. Я.** 3 520

Долговская М. Ю. См. **Резник С. Я.** и др. 2 251

Дорошенко Т. Н. См. **Яковук В. А.** и др. 2 264

Дунаева Ю. А. См. **Волкович М. Г.** и др. 2 472

Евдокарова Т. Г., Кухарчик Г. Новые для фауны Сибири род и вид трипсов (Thysanoptera, Thripidae) из Якутии 2 413

Егоров А. А. См. **Селиховкин А. В.** и др. 2 289

Егоров Л. В. Первая находка листоеда *Oomorphus concolor* (Sturm, 1807) (Coleoptera, Chrysomelidae) в европейской части России 3 616

Ермолаева М. В. См. **Ермолаев И. В.** и др. 2 271

Ермолаев И. В., Рублёва Е. А., Рысин С. Л., Коженкова А. А., Ермолаева М. В. Трофическая специализация тополевой моли-пестрянки *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) (Lepidoptera, Gracillariidae) 2 271

Забалуев И. А. Находка инвазионного жука-долгоносика *Polydrusus formosus* (Mayer) (Coleoptera, Curculionidae: Polydrusini) в Московской области 4 975

Закладной Г. А. Первое обнаружение резистентности природной популяции рисового долгоносика *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera, Dryophthoridae) к фосфину в России 3 535

Закладной Г. А. Эффективность диоксида кремния против рисового долгоносика *Sitophilus oryzae* L. (Coleoptera, Dryophthoridae) при скрытой форме зараженности зерна 2 317

Закладной Г. А., Яицких А. В. Зависимость содержания мочевой кислоты в хранящемся зерне от плотности заселения его рисовым долгоносиком *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera, Dryophthoridae) 1 45

Замотайлов А. С. См. **Нейморовец В. В.** и др. 2 330

Зерова М. Д., Клименко С. И. Переописание и новые данные о распространении *Eurytoma campanulae* Zer. (Hymenoptera, Chalcidoidea: Eurytomidae) 1 220

Зерова М. Д., Фурсов В. Н. Обзор палеарктических видов рода *Eurytoma* Ill. группы *robusta* с описанием нового вида из Узбекистана (Hymenoptera, Chalcidoidea: Eurytomidae) 2 448

Калашян М. Ю. Новый вид златок рода *Aphanisticus* Latreille, 1829 (Coleoptera, Buprestidae) из Непала 2 429

Камаев И. О., Галинская Т. В., Овчинникова О. Г. Изменчивость мандибулярного склерита и его значение для диагностики личинок третьего возраста средиземноморской плодовой мухи *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera, Tephritidae) 4 884

Камаев И. О. См. **Галинская Т. В.** и др. 1 112

Камаев И. О. См. **Галинская Т. В.** и др. 2 399

Канюкова Е. В. См **Маркова Т. О.** и др. 2 321

Канюкова Е. В. См. **Маркова Т. О.** и др. 3 576

Каплин В. Г. Новые виды щетинохвосток рода *Coryphophthalmus* Verh. (Archaeognatha, Machilidae) с Кавказа 1 137

Каплин В. Г., Володина И. А., Курьянович А. А., Васин В. Г. Динамика состава и численности насекомых на надземных органах люцерны в лесостепи Самарской области 3 540

Капусткина А. В., Хилевский В. А. Динамика численности и вредоносности вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae) в посевах зерновых культур степной зоны Предкавказья 1 71

Карлик Ф. А. См. **Шамшев И. В.** и др. 3 721

Клименко С. И. См. **Зерова М. Д.** 1 220

Коженкова А. А. См. **Ермолаев И. В.** и др. 2 271

Кокина А. В. См. **Голуб В. Б.** и др. 3 666

Колганихина Г. Б. См. **Петров А. В.** 4 859

Коротяев Б. А. Новый и малоизвестный виды долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) с Казахстанского Алтая 4 968

Коротяев Б. А. О распространении коровки *Parexochomus semenovi* (Wse.) (Coleoptera, Coccinellidae) 1 233

Коротяев Б. А. См. **Волкович М. Г.** и др. 2 472

Коротяев Б. А. См. **Шиленков В. Г.** 1 49

Кривохатский В. А. См. **Астахова Т. Д.** и др. 2 466

Кривошеина Н. П. Биотопические связи личинок журчалок трибы Xylotini (Diptera, Syrphidae: Eristalinae) с ксилобионтными насекомыми 1 94

Кривошеина Н. П. Первые сведения о морфологии преимагинальных стадий мух сем. Pseudopomyzidae (Diptera) 3 588

Крючкова Л. Ю. См. **Галинская Т. В.** и др. 2 399

Курьянович А. А. См. **Каплин В. Г.** и др. 3 540

Кухарчик Г. См. **Евдокарова Т. Г.** 2 413

Кучеров Д. А. О способе яйцекладки и термолабильности эмбрионального развития лжерадужницы *Plateumaris braccata* (Scop.) (Coleoptera, Chrysomelidae: Donaciinae) 1 39

Литвинова С. В. См. **Рак Н. С.** 1 58

Лопатина Е. Б., Резник С. Я., Овчинников А. Н., Овчинникова А. А., Безман-Мосейко О. С., Гриценко Е. В. Фенотипическая пластичность температурных норм развития азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) 3 495

Лукашевич Е. Д. См. **Храмов А. В.** и др. 4 737

Мамаев В. И. См. **Шаповалов М. И.** и др. 1 122

Мамаев Н. А. См. **Селиховкин А. В.** и др. 2 289

Мандельштам М. Ю., Селиховкин А. В. Короеды Северо-Запада России (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): история изучения, состав и генезис фауны 3 631

Маркова Т. О., Канюкова Е. В., Маслов М. В. К экологии клопа-щитника *Menida violacea* Motschulsky, 1861 (Heteroptera, Pentatomidae), хозяина паразитических двукрылых (Diptera, Tachinidae) на юге Приморского края 2 321

Маркова Т. О., Канюкова Е. В., Маслов М. В. Экология щавелевого клопа *Coreus marginatus orientalis* (Kir.) (Heteroptera, Coreidae), хозяина паразитических двукрылых (Diptera, Tachinidae), на юге Приморского края 3 576

Марковец М. Ю. См. **Нарчук Э. П.** и др. 1 127

Мартыненко В. Б. См. **Дедюхин С. В.** 2 339

Маслова О. О. См. **Негробов О. П.** и др. 3 692

Маслов М. В. См. **Маркова Т. О.** и др. 2 321

Маслов М. В. См. **Маркова Т. О.** и др. 3 576

Матюхин А. В. См. **Нарчук Э. П.** и др. 1 127

Митина Г. В., Селицкая О. Г., Щеникова А. В. Влияние летучих соединений энтомопатогенных грибов *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. и *Lecanicillium muscarium* R. Zare et W. Gams на поведение жуков амбарного долгоносика *Sitophilus granarius* (L.) (Coleoptera, Dryophthoridae) и оценка вирулентности разных штаммов этих грибов 2 307

Мусолин. Д. Л. См. **Саулич А. Х.** 1 7

Нарчук Э. П., Буглова Л. В., Гусар А. С. Виды рода *Chiastocheta* Pokorny (Diptera, Anthomyiidae) и их связь с азиатскими видами рода *Trollius* L. (Ranunculaceae) 4 867

Нарчук Э. П., Матюхин А. В., Шаповал А. П., Марковец М. Ю., Толстенков О. О. Мухи-кровососки (Diptera, Hippoboscidae) Куршской косы (Калининградская область, Россия) 1 127

Негробов О. П., Селиванова О. О., Маслова О. О. Новый вид мух-зеленушек рода *Dolichopus* Latr. (Diptera, Dolichopodidae) из Монголии и Казахстана 3 692

Нейморовец В. В., Щуров В. И., Замотайлов А. С. Сообщение о находках клопа *Oxycarenus lavaterae* (Fabricius, 1787) (Heteroptera, Lygaeidae) в России 2 330

Нестерова Е. В. См. **Голуб В. Б.** и др. 3 666

Никулина О. Н. Морфология личинок корневых долгоносиков трибы Cleonini (Coleoptera, Curculionidae) 2 384

Овчинникова А. А. См. **Лопатина Е. Б.** и др. 3 495

Овчинникова О. Г., Сорокина В. С. Мускулатура абдоминальных сегментов и терминалий самцов рода *Spilogona* Schnabl, 1911 (Diptera, Muscidae: Coenosiinae) 3 598

Овчинникова О. Г. См. **Астахова Т. Д.** и др. 2 466

Овчинникова О. Г. См. **Галинская Т. В.** и др. 2 399

Овчинникова О. Г. См. **Камаев И. О.** и др. 4 884

Овчинников А. Н. См. **Лопатина Е. Б.** и др. 3 495

Отчет о деятельности Русского энтомологического общества за 2018 г. 1 240

Оюн Н. Ю. См. **Галинская Т. В.** и др. 1 112

Павела Р. См. **Степанычева Е. А.** и др. 2 298

Пазюк И. М. См. **Степанычева Е. А.** и др. 2 298

Петрова М. О. См. **Степанычева Е. А.** и др. 2 298

Петров А. В., Колганихина Г. Б. Влияние пирогенного фактора и дерево-разрушающих грибов на популяционную динамику *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в лесостепной зоне европейской части России 4 859

Покивайлов А. А. Новый вид рода *Phytomastax* Bey-Bienko (Orthoptera, Eumastacidae) из Таджикистана 2 417

Покивайлов А. А., Хайров Х. С. Новый вид рода *Conophyma* Zubovsky (Orthoptera, Acrididae) из Таджикистана 1 184

Попов В. Н. См. **Голуб В. Б.** и др. 3 666

Попов С. Я., Дмитриева С. В. Таблицы выживания популяций яблонного цветоеда *Anthonomus pomorum* (L.) (Coleoptera, Curculionidae) на яблоне и груше на урбанизированных территориях в Московской и Тверской областях 3 520

Пржиборо А. А. См. **Волкович М. Г.** и др. 2 472

Пучков А. В., Александрович О. Р. Жужелицы трибы Sphodrini Laporte, 1834 (Coleoptera, Carabidae) фауны Восточной Европы 1 190

Рак Н. С., Литвинова С. В. Беспозвоночные, повреждающие листья растений-интродуцентов сем. Rosaceae Juss. в дендрологической коллекции Полярно-альпийского ботанического сада-института 1 58

Резник С. Я., Самарцев К. Г., Долговская М. Ю. Внутрипопуляционная изменчивость качественной и количественной фотопериодических реакций *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera, Braconidae) 2 251

Резник С. Я. См. **Лопатина Е. Б.** и др. 3 495

Рожина В. И. Первая находка в России трипса *Bolacothrips jordani* Uzel, 1895 (Thysanoptera, Thripidae) 3 611

Рублёва Е. А. См. **Ермолаев И. В.** и др. 2 271

Рысин С. Л. См. **Ермолаев И. В.** и др. 2 271

Савицкий В. Ю. О малоизвестных видах жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae), описанных В. И. Мочульским из Японии, и таксономическом положении подрода *Nipponoblosyrus* Korotyaev 2 435

Самарцев К. Г. См. **Резник С. Я.** и др. 2 251

Сапрыкин М. А. См. **Шаповалов М. И.** и др. 1 122

Саулич А. Х., Мусолин. Д. Л. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Mirinae, триба Mirini 1 7

Селиванова О. О. См. **Негробов О. П.** и др. 3 692

Селиховкин А. В., Егоров А. А., Ситникова Д. Д., Мамаев Н. А. Встречаемость молей-пестрянок *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke) и *Ph. pastorella* (Zeller) (Lepidoptera, Gracillariidae) на разных видах тополей 2 289

Селиховкин А. В. См. **Мандельштам М. Ю.** 3 631

Селицкая О. Г. См. **Митина Г. В.** и др. 2 307

Ситникова Д. Д. См. **Селиховкин А. В.** и др. 2 289

Соболева В. А. См. **Голуб В. Б.** и др. 3 666

Сорокина В. С. См. **Овчинникова О. Г.** 3 598

Сулейманова Г. М. См. **Астахова Т. Д.** и др. 2 466

Степанычева Е. А., Пазюк И. М., Черменская Т. Д., Петрова М. О., Павела Р. Сравнительная оценка реакций западного цветочного трипса *Frankliniella occidentalis* Perg. (Thysanoptera, Thripidae) и хищного клопа *Orius laevigatus* Fieber (Heteroptera, Miridae) на масло *Pongamia pinnata* (L.) Pierre 2 298

Сухарева С. И., Четвериков Ф. Е. Адаптивная радиация четырехногих клещей сем. Phytoptidae (Acariformes, Eriophyoidea) на двудольных: паразито-хозяинные связи и способность к индукции галлогенеза 3 697

Сыромятников М. Ю. См. **Голуб В. Б.** и др. 3 666

Толстенков О. О. См. **Нарчук Э. П.** и др. 1 127

Тряпицын В. А. Очерки по систематике и биологии пяти родов наездников-энциртид (Hymenoptera, Chalcidoidea: Encyrtidae) мировой фауны: *Ceraptrocerella* Girault, 1918, *Charitopsis* Trjapitzin, 1969, *Epanusia* Girault, 1913, *Schilleriella* Ghesquière, 1946, *Taftia* Ashmead, 1904 1 224

Фатерыга А. В. Новые данные о трофических связях ос-эвменин (Hymenoptera, Vespidae: Eumeninae) с цветковыми растениями в Крыму 2 368

Фатерыга А. В. Первые сведения о биологии одиночной осы *Euodynerus fastidiosus* (de Saussure) (Hymenoptera, Vespidae: Eumeninae) 1 79

Фролов А. В., Ахметова Л. А. Новый вид пластинчатоусых жуков рода *Aegidium* Westwood (Coleoptera, Scarabaeidae: Orphninae) из Боливии 2 424

Фурсов В. Н. См. **Зерова М. Д.** 2 448

Хайров Х. С. См. **Покивайлов А. А.** 1 184

Хилевский В. А. См. **Капусткина А. В.** 1 71

Храмов А. В., Башкуев А. С., Лукашевич Е. Д. Длиннохоботковые насекомые-нектарофаги в палеонтологической летописи 4 737

Черменская Т. Д. См. **Степанычева Е. А.** и др. 2 298

Черчесова С. К. См. **Шаповалов М. И.** и др. 1 122

Четвериков Ф. Е. См. **Сухарева С. И.** 3 697

Шамшев И. В., Гричанов И. Я., Карлик Ф. А. Памяти Марии Александровны Булыгинской (1928–2019) 3 721

Шаповал А. П. См. **Нарчук Э. П.** и др. 1 127

Шаповалов М. И., Черчесова С. К., Сапрыкин М. А., Мамаев В. И. Новые данные о распространении толстуна степного *Bradyporus multituberculatus multituberculatus* (Fischer von Waldheim, 1833) (Orthoptera, Tettigoniidae) в Северной Осетии 1 122

Шиленков В. Г., Коротяев Б. А. Источники формирования городской фауны Иркутска на примере жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) 1 49

Щеникова А. В. См. **Митина Г. В.** и др. 2 307

Щуров В. И. См. **Нейморовец В. В.** и др. 2 330

Яицких А. В. См. **Закладной Г. А.** 1 45

Яковук В. А., Балахнина И. В., Дорошенко Т. Н., Яковук В. М. Сезонная динамика лёта яблонной плодожорки (*Cydia pomonella* L.) (Lepidoptera, Tortricidae) в Краснодарском крае по данным феромониторинга 2 264

Яковук В. М. См. **Яковук В. А.** и др. 2 264

Author index for 2020, volume XCIX

Contents	N	Page
Akhmetova L. A. See **Frolov A. V.**	2	424
Aksenenko E. V., Golub V. B. In memoriam: Lyudmila Nikolaevna Khitsova (1938–2020)	2	485
Aleksandrowicz O. R. See **Putchkov A. V.**	1	190
Anisyutkin L. N. *Mongolabis bochkovi* sp. n., a new earwig (Dermaptera, Anisolabididae: Anisolabidinae) from northern Vietnam	4	961
Arapova M. Yu. See **Galinskaya T. V.** a. others	1	112
Arapova M. Yu. See **Galinskaya T. V.** a. others	2	399
Astakhova T. D., Ovtshinnikova O. G., Krivokhatsky V. A., Suleimanova G. M., Brekhov O. G. In memoriam: Dmitry Mikhailovich Astakhov (1987–2019)	2	466
Balakhnina I. V. See **Yakovuk V. A.** a. others	2	264
Bashkuev A. S. See **Khramov A. V.** a. others	4	737
Bezman-Moseyko O. S. See **Lopatina E. B.** a. others	3	495
Bidzilya O. V. See **Budashkin Yu. I.**	3	680
Brekhov O. G. See **Astakhova T. D.** a. others	2	466
Budashkin Yu. I., Bidzilya O. V. A review of the genus *Apocopta* Falkovitsh, 1987 (Lepidoptera, Coleophoridae) with the description of a new species from the Crimea and the Sea of Azov Region in Ukraine	3	680
Buglova L. V. See **Nartshuk E. P.** a. others	4	867
Cherchesova S. K. See **Shapovalov M. I.** a. others	1	122
Chermenskaya T. D. See **Stepanycheva E. A.** a. others	2	298
Chetverikov F. E. See **Sukhareva S. I.**	3	697
Davidian E. M. New data on the distribution of rare and little known aphidiid wasps (Hymenoptera, Aphidiidae)	4	899
Davidian E. M. A new species of the aphidiid wasp genus *Trioxys* Haliday (Hymenoptera, Aphidiidae) from Orenburg Province of Russia	3	686

Dedyukhin S. V. Distribution and trophic associations of herbivorous bark beetles of the genus *Thamnurgus* Eichhoff (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in the Volga Region and in the Urals	3	622
Dedyukhin S. V., Martynenko V. B. Consortial associations of phytophagous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) with plants on the unique Sterlitamak shikhans	2	339
Dmitrieva S. V. See **Popov S. Ya.**	3	520
Dolgovskaya M. Yu. See **Reznik S. Ya.** a. others	2	251
Doroshenko T. N. See **Yakovuk V. A.** a. others	2	264
Dunaeva Yu. A. See **Volkovitsh M. G.** a. others	2	472
Egorov A. A. See **Selikhovkin A. V.** a. others	2	289
Egorov L. V. First find of the leaf beetle *Oomorphus concolor* (Sturm, 1807) (Coleoptera, Chrysomelidae) in European part of Russia	3	616
Ermolaev I. V., Rubleva E. A., Rysin S. L., Kozhenkova A. A., Ermolaeva M. V. Trophic specialization of the poplar leafminer *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke, 1833) (Lepidoptera, Gracillariidae)	2	271
Ermolaeva M. V. See **Ermolaev I. V.** a. others	2	271
Evdokarova T. G., Kucharczyk H. New to the fauna of Siberia genus and species of thrips (Thysanoptera, Thripidae) from Yakutia	2	413
Fateryga A. V. First data on the bionomics of the solitary wasp *Euodynerus fastidiosus* (de Saussure) (Hymenoptera, Vespidae: Eumeninae)	1	79
Fateryga A. V. New data on trophic relations of eumenine wasps (Hymenoptera, Vespidae: Eumeninae) with angiosperm plants in the Crimea	2	368
Frolov A. V., Akhmetova L. A. A new species of the scarab genus *Aegidium* Westwood (Coleoptera, Scarabaeidae: Orphninae) from Bolivia	2	424
Fursov V. N. See **Zerova M. D.**	2	448
Galinskaya T. V., Arapova M. Yu., Oyun N. Yu., Kamayev I. O. The applicability of mitochondrial genes COI, COII and nuclear gene 18S rDNA for diagnostic of eastern fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912) (Diptera, Tephritidae)	1	112
Galinskaya T. V., Ovtshinnikova O. G., Kamaev I. O., Arapova M. Yu., Kryuchkova L. Yu. Computer microtomography of the 3rd instar larva of the eastern fruit fly *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912) (Diptera, Tephritidae), with new data on morphological characters of fruit flies' larvae useful for species diagnostics	2	399
Galinskaya T. V. See **Kamaev I. O.** a. others	4	884
Golub V. B., Syromyatnikov M. Yu., Kokina A. V., Soboleva V. A., Nesterova E. V., Popov V. N. Diagnostics of a genus *Polymerus* Hahn (Heteroptera, Miridae) species group including agricultural pests in the East European forest-steppe, based on the morphological and molecular characters	3	666

Gorochov A. V. The families Stenopelmatidae and Anostostomatidae (Orthoptera). 1. Higher classification, new and little known taxa 4 905

Grichanov I. Ya. See **Shamshev I. V.** a. others 3 721

Gritsenko E. V. See **Lopatina E. B.** a. others 3 495

Gusar A. S. See **Nartshuk E. P.** a. others 4 867

Guseva O. G. Rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) under the conditions of anthropogenic agrolandscape transformation in Northwestern Russia 4 845

IV Eurasian Symposium on Hymenoptera (September 9–15, 2019, Vladivostok) 1 236

Kalashian M. Yu. A new species of the buprestid genus *Aphanisticus* Latreille, 1829 (Coleoptera, Buprestidae) from Nepal 2 429

Kamaev I. O., Galinskaya T. V., Ovtshinnikova O. G. Variability of mandibular sclerite and its value in the diagnostics of the 3rd instar larvae of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera, Tephritidae) 4 884

Kamaev I. O. See **Galinskaya T. V.** a. others 2 399

Kamayev I. O. See **Galinskaya T. V.** a. others 1 112

Kanyukova E. V. See **Markova T. O.** a. others 3 576

Kanyukova E. V. See **Markova T. O.** a. others 2 321

Kaplin V. G. New species of the bristletail genus *Coryphophthalmus* Verh. (Archaeognatha, Machilidae) from the Caucasus 1 137

Kaplin V. G., Volodina I. A., Kuryanovich A. A., Vasin V. G. Dynamics of the composition and density of insect complexes on aboveground organs of alfalfa in the forest-steppe of Samara Province 3 540

Kapustkina A. V., Khilevskiy V. A. Population and harmfulness dynamics of the Sunn Pest, *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae) in grain crops of the Ciscaucasia steppe zone 1 71

Karlik F. A. See **Shamshev I. V.** a. others 3 721

Khayrov K. S. See **Pokivailov A. A.** 1 184

Khilevskiy V. A. See **Kapustkina A. V.** 1 71

Khramov A. V., Bashkuev A. S., Lukashevich E. D. The fossil record of long-proboscid nectarivorous insects 4 737

Klimenko S. I. See **Zerova M. D.** 1 220

Kokina A. V. See **Golub V. B.** a. others 3 666

Kolganikhina G. B. See **Petrov A. V.** 4 859

Korotyaev B. A. A new and a little known species of the weevil genus *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) from Kazakh Altai 4 968

Korotyaev B. A. On the distribution of a ladybird, *Parexochomus semenovi* (Wse.) (Coleoptera, Coccinellidae)	1	233
Korotyaev B. A. See **Shilenkov V. G.**	1	49
Korotyaev B. A. See **Volkovitsh M. G.** a. others	2	472
Kozhenkova A. A. See **Ermolaev I. V.** a. others	2	271
Krivokhatsky V. A. See **Astakhova T. D.** a. others	2	466
Krivosheina N. P. Biotopic associations of the larvae of the hoverfly tribe Xylotini (Diptera, Syrphidae: Eristalinae) with xylobiont insects	1	94
Krivosheina N. P. First data on the morphology of immature stages of flies of the family Pseudopomyzidae (Diptera)	3	588
Kryuchkova L. Yu. See **Galinskaya T. V.** a. others	2	399
Kucharczyk H. See **Evdokarova T. G.**	2	413
Kuryanovich A. A. See **Kaplin V. G.** a. others	3	540
Kutcherov D. A. On the oviposition mode and temperature-sensitivity of embryonic development in a reed beetle, *Plateumaris braccata* (Scop.) (Coleoptera, Chrysomelidae: Donaciinae)	1	39
Litvinova S. V. See **Rak N. S.**	1	58
Lopatina E. B., Reznik S. Ya., Ovchinnikov A. N., Ovchinnikova A. A., Bezman-Moseyko O. S., Gritsenko E. V. Phenotypic plasticity of the thermal reaction norms for development of the Multicolored Asian Ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae)	3	495
Lukashevich E. D. See **Khramov A. V.** a. others	4	737
Mamaev N. A. See **Selikhovkin A. V.** a. others	2	289
Mamaev V. I. See **Shapovalov M. I.** a. others	1	122
Mandelshtam M. Yu., Selikhovkin A. V. Bark and ambrosia beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) of North-Western Russia: history of the study, composition and genesis of the fauna	3	631
Markova T. O., Kanyukova E. V., Maslov M. V. Ecology of the dock bug, *Coreus marginatus orientalis* (Kir.) (Heteroptera, Coreidae), a host of parasitic dipterans (Diptera, Tachinidae), in the south of Primorskii Territory	3	576
Markova T. O., Kanyukova E. V., Maslov M. V. On the ecology of a shield bug, *Menida violacea* Motschulsky, 1861 (Heteroptera, Pentatomidae), [a] host of parasitic dipterans (Diptera, Tachinidae)[,] in the south of Primorskii Territory (Russia)	2	321
Markovets M. Yu. See **Nartshuk E. P.** a. others	1	127
Martynenko V. B. See **Dedyukhin S. V.**	2	339
Maslov M. V. See **Markova T. O.** a. others	3	576

Maslov M. V. See **Markova T. O.** a. others 2 321

Maslova O. O. See **Negrobov O. P.** a. others 3 692

Matyukhin A. V. See **Nartshuk E. P.** a. others 1 127

Mitina G. V., Selitskaya O. G., Schenikova A. V. Effect of the volatile compounds of entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. and *Lecanicillium muscarium* R. Zare et W. Gams on the behaviour of *Sitophilus granarius* (L.) (Coleoptera, Dryophthoridae) and evaluation of the virulence of different strains of these fungi 2 307

Musolin D. L. See **Saulich A. Kh.** 1 7

Nartshuk E. P., Buglova L. V., Gusar A. S. Flies of the genus *Chiastocheta* Pokorny, 1889 (Diptera, Anthomyiidae) and their associations with [Asian] *Trollius* spp. (Ranunculaceae) 4 867

Nartshuk E. P., Matyukhin A. V., Shapoval A. P., Markovets M. Yu., Tolstenkov O. O. Louse-flies (Diptera, Hippoboscidae) on the Courish Spit (Kaliningrad Province, Russia) 1 127

Negrobov O. P., Selivanova O. V., Maslova O. O. A new species of the long-legged fly genus *Dolichopus* Latr. (Diptera, Dolichopodidae) from Mongolia and Kazakhstan 3 692

Neimorovets V. V., Shchurov V. I., Zamotajlov A. S. Report on findings of *Oxycarenus lavaterae* (Fabricius, 1787) (Heteroptera, Lygaeidae) in Russia 2 330

Nesterova E. V. See **Golub V. B.** a. others 3 666

Nikulina O. N. Larval morphology of root weevils of the tribe Cleonini (Coleoptera, Curculionidae) 2 384

Ovchinnikov A. N. See **Lopatina E. B.** a. others 3 495

Ovchinnikova A. A. See **Lopatina E. B.** a. others 3 495

Ovtshinnikova O. G., Sorokina V. S. Musculature of the male abdominal segments and terminalia of *Spilogona* Schnabl, 1911 (Diptera, Muscidae: Coenosiinae) 3 598

Ovtshinnikova O. G. See **Astakhova T. D.** a. others 2 466

Ovtshinnikova O. G. See **Galinskaya T. V.** a. others 2 399

Ovtshinnikova O. G. See **Kamaev I. O.** a. others 4 884

Oyun N. Yu. See **Galinskaya T. V.** a. others 1 112

Pavela R. See **Stepanycheva E. A.** a. others 2 298

Pazyuk I. M. See **Stepanycheva E. A.** a. others 2 298

Petrov A. V., Kolganikhina G. B. Impact of the pyrogenic factor and xylotrophic fungi on population dynamics of *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in the forest-steppe zone of the European part of Russia 4 859

Petrova M. O. See **Stepanycheva E. A.** a. others 2 298

Pokivailov A. A. A new species of the genus *Phytomastax* Bey-Bienko (Orthoptera, Eumastacidae) from Tajikistan 2 417

Pokivailov A. A., Khayrov K. S. A new species of the genus *Conophyma* Zubovsky (Orthoptera, Acrididae) from Tajikistan 1 184

Popov S. Ya., Dmitrieva S. V. Life tables of apple blossom weevil (*Anthonomus pomorum* L.) (Coleoptera, Curculionidae) populations on apple and pear trees in urbanized territories of Moscow and Tver provinces 3 520

Popov V. N. See **Golub V. B.** a. others 3 666

Przhiboro A. A. See **Volkovitsh M. G.** a. others` 2 472

Putchkov A. V., Aleksandrowicz O. R. Ground-beetles of the tribe Sphodrini (Coleoptera, Carabidae) of East Europe 1 190

Rak N. S., Litvinova S. V. Invertebrates damaging foliage of the plant family Rosaceae in the dendrological collection of the Polar-Alpine Botanical Garden Institute 1 58

Report on activities of the Russian Entomological Society for 2018 1 240

Reznik S. Ya., Samartsev K. G., Dolgovskaya M. Yu. Intrapopulation variability of the qualitative and quantitative photoperiodic responses in *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera, Braconidae) 2 251

Reznik S. Ya. See **Lopatina E. B.** a. others 3 495

Rozhina V. I. First record of the thrips *Bolacothrips jordani* Uzel, 1895 (Thysanoptera, Thripidae) in Russia 3 611

Rubleva E. A. See **Ermolaev I. V.** a. others 2 271

Rysin S. L. See **Ermolaev I. V.** a. others 2 271

Samartsev K. G. See **Reznik S. Ya.** a. others 2 251

Saprykin M. A. See **Shapovalov M. I.** a. others 1 122

Saulich A. Kh., Musolin D. L. Seasonal development of plant bugs (Heteroptera, Miridae): subfamily Mirinae, tribe Mirini 1 7

Savitsky V. Yu. On the little-known weevil taxa (Coleoptera, Curculionidae) described by V. I. Motschulsky from Japan and the taxonomic position of the subgenus *Nipponoblosyrus* Korotyaev 2 435

Schenikova A. V. See **Mitina G. V.** a. others 2 307

Selikhovkin A. V., Egorov A. A., Sitnikova D. D., Mamaev N. A. Occurrence of leaf miners *Phyllonorycter populifoliella* (Treitschke) and *Ph. pastorella* (Zeller) (Lepidoptera, Gracillariidae) on different species of poplars 2 289

Selikhovkin A. V. See **Mandelshtam M. Yu.** 3 631

Selitskaya O. G. See **Mitina G. V.** a. others 2 307

Selivanova O. V. See **Negrobov O. P.** a. others 3 692

Shamshev I. V., Grichanov I. Ya., Karlik F. A. In memoriam: Mariya Aleksandrovna Bulyginskaya (1928–2019) 3 721

Shapoval A. P. See **Nartshuk E. P.** a. others 1 127

Shapovalov M. I., Cherchesova S. K., Saprykin M. A., Mamaev V. I. New data on the distribution of *Bradyporus multituberculatus multituberculatus* (Fischer von Waldheim, 1833) (Orthoptera, Tettigoniidae) in North Ossetia 1 122

Shchurov V. I. See **Neimorovets V. V.** a. others 2 330

Shilenkov V. G., Korotyaev B. A. Sources of the urban fauna of Irkutsk exemplified by the weevil family (Coleoptera, Curculionidae) 1 49

Sitnikova D. D. See **Selikhovkin A. V.** a. others 2 289

Soboleva V. A. See **Golub V. B.** a. others 3 666

Sorokina V. S. See **Ovtshinnikova O. G.** 3 598

Stepanycheva E. A., Pazyuk I. M., Chermenskaya T. D., Petrova M. O., Pavela R. Comparative evaluation of reactions of the western flower thrips *Frankliniella occidentalis* Perg. (Thysanoptera, Thripidae) and predatory bug *Orius laevigatus* Fieber (Heteroptera, Miridae) to *Pongamia pinnata* (L.) Pierre oil 2 298

Sukhareva S. I., Chetverikov F. E. Adaptive radiation of the four-legged mites (Acariformes, Eriophyoidea) on dicotyledons: host-parasite relationships and ability of inducing gallogenesis 3 697

Suleimanova G. M. See **Astakhova T. D.** a. others 2 466

Syromyatnikov M. Yu. See **Golub V. B.** a. others 3 666

Tolstenkov O. O. See **Nartshuk E. P.** a. others 1 127

Trjapitzin V. A. Essays on systematics and biology of five genera of the encyrtid-wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea: Encyrtidae) of the world fauna: *Ceraptrocerella* Girault, 1918; *Charitopsis* Trjapitzin, 1969; *Epanusia* Girault, 1913; *Schilleriella* Ghesquière, 1946; *Taftia* Ashmead, 1904 1 224

Vasin V. G. See **Kaplin V. G.** a. others 3 540

Volkovitsh M. G., Dunaeva Yu. A., Przhiboro A. A., Korotyaev B. A. In memoriam: Aleksandra Klimentievna Chistyakova (1923–2019) 2 472

Volodina I. A. See **Kaplin V. G.** a. others 3 540

Yaitskikh A. V. See **Zakladnoy G. A.** 1 45

Yakovuk V. A., Balakhnina I. V., Doroshenko T. N., Yakovuk V. M. Seasonal dynamics of the codling moth *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) flight in Krasnodar Territory based on the pheromonitoring data 2 264

Yakovuk V. M. See **Yakovuk V. A.** a. others 2 264

Zabaluev I. A. Finding of the invasive weevil *Polydrusus formosus* (Mayer) (Coleoptera, Curculionidae: Polydrusini) in Moscow Province	4	975
Zakladnoy G.A. First detection of the resistance to phosphine in a natural population of the rice weevil *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera, Dryophthoridae) in Russia	3	535
Zakladnoy G. A. Silicon dioxide efficiency against the rice weevil *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera, Dryophthoridae) in hidden infestation of grain	2	317
Zakladnoy G. A., Yaitskikh A. V. Dependence of uric acid content in stored grain on the population density of the rice weevil *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera, Dryophthoridae)	1	45
Zamotajlov A. S. See **Neimorovets V. V.** a. others	2	330
Zerova M. D., Fursov V. N. A review of Palaearctic species of the genus *Eurytoma* Ill. of the *robusta* group, with description of a new species from Uzbekistan (Hymenoptera, Chalcidoidea: Eurytomidae)	2	448
Zerova M. D., Klimenko S. I. Emended description and new data on the distribution of *Eurytoma campanulae* Zer. (Hymenoptera, Chalcidoidea: Eurytomidae)	1	220