## 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

> > TOM CI 2022

Журнал основан в 1901 г. Выходит 4 раза в год

MOCKBA ООО «Тематическая 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. CI 2022

<sup>©</sup> Редакционная коллегия журнала

<sup>&</sup>quot;Энтомологическое обозрение" (составитель), 2022

# СОДЕРЖАНИЕ

<b>А. Н. Фролов.</b> Управление поведением вредных насекомых: световые, химические сигналы и их совместное действие
<b>H. В. Алпатьева, И. Н. Анисимова, Е. Е. Радченко.</b> Митохондриальный ген <i>nd4</i> как маркер для изучения структуры и динамики популяций тлей (Hemiptera, Aphididae)
В. В. Горбач, Н. А. Нечепаренко. Размещение и расселение имаго в популяции перламутровки <i>Clossiana freija</i> (Thunberg) (Lepidoptera, Nymphalidae) в среднетаежном ландшафте
В. А. Раздобурдин, О. С. Кириллова, Е. Г. Козлова. Взаимодействия в системе огурец – паутинный клещ <i>Tetranychus urticae</i> Koch (Acarina, Tetranychidae) – клещеядная галлица <i>Feltiella luboviae</i> Fedotova et Kozlova (Diptera, Cecidomyiidae) на фоне применения этиларахидоната
<b>А. А. Егоров, А. Н. Афонин, К. И. Скворцов, Е. А. Милютина.</b> Вероятность естественного распространения ясеневой изумрудной узкотелой златки <i>Agrilus planipennis</i> Fairmaire (Coleoptera, Buprestidae) по зеленым насаждениям вдоль трассы М10 от Москвы до Санкт-Петербурга
Г. А. Закладной, А. Л. Догадин, А. В. Яицких. Смертность насекомых – вредителей хлебных запасов после обработки их ускоренными электронами
<b>В. И. Рожина, О. С. Боклыкова.</b> Фауна и экология трипсов (Thysanoptera) юга Куршской косы Балтийского моря (Россия)
Э. П. Нарчук, А. К. Багачанова. Паразитические мухи-тахины (Diptera, Tachinidae) фауны Якутии: новые находки, ландшафтное распределение и ареалогический анализ
<b>П. В. Романцов, А. Г. Мосейко.</b> Обзор скрытоглавов подрода <i>Burlinius</i> Lopatin, 1965 из европейской части России и Закавказья с целиком или частично желтыми надкрыльями (Coleoptera, Chrysomelidae: Cryptocephalinae)
В. В. Жерихин, Б. А. Коротяев. Новый вид жуков-долгоносиков рода <i>Corimalia</i> Gozis (Coleoptera, Nanophyidae) из Таджикистана
<b>А. Л. Львовский.</b> Новый для фауны Крыма вид плоских молей рода <i>Agonopterix</i> Hübner, [1825] (Lepidoptera, Depressariidae)
<b>Н. П. Кривошеина.</b> Обзор комаров-толстоножек группы <i>Bibio pomonae</i> (F.) (Diptera, Bibionidae) фауны России с описанием новых видов
Юбилеи и памятные даты
<b>А. А. Федотова, А. В. Горохов, А. В. Лачининский.</b> Сергей Петрович Тарбинский (1902–1942): к 120-летию со дня рождения
Хроника
Отчет о деятельности Русского энтомологического общества за 2021 г

## **CONTENTS**

<b>A. N. Frolov.</b> Control of the harmful insect behaviour: light, chemical signals and their combined action	453
<b>N. V. Alpatieva, I. N. Anisimova, E. E. Radchenko.</b> Mitochondrial <i>nd4</i> gene as a marker trait for studying structure and dynamics of aphid (Hemiptera, Aphididae) populations	503
V. V. Gorbach, N. A. Necheparenko. The adult spatial distribution and resettlement in the population of the fritillary butterfly <i>Clossiana freija</i> (Thunberg) (Lepidoptera, Nymphalidae) in the middle taiga landscape	515
V. A. Razdoburdin, O. S. Kirillova, E. G. Kozlova. Interactions in the system host-plant cucumber – the spider mite <i>Tetranychus urticae</i> Koch (Acarina, Tetranychidae) – the predatory midge <i>Feltiella luboviae</i> Fedotova et Kozlova (Diptera, Cecidomyiidae) when applying ethyl arachidonate	533
<b>A. A. Egorov, A. N. Afonin, K. I. Skvortsov, E. A. Milyutina.</b> Probability of the emerald ash borer <i>Agrilus planipennis</i> Fairmaire (Coleoptera, Buprestidae) spreading by flight in the green spaces along the M10 Highway from Moscow to St. Petersburg	545
G. A. Zakladnoy, A. L. Dogadin, A. V. Yaitskikh. The extinction of insects – stored product pests after processing them with accelerated electrons	557
V. I. Rozhina, O. S. Boklykova. The fauna and ecology of thrips (Thysanoptera) in the southern part of Curonian Spit in the Baltic Sea, Russia	561
<b>E. P. Nartshuk, A. K. Bagachanova.</b> Parasitoid tachinid flies (Diptera, Tachinidae) of Yakutia: new records, landscape distribution and arealogical analysis	571
<b>P. V. Romantsov</b> , <b>A. G. Moseyko</b> . A review of cryptocephalines of the subgenus <i>Burlinius</i> Lopatin, 1965 with entirely or partly yellow elytra from European Russia and Transcaucasia (Coleoptera, Chrysomelidae: Cryptocephalinae)	597
V. V. Zherikhin, B. A. Korotyaev. A new species of the weevil genus <i>Corimalia</i> Gozis (Coleoptera, Nanophyidae) from Tajikistan	627
<b>A. L. Lvovsky.</b> A new to the fauna of Crimea species of the flat moth genus <i>Agonopterix</i> Hübner, [1825] (Lepidoptera, Depressariidae)	634
<b>N. P. Krivosheina.</b> A review of the March flies of the <i>Bibio pomonae</i> (F.) (Diptera, Bibionidae) species group from Russia with the descriptions of new species	637
Biographies of scientists	
<b>A. A. Fedotova, A. V. Gorochov, A. V. Latchininsky</b> . Sergei Petrovich Tarbinsky (1902–1942): on the 120th anniversary	658
Chronic	
Report on activities of the Russian Entomological Society for 2021	664

УДК 632.915

## УПРАВЛЕНИЕ ПОВЕДЕНИЕМ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ: СВЕТОВЫЕ, ХИМИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ И ИХ СОВМЕСТНОЕ ДЕЙСТВИЕ

© 2022 г. А. Н. Фролов

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург-Пушкин, 196608 Россия e-mail: afrolov@vizr.spb.ru

Поступила в редакцию 4.07.2022 г. После доработки 22.07.2022 г. Принята к публикации 6.09.2022 г.

Строгое соблюдение требований экологической безопасности – непременное условие функционирования современной защиты растений, поэтому перспективным направлением ее развития стал поиск путей управления поведением вредителей с помощью не проявляющих токсического действия электромагнитного излучения (света) и химических соединений природного происхождения (семиохемиков). В статье рассмотрен широкий круг вопросов, связанных с теоретическим обоснованием и практическим применением световых и химических сигналов, как по отдельности, так и совместно, для управления поведением насекомых. Обсуждены представления о структурно-функциональной организации зрительных и обонятельных рецепторных систем насекомых, об особенностях восприятия ими визуальной и ольфакторной информации, о мультимодальных механизмах обработки сенсорной информации, обеспечивающих сложные формы поведения. Кратко описаны история применения искусственных источников света в защите растений и опыт использования феромонных продуктов для подавления размножения вредителей (массовый вылов, дезориентация, непрямые методы контроля численности). Особое внимание уделено сильным и слабым сторонам световых излучателей и БАВ (синтетических половых аттрактантов и семиохемиков растительного происхождения с кайромонной функцией) для мониторинга и проведения истребительных мероприятий против вредных насекомых, на конкретных примерах охарактеризована их безопасность для нецелевой энтомофауны. Совместное применение светового излучения и семиохемиков нередко характеризуется синергическим действием на целевые виды насекомых, что показывает актуальность разработки конструкций ловушек, позволяющих одновременно использовать для привлечения насекомых визуальные и ольфакторные стимулы.

*Ключевые слова*: защита растений, ловушка, светодиод, семиохемик, аттрактивность, синергия, мониторинг, управление.

DOI: 10.31857/S0367144522030017, EDN: HNQLBG

Потери растениеводческой продукции от вредных организмов по разным оценкам составляют от 14 до 30 % потенциального урожая (Oerke et al., 1994; El-Wakeil, 2010; Popp, Hantos, 2011; Daniel et al., 2018, и др.), причем в непростых социально-экономи-

ческих и природно-климатических условиях России недобор урожая может достигать значительно больших значений (Гончаров, 2010; Павлюшин и др., 2013). Соответственно, роль фитосанитарного блока в обеспечении эффективного функционирования растениеводства неуклонно возрастает (Павлюшин, 2010; Захаренко, 2013; Санин, 2016), что обусловлено помимо прочего потеплением климата (Попова, Попов, 2013; Веbber et al., 2013; Левитин, 2015) и более быстрым распространением вредоносных адвентивных объектов (Ижевский, 2008; Есипенко, 2012, и др.).

Современный этап развития сельскохозяйственной фитосанитарии начался в конце 1950-х — начале 1960-х гг., когда на фоне критики использования хлорорганических пестицидов стало формироваться новое стратегическое направление — интегрированная защита растений (Integrated Pest Management, IPM), предусматривающая отказ от бесконтрольного применения химических средств и интеграцию основных подходов борьбы с вредными организмами в единую систему (Stern et al., 1959; Glass, Thurston, 1978; Altieri, Nicholls, 2004). С тех пор концепция IPM прошла долгий путь, и сейчас развивается в таких направлениях, как проектирование агроэкосистем и агроландшафтов, разработка технологий применения биологических и небиологических средств, формирование концепций адаптивного, экологического и органического земледелия, использование генно-модифицированных культур, применение беспроводных средств связи, компьютерных технологий, микроэлектроники и др. (Koul, Cuperus, 2007; Vreysen et al., 2007; Romeis et al., 2008; Peshin, Dhawan, 2009; Павлюшин, 2010; Dara, 2019; Dent, Binks, 2020).

В последние годы проблема экологической безопасности приобрела особую актуальность, в т. ч. в связи с отмечаемым в мире сокращением биоразнообразия энтомофауны, которое в газете Гардиан было звучно названо армагеддоном насекомых (ориг. «insectageddon») (Monbiot, 2017). Если журналистскую позицию и можно посчитать алармистской (Komonen et al., 2019), это ни в коей мере не уменьшает остроту проблемы (Forister et al., 2019; Rhodes, 2019; Thomas et al., 2019; Van der Sluijs, 2020; Dar et al., 2021). Действительно, в мире с каждым годом лавинообразно растет число публикаций, свидетельствующих об ускорении сокращения популяций насекомых, которое чаще всего пока проявляется в снижении численности, однако отмечаются также и случаи полного вымирания видов (Conrad et al., 2006; Van Dyck et al., 2009; Cameron et al., 2011; Swengel et al., 2011; Brooks et al., 2012; Schuch et al., 2012; Scheper et al., 2014; Melero et al., 2016; Hallmann et al., 2017; Lister, Garcia, 2018; Owens, Lewis, 2018; Goulson, 2019; Harris et al., 2019; Seibold et al., 2019; Wepprich et al., 2019; Van Klink et al., 2020; Wagner, 2020; Laussmann et al., 2021, и др.).

Проблема коллапса насекомых справедливо считается важнейшей в экосистемной биологии и нуждается в глубоком и разностороннем анализе (Cardoso, Leather, 2019; Eisenhauer et al., 2019; Montgomery et al., 2020; Van der Sluijs, 2020). По всей видимости, вызывается сокращение биоразнообразия энтомофауны не одним, а совокупностью сложным образом взаимодействующих факторов (Eggleton, 2020; Lupi et al., 2021; Yang et al., 2021), среди которых выделяют изменение климата, разрушение среды обитания, урбанизацию и индустриализацию, включая побочный негативный эффект электромагнитных полей сотовой связи и светового загрязнения. Особенно часто упоминаются в этой связи интенсификация сельского хозяйства и, в первую очередь, неумеренное применение системных инсектицидов (Goulson, 2018; Grubisic et al., 2018; Hladik et al., 2018; Holder et al., 2018; Sánchez-Bayo, Wyckhuys, 2019;

Seibold et al., 2019; Kumar et al., 2020; Balmori, 2021; Boyes et al., 2021; Giorio et al., 2021; Wagner et al., 2021; Warren et al., 2021; Abudulai et al., 2022; Levitt et al., 2022; Жуковская и др., 2022, и др.).

Таким образом, в современную эпоху приоритетным направлением развития защиты растений безусловно становится разработка подходов, обеспечивающих более строгое соблюдение требований экологической безопасности (Павлюшин и др., 2008; Leather, 2017; Furlan et al., 2021). Наиболее перспективным в этом отношении выглядит поиск путей управления поведением вредителей с помощью не обладающих токсическим действием электромагнитного излучения и химических соединений природного происхождения (Foster, Harris, 1997; Potting et al., 2005; Roitberg, 2007; Rodriguez-Saona, Stelinski, 2009; Gregg et al., 2018; Kim et al., 2019; Mishra et al., 2019; Mazzoni, Anfora, 2021).

### ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫЕ ВОЛНЫ (СВЕТ)

У насекомых развиты разнообразные органы фоторецепции – простые глаза (дорсальные глазки у имаго и стеммы у личинок насекомых с полным превращением) и сложные фасеточные глаза (у имаго, а также у личинок насекомых с неполным превращением). Фасеточные глаза насекомого включают до нескольких тысяч омматидиев, каждый из которых имеет свою собственную систему линз, пигменты и световые рецепторы. Фасеточные глаза отличаются высоким разрешением, способностью обнаруживать движение, различать цвета, в т. ч. воспринимать ультрафиолетовую часть спектра и линейно поляризованный свет. Выделяют две категории сложных фасеточных глаз – аппозиционные и суперпозиционные. Первыми обладает большинство дневных видов насекомых, вторыми – большинство ночных. В аппозиционноом глазу омматидии оптически изолированы друг от друга, тогда как в суперпозиционном глазу рецепторы стимулируются светом, попавшим в соседние омматидии, и таким образом острота зрения приносится в жертву чувствительности к свету (Мазохин-Поршняков, 1965; Kirkpatrick et al., 1970; Tovée, 1995; Land, 1997; Labhart, Meyer, 1999; Stavenga, 2002; Chittka, Wells, 2004; Wang, Montell, 2007; van Langevelde et al., 2011; Barghini, Souza de Medeiros, 2012; Klowden, 2013; Belušič et al., 2017, и др.).

За последнее десятилетие удалось существенно продвинуться в понимании того, каким образом насекомые с их миниатюрным мозгом оказываются способными оперировать сложными зрительными стимулами (Avarguès-Weber et al., 2012). Хотя пока мало известно о конкретных механизмах обработки визуальной информации, проходящей по зрительным путям в зрительные доли и другие участки протоцеребрума, на примере шмелей было показано, что зрительные нейроны, локализованные в разных частях мозга, специализированы по чувствительности к цвету и движению, а также различаются способами кодирования сигналов, что позволяет эффективно осуществлять параллельный анализ сигналов (Paulk et al., 2009; Meyer-Rochow, 2019). Удалось также раскрыть функциональное значение простых глазков, способных корректировать восприятие спектрального баланса естественной освещенности, обеспечивая таким образом высокое качество цветного зрения насекомого (Garcia et al., 2017).

Число различных типов спектральных рецепторов варьирует в глазе насекомых от одного до шести. Хотя охватываемый фоторецепторами спектральный диапазон может сильно различаться у разных видов, у некоторых он способен достигать рекордных значений (от < 300 до > 700 нм) (Briscoe, Chittka, 2001; Van Der Kooi et al., 2021), но в

большинстве случаев укладывается в диапазон 350–700 нм (Bishop et al., 2004; Crook et al., 2009; Oh et al., 2011; Cho, Lee, 2012; Jeon et al., 2012, и др.). Несмотря на то, что чувствительность глаза к ультрафиолетовому излучению нередко ниже, чем к иным областям спектра, особенно зеленой, способность видеть ультрафиолетовое излучение позволяет насекомым ориентироваться по коротковолновому свечению неба, в том числе в ночное время (Мазохин-Поршняков, 1961).

Известному с незапамятных времен феномену лёта насекомых на искусственные источники света в сумеречное и ночное время суток посвящена обширная литература (Мазохин-Поршняков, 1955, 1956, 1960; Verheijen, 1958; Mikkola, 1972; Чернышев, 1976, 1996; Baker, Sadovy, 1978; Горностаев, 1984; Yela, Holyoak, 1997; Szentkirályi, 2002; Barghini, Souza de Medeiros, 2012; Shimoda, Honda, 2013; Owens, Lewis, 2018, и др.). Привлекаемые светом виды насекомых очень различны по образу жизни и встречаются почти во всех отрядах. Особенно многочисленны они в отрядах Lepidoptera (Noctuidae, Geometridae, Lymantriidae, Lasiocampidae, Notodontidae, Sphingidae, Arctiidae, Tetheidae, Drepanidae, Cossidae, Crambidae, Pyralidae, Phycitidae, Tortricidae, Yponomeutidae, Zygaenidae и др.), Coleoptera (Dytiscidae, Carabidae, Hydrophilidae, Staphylinidae, Scarabaeidae, Heteroceridae, Elateridae, Coccinellidae и многие другие), Diptera (Chironomidae, Culicidae, Tipulidae, Limoniidae, Trichoceridae, Ceratopogonidae, Empididae и др.), а также Trichoptera, Ephemeroptera, Hymenoptera, Blattodea и Mantodea. При всем разнообразии летящих на свет насекомых их объединяет общая черта – сумеречная и/или ночная лётная активность (Горностаев, 1984; Чернышев, 1996). Вопрос о том, насколько полно сборы насекомых на свет отражают фактический таксономический состав местной энтомофауны, неоднократно подвергался изучению в условиях тропиков, в т. ч. в Индии (Gadagkar et al., 1990; Missa et al., 2009; Edwin, Ambrose, 2011; Jha et al., 2017; Kimondiu et al., 2019; Soumit, Sinjini, 2019, и др.). В целом, несмотря на отдельные отклонения, представленность в сборах на свет видов из отрядов Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Diptera отражает их относительное видовое обилие в природе. Поскольку УФ излучением способны привлекаться насекомые в условиях затенения даже в дневное время (Самков, 1989), вывод о том, что источники искусственного излучения могут найти достаточно широкое применение для управления поведенческими реакциями энтомологических объектов, не вызывает сомнения.

Сведения, характеризующие экологические аспекты лёта насекомых на свет и влияние на него тех или иных факторов (температура и влажность воздуха, осадки, ветер, атмосферное давление, естественная освещенность и наличие антропогенных источников света, место размещения и конструкция ловушки, ее мощность и продолжительность работы и др.), весьма обширны. Исчерпывающий по полноте охвата проблемы обзор более чем 2500 работ, начиная с XVIII в. и заканчивая началом 1980-х гг., был опубликован Г. Н. Горностаевым (1984). Исследования, выполненные в последующие годы, по большей части были посвящены описанию фенологии и динамики численности насекомых, в том числе вредоносных, а также оценке влияния на их лётную активность тех или иных экологических факторов (Dent, Pawar, 1988; McGeachie, 1989; Waringer, 1991; Maelzer et al., 1996; Crummay, Atkinson, 1997; Yela, Holyoak, 1997; Maelzer, Zalucki, 1999; Szentkirályi, 2002; Yamamura et al., 2006; Jonason et al., 2014; Endo, 2016; Haider et al., 2020, и др.). В понимании природы лёта насекомых на свет (Robinson, Robinson, 1950; Verheijen, 1958; Мазохин-Поршняков, 1960; Mikkola, 1972; Hsiao, 1973; Baker, Sadovy, 1978; Горностаев, 1984; Чернышев, 1996; Nowinszky, 2003;

Donners et al., 2018; Gaydecki, 2019, и др.) существенного прогресса за последние десятилетия не достигнуто, и наиболее обоснованной остается гипотеза, выдвинутая Г. А. Мазохиным-Поршняковым (1960) и подкрепленная соображениями Г. Н. Горностаева (1984) и В. Б. Чернышева (1996). Согласно их взглядам, реакция насекомых на свет представляет собой двухэтапный процесс. На первом этапе в результате переключения азимутальной ориентации насекомого с космического на земной ориентир происходит искривление траектории полета в сторону искусственного источника света. На втором этапе (уже вблизи источника света) ориентационные сигналы искажаются и начинают играть роль внешнего раздражителя, возбуждающего реакцию бегства, и с этого момента поведение насекомых подчиняется программе выхода на открытое пространство, ложным индикатором которого служит сам источник света. В рамках изложенной гипотезы удается объяснить большинство известных фактов, связанных с реакцией фототаксиса насекомых, в том числе 1) разнообразие траекторий полета на свет, 2) наиболее высокую среди всех источников света аттрактивность ультрафиолетовых ламп, 3) существенное ослабление лёта на свет в лунные ночи, 4) несовпадение по спектру области максимальной чувствительности глаза насекомого и зоны наиболее привлекательного излучения лампы, 5) зависимость интенсивности прилета насекомых (в особенности с сумеречной активностью) от ориентации светоловушки относительно сторон света (Горностаев, 1984). Таким образом, предложенная интерпретация феномена лёта на свет базируется на имеющих большое экологическое значение естественных поведенческих реакциях насекомых (Чернышев, 1996). Все остальные известные нам объяснения природы этого явления либо представляют на современном уровне знаний лишь исторический интерес (von Buddenbrock, 1917; Ludwig, 1933), либо направлены на решение частных вопросов, например, описание траекторий движения насекомых вблизи источника света (Gaydecki, 2019), либо имеют спорное биологическое обоснование (Газалов, 2000).

Сбор насекомых на искусственные источники света начал постепенно приобретать статус важнейшего энтомологического приема с появлением специальных устройств – светоловушек (Riley, 1885; Frost, 1952). Развитие этих устройств прошло ряд этапов, связанных с прогрессом светотехники. Г. Н. Горностаев (1984) выделил три таких этапа: 1) доэлектрический период (1870–1920 гг.), 2) использование ламп накаливания (1920–1950 гг.) и 3) ртутно-кварцевых ламп (с 1950 г.), однако в конце прошлого – начале текущего тысячелетия стали появляться новые конструкции, основанные на применении светодиодных излучателей, что ознаменовало переход к новому этапу в развитии светоловушек (Burkett et al., 1998; Chu et al., 2003; Cohnstaedt et al., 2008).

Световые ловушки издавна широко применяются при эколого-фаунистических исследованиях, изучении стациального распределения и фенологии насекомых (Gadagkar et al., 1990; Kato et al., 1995; Маталин, 1996; Веск, Linsenmair, 2006; Sharma, Bisen, 2013; Jonason et al., 2014, и др.), а их серийное производство позволило создать разветвленные сети, обеспечившие многолетние наблюдения за динамикой численности насекомых, в т. ч. в Великобритании (Williams, 1948; Taylor, French 1974; Southwood et al., 2003; Harrington et al., 2012; Shortall, Cook, 2022), Венгрии (Kádár, Szentkirályi, 1997; Szentkirályi, 1999, 2002; Hufnagel, Gimesi, 2010; Hufnagel et al., 2022), Финляндии (Mikkola, 1972; Blomberg et al., 1976; Väisänen, 1993; Leinonen et al., 2016) и других странах (Maelzer, Zalucki, 1999; Hill, 2013, и др.).

В зависимости от цели отлова насекомых выделяют три направления применения светоловушек: 1) получение информации для фаунистических исследований; 2) надзор за популяциями вредных насекомых; 3) истребление вредителей и/или получение биомассы (Горностаев, 1984). Разнообразие целей сбора насекомых на свет в сочетании с совершенствованием техники способствовали появлению множества конструкций светоловушек, описания которых время от времени появляются в литературе (Горностаев, 1961, 1984; Терсков, Коломиец, 1966; Hienton, 1974; Muirhead-Thomson, 1991; Schauff, 2001; Цуриков, 2006; Harris, 2006; Sheikh et al., 2016; Noskov et al., 2021, и др.). Используются ловушки чаще всего как средство мониторинга, в первую очередь вредных видов насекомых (Williams, 1939, 1940; Терсков, Коломиец, 1966; Андреев и др., 1970; Bowden, 1982; Muirhead-Thomson, 1991; Raimondo et al., 2004; Zalucki, Furlong, 2005; Ramamurthy et al., 2010; Prasad, Prabhakar, 2012). До недавнего времени их широкое применение в этом качестве сдерживали громоздкость, значительный расход энергии и высокая стоимость, однако благодаря появлению светодиодной техники и микроконтроллеров удалось существенно уменьшить размеры, стоимость устройств и энергозатраты при более высокой световой отдаче, доступности того или иного диапазона излучения, более длительном сроке службы и повышенной безопасности (Chu et al., 2003; Cohnstaedt et al., 2008; Holguin et al., 2010; Shimoda, Honda, 2013; Исмаилов и др., 2016; Park, Lee, 2017; Кремнева и др., 2019; Кіт et al., 2019; Kammar et al., 2020; Pan et al., 2020). Хотя использование светодиодных ловушек в практике мониторинга вредителей еще только разворачивается (Ahuja et al., 2012; Rak Cizej et al., 2014; Stukenberg et al., 2015), перспективность их широкого применения, в т. ч. в России, не вызывает сомнений (Возмилов и др., 2011; Газалов и др., 2013; Суринский, 2013; Кондратьева, Бузмаков, 2018; Грушевая и др., 2019; Пачкин и др., 2020; Савчук и др., 2020; Frolov et al., 2020).

К важным достоинствам световых ловушек относится привлечение ими особей обоих полов. Публикации разных лет свидетельствуют о том, что даже среди чешуекрылых, у которых соотношение полов в сборах на свет, как правило, сдвинуто в пользу самцов, самок в ловушки обычно попадает довольно много (Turner, 1918; Yathom, 1981; Горностаев, 1984; Steinbauer, 2003; Beck, Linsenmair, 2006; Garris, Snyder, 2010; Truxa, Fiedler, 2012; Nowinszky, Puskás, 2015, и др.). Известно, что информационная ценность пойманных самцов для фитосанитарного прогноза часто невысока, поскольку производят вредящее растениям потомство самки (Witzgall et al., 2010). Места перезимовки питающихся на полевых культурах вредных насекомых и места откладки яиц, как правило, разделены, в связи с чем имаго вынуждены перемещаться внутри севооборота (Jeger, 1999; Mazzi, Dorn, 2012). Если бы лётная активность самцов и самок всегда была одинаковой, то по численности выловленных самцов можно было бы однозначно судить о численности в местах размещения ловушек самок и, соответственно, прогнозировать плотность отложенных ими яиц, что, однако, наблюдается далеко не всегда (Фролов, Рябчинская, 2018; Фролов и др., 2021).

Начиная с 20–30-х гг. XX века, светоловушки неоднократно пытались использовать в качестве средства снижения численности вредителей и нередко эти усилия оказывались успешными, хотя чаще всего закрытых помещениях. Так, Г. Н. Горностаев (1984) сообщал о положительных результатах борьбы с табачным жуком *Lasioderma serricorne* (F.), достигнутых в складских помещениях с помощью световых ловушек, однако основанная на феромониторинге и фумигации помещений система защиты от этого вредителя оказалась более выгодной экономически (Buchelos, Papadopoulou,

1999; da Silva et al., 2018), даже несмотря на то, что по уровню аттрактивности феромон существенно уступал источнику УФ излучения (Papadopoulou, Buchelos, 2002). Ссылки на публикации 1930–1970-х гг., в которых упоминаются другие положительные примеры борьбы с насекомыми в помещениях при использовании излучателей света, а именно с ногохвостками в теплицах и с синантропными мухами в коровниках, а также со складчатокрылыми осами в булочных и кондитерских, можно также найти в работе Г. Н. Горностаева (1984).

Защитное действие световых ловушек в полевых условиях, по мнению Г. Н. Горностаева (1984), достигалось редко и только при 1) невысокой начальной численности вредителя, 2) отлове на свет значительной доли самок и 3) ограниченности залета особей вредителя в защищаемую зону извне (Cantelo, 1974). Лишь в нескольких опубликованных в 1950–1970-х гг. работах сообщалось об успешном применении светоловушек против вредителей полевых культур – средиземноморской стеблевой совки Sesamia nonagrioides (Lef.) и хлопковой совки Helicoverpa armigera (Hbn.), европейского и восточного кукурузных мотыльков Ostrinia nubilalis (Hbn.) и O. furnacalis (Gn.) на кукурузе, а также бражников Manduca sexta (L.) и M. quinquemaculata (Haworth) на томатах и табаке (Горностаев, 1984).

Однако благодаря совершенствованию светотехники в настоящее время на рынке уже весьма широко представлены инсектицидные светоловушки самых разных конструкций: 1) профессионального назначения для установки на открытых пространствах, 2) для бытового использования в закрытых, в том числе 3) жилых помещениях, 4) для применения вне помещений, 5) промышленные установки для использования на пищевых производствах и 6) мобильные устройства небольшого размера (Дубинин, 2022). По сравнению с изделиями прошлых лет современные конструкции светоловушек способны гораздо эффективнее уничтожать насекомых не только в закрытых помещениях, но и на открытых пространствах. Убедительным примером их результативности стало применение в период проведения XXIX летних Олимпийских игр 2008 г. в Китае.

Большая часть ареала многоядного, особо опасного вредителя, лугового мотылька Loxostege sticticalis (L.) (Lepidoptera: Crambidae), способного совершать дальние миграции и склонного генерировать внезапные вспышки массового размножения, находится на территориях России и Китая (Фролов, 2015). В 2008 г. численность этого вредителя в первом поколении в Китае была невысокой и не вызывала опасений, однако во втором поколении внезапно произошел ее внезапный очень сильный рост. В результате массовое размножение лугового мотылька охватило до 11 миллионов гектаров сельскохозяйственных угодий (Luo et al., 2009). Ущерб от этой вспышки грозил к тому же стать репутационным, поскольку она произошла буквально накануне открытия в Пекине олимпийских игр, к проведению которых в Китае тщательно готовились (Пятирикова, 2008). Начало игр было назначено на 8 августа 2008 г., но за считанные дни до него окна и стены Олимпийского комплекса оказались облепленными огромным количеством бабочек, которые залетали в Пекин из очагов массового размножения вредителя в автономном районе Внутренняя Монголия и провинции Хэбэй, где плотность насекомых местами доходила до 500 особей на 1 м<sup>2</sup>! Китайские энтомологи в кратчайшие сроки решили проблему, перекрыв миграционные потоки насекомых сотнями электроубивающих ловушек черного света (рис. 1). В результате к открытию Олимпийских игр даже единичных имаго лугового мотылька на территории комплекса



**Рис. 1.** Борьба с луговым мотыльком в Китае в период проведения XXIX Олимпийских игр в августе 2008 г.

I – электроубивающие ловушки черного света на столбах электрической сети линиями перпендикулярно направлению миграционных потоков имаго лугового мотылька из северных очагов в Пекин, 2 – уничтоженные бабочки лугового мотылька в контейнере ловушки.

Фотографии предоставлены и публикуются с любезного разрешения проф. Цзяна Синьфу (Prof. Jiang Xingfu, Beijing).

уже было не найти. Разработкой комплексных систем защиты растений от лугового мотылька в Китае занимаются давно при активном участии и методическом руководстве Института защиты растений Всекитайской академии сельскохозяйственных наук в Пекине. Учеными лаборатории мигрирующих насекомых этого Института подтверждена высокая эффективность для борьбы с вредителем светоловушек, питающихся от стационарных электрических сетей или работающих автономно на солнечных батареях. Ловушки излучают свет в диапазоне 320–400 нм и уничтожают насекомых при их контакте с сеткой, находящейся под высоким напряжением (2300 в). Одна такая ловушка, согласно информации от разработчика, обеспечивает защиту от лугового мотылька посева сельскохозяйственных растений на площади 3–4 га (Zhang et al., 2008).

Приведенный пример использования современных светоловушек для контроля численности лугового мотылька наглядно свидетельствует о чрезвычайно высоком потенциале их эффективности. Этот вывод подтверждается многими данными (Shimoda, Honda, 2013), в частности, подавлением ловушками с «черным светом» размножения 25 видов насекомых, обитавших на одном из островов архипелага Виргинских островов (Cantelo et al., 1974), или впечатляющими результатами борьбы с комплексом вредителей чая, полученными при испытаниях инсектицидных ламп в целом ряде провинций Китая (Liu et al., 2013). В то же время совершенно очевидно, что широкое применение инсектицидных светоловушек для проведения истребительных мероприятий нельзя рекомендовать к бесконтрольному применению (Hienton, 1974), разве что лишь изредка на участках, занятых особо ценными культурами. Поскольку вылов насекомых на свет лишен избирательности, своей отрицательной стороной он может

вызвать сверхвысокую смертность у нецелевых, в том числе полезных или охраняемых видов насекомых.

Необходимость обеспечения безопасности для безвредной энтомофауны во время использования световых ловушек не вызывает сомнений даже при организации мониторинга вредных насекомых. К примеру, в работе Е. И. Овсянниковой с соавт. (Овсянникова и др., 2020) сообщается о неудачном, по мнению авторов, опыте применения ими светодиодных ловушек в Ленинградской обл. Ловушками, установленными рядом с участками с сельскохозяйственными культурами, за сезон было собрано несколько десятков видов насекомых, однако в них попадали лишь единичные особи экономически значимых в регионе видов. С другой стороны, в литературе можно найти материалы, свидетельствующие о реальной возможности одновременного достижения обеих целей - и эффективного мониторинга целевого вредного объекта, и незначительного вылова нецелевых видов насекомых (Грушевая и др., 2019; Frolov et al., 2020; Gebreziher, Gebreziher, 2020; Pan et al., 2020). Известно, что ультрафиолетовая часть спектра не отражается, а сильно поглощается растительностью (Caldwell, 1981). Поэтому размещая светоловушку внутри массива сельскохозяйственной культуры, мы ограничиваем спектр привлекаемых видов насекомых лишь самыми многочисленными обитателями, т. е. вредителями культуры, на посеве или посадке которой проводится мониторинг. Так, при размещении светодиодных ловушек внутри посева кукурузы, посадки капусты и яблоневого сада (не ближе 15 м от края участка) подавляющее большинство отловленных насекомых относилось к целевым объектам мониторинга, соответственно кукурузному мотыльку O. nubilalis, капустной моли Plutella xylostella (L.) и яблонной плодожорке Cydia pomonella (L.). Особей нецелевых видов в ловушках обычно было так же мало, как и в ловушках с половыми феромонами (Фролов и др., 2021). В качестве другого решения проблемы защиты полезной энтомофауны при мониторинге крупных чешуекрылых было предложено автоматически отделять более мелких насекомых, свободно покидающих затем ловушку (Пачкин и др., 2020). Оба подхода имеют преимущества и недостатки и нуждаются в совершенствовании. При этом очевидно, что неизбирательность аттрактивности световых лучей для насекомых неизбежна и лишь в некоторой степени может быть скорректирована изменением спектрального состава или интенсивности излучения.

## БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ХИМИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ (СЕМИОХЕМИКИ)

Химический канал связи используется практически всеми живыми существами, обеспечивая функционирование биологических систем разного уровня сложности. На организменном уровне биологически активные вещества (БАВ) поддерживают гомеостаз внутренней среды и координацию ростовых и формообразовательных процессов, на популяционном уровне обеспечивают связь между полами и участвуют в регуляции плотности популяции, на уровне экосистем осуществляют функцию управления паразито-хозяинными, конкурентными и иными взаимоотношениями особей (Барбье, 1978; Остроумов, 1986; Harborne, 2001). Для насекомых химический канал очень важен, поскольку используется при поиске пищи, полового партнера, мест откладки яиц и для защиты от естественных врагов (Hallem et al., 2006).

Обонятельные хеморецепторы у насекомых представлены сенсиллами, изучение которых имеет долгую историю (Dethier, 1963; Boeckh et al., 1965; Елизаров, 1978; Klowden, 2013). Обонятельные сенсиллы располагаются преимущественно на ан-

теннах и на нижнечелюстных щупиках, где располагаются также вкусовые, механо-, гигро- и терморецепторы, а иногда и датчики углекислоты. Сенсорные образования представлены одной или несколькими специализированными рецепторными клетками (нейронами), обкладочными клетками и кутикулярным отделом разнообразной формы - встречаются трихоидные, базиконические, плакоидные и иной формы сенсиллы с тонкими, пронизывающими кутикулу порами, через которые молекулы стимула диффундируют, затем связываются в лимфе сенсиллы специализированными белками и транспортируются к рецептору, после возбуждения которого разлагаются эстеразами (Keil, 1999; Hansson; Stensmyr, 2011; Klowden, 2013; Suh et al., 2014, и др.). Недавние разработки в области геномики и молекулярной нейробиологии ольфакторной системы Drosophila melanogaster Meigen детализировали понимание ее структурно-функциональной организации (Lin et al., 2007; Laissue, Vosshall, 2008). Аксоны от обонятельных рецепторов обычно заканчиваются в обонятельных долях дейтоцеребрума, откуда информация передается по нервным путям в грибовидные тела или латеральные рога протоцеребрума для интеграции (Gruntman, Turner, 2013; Schultzhaus et al., 2017; Das Chakraborty, Sachse, 2021, и др.).

Обладающие информационной функцией летучие БАВ обычно называют аллелохемиками (Whittaker, Feeny, 1971) либо, чаще, семиохемиками (Regnier, 1971). По выполняемым функциям БАВ подразделяют на четыре группы: 1) феромоны, обеспечивающие внутривидовую коммуникацию (половые, пищевые, агрегационные, следовые, тревоги, территориальные метки и др.), 2) алломоны, обеспечивающие форму такой химической коммуникации, при которой основную выгоду получает продуцирующий их организм (антифиданты или репелленты, защищающие растение от фитофагов; аттрактанты, привлекающие энтомофагов к повреждаемым фитофагами растениям; аллелопатические вещества растений), 3) кайромоны — вещества межвидового химического взаимодействия, при котором выгоду получает воспринимающий их организм (пищевые аттрактанты для фитофагов или энтомофагов, способствующие нахождению хозяина или жертвы), и 4) синомоны, регулирующие межвидовые химические взаимодействия, при которых выгоду может получать как продуцирующий, так и воспринимающий их объект (Pickett et al., 1993).

Изучение воздействия БАВ на насекомых продолжается не меньше, чем наблюдения за лётом насекомых на свет, о чем свидетельствуют книга отца английского пчеловодства Ч. Батлера, изданная в Оксфорде в 1609 г. (Morse, Hooper, 1985), и эксперименты с Saturnia pyri (Denis et Schiff.), проведенные во второй половине XIX в. Ж.-А. Фабром, который обнаружил, что только что вышедшая из куколки самка способна привлечь десятки конспецифичных самцов на расстоянии в несколько километров. Истории исследований БАВ посвящено несколько публикаций, в частности, работы Д. Шнайдера (Schneider, 1999) и В. Хэнссона (Hansson, 2014). Современный этап развития химической экологии ведет отсчет со второй половины 50-х гг. XX века (Harborne, 2001; Witzgall et al., 2010), когда путем снятия электроантеннограммы была доказана обонятельная функция антенны тутового шелкопряда Bombyx mori (L.) (Schneider, 1957), А. Бутенандт с коллегами (Butenandt et al., 1959) достигли долгожданного успеха в расшифровке химической структуры полового феромона этого насекомого, П. Карлсон и М. Люшер (Karlson, Lusher, 1959) дали определение феромону как выделяемому в окружающую среду живым организмом веществу, вызывающему специфическую реакцию у особей того же биологического вида, а Дж. С. Фрэнкель (Fraenkel, 1959) опубликовал работу под говорящим названием: «Смысл существования вторичных растительных соединений: эти странные химические вещества возникли как средство защиты растений от насекомых, а теперь используются насекомыми для поиска пищи». 1970–1980-е гг. были отмечены широкомасштабными испытаниями феромонных продуктов, предназначенных для использования в защите растений (Reddy, Guerrero, 2010; Witzgall et al., 2010). В результате уже к 1990-м гг. были достигнуты впечатляющие успехи в управлении размножением доброго десятка вредных видов, таких как Pectinophora gossypiella (Saunders), Grapholita molesta (Busck), Keiferia lycopersicella (Walsingham), Epiphyas postvittana (Wlk.), Synanthedon tipuliformis (Clerck), Eupoecilia ambiguella (Hbn.), Lobesia botrana (Den. et Schiff.), Paralobesia viteana (Clemens), Argyrotaenia velutinana (Wlk.), Cydia pomonella и др. (Сагdé, Minks, 1995). С начала XX столетия удалось существенно расширить представления о механизмах восприятия запахов насекомыми, в том числе благодаря переходу исследований на геномный уровень (De Bruyne, Baker, 2008; Leal, 2013; Montagné et al., 2015; Fleischer et al., 2018; Cassau, Krieger, 2021).

Совершенно очевидно, что благодаря эффективности и безопасности для окружающей среды семиохемики представляют для защиты растений огромный интерес (Mitchell, 1980; Pickett et al., 1997; Буров, Новожилов, 2001; Сох, 2004; Smart et al., 2014). Наибольшей популярностью среди них пользуются феромоны, которые по характеру воздействия на мишень делятся на праймеры, вызывающие медленные фундаментальные физиологические изменения у особей-мишеней, и релизеры, стимулирующие немедленные и обратимые поведенческие реакции (Klowden, 2013). Как правило, праймеры используются общественными насекомыми для регулирования социальных взаимодействий. В жизни одиночных видов насекомых основное значение имеют релизеры – половые и агрегационные феромоны, которым посвящена общирная литература (Ando et al., 2004; Reddy, Guerrero, 2004, 2010; Магомедов и др., 2009; Wicker-Thomas, 2011; Лебедева и др., 2012, 2016; Рябчинская и др., 2015; Yew, Chung, 2015; Вендило, Лебедева, 2016; Пятнова и др., 2016; Рябчинская, Фролов, 2016; Stökl, Steiger, 2017; Brezolin et al., 2018; Ishikawa, 2020).

Половые феромоны обычно подразделяют на три категории: половые аттрактанты, которые привлекают особей противоположного пола; половые репелленты, отпугивающие особей того же пола, и антиферомоны, подавляющие восприятие реципиентом полового аттрактанта (Brown, 1977; Saad, Scott, 1981; Гричанов, Овсянникова, 2005; Лебедева и др., 2016, и др.). Помимо указанных, выделяют также категорию параферомонов — искусственно модифицированных аналогов природных молекул феромонов (Renou, Guerrero, 2000). Как правило, природные половые феромоны представляют собой многокомпонентные смеси соединений, каждое из которых участвует в выполнении специфической функции: основные компоненты привлекают насекомого с дальнего расстояния, а минорные отвечают за другие функции (остановку, приземление, ухаживание и копуляцию), что обеспечивает успешность полового контакта конспецифичных особей и поддержание межвидовой презиготической репродуктивной изоляции (Cardé, Baker, 1984; Linn, Roelofs, 1989; Howse et al., 1998; Allison, Cardé, 2016; Chen et al., 2018, и др.).

В многочисленных публикациях детально рассматриваются области применения синтетических половых аттрактантов (СПА) в защите растений, в том числе для 1) выявления карантинных объектов, раннего обнаружения и контроля за распространением адвентивных видов; 2) сигнализации о начале вылета и наблюдений за дина-

микой лёта местных вредных видов, надзора за их миграциями и кочевыми перемещениями; 3) сезонного прогноза численности вредителей и оценки экономического порога вредоносности; 4) определения сроков проведения истребительных мероприятий; 5) массового вылова, дезориентации, стерилизации, инфицирования или токсикации. Иными словами, СПА находят практическое применение в двух основных направлениях защиты растений – в качестве средства для получения информации о состоянии популяций вредителей и как инструмент для снижения их численности. Первое направление, а именно феромониторинг, нашло широкое применение для раннего обнаружения очагов размножения вредителей, в первую очередь карантинных, установления границ ареала и зон вредоносности, оценки плотности и для сезонного прогноза численности популяции при принятии решения о проведении защитных мероприятий, прогнозирования и оценки их эффективности. На уловистость СПА влияет множество факторов – погодные условия (температура и влажность воздуха, осадки, скорость ветра, освещенность), состояние популяции объекта (плотность, соотношение полов, активность), а также состав применяемой смеси (соотношение компонентов, их чистота, дозировка в препаративной форме), материал диспенсера, конструкция ловушек и технология их использования (схема размещения, частота обслуживания) (Webster et al., 1986; Филимонов, Богданова, 1988; Dent, Pawar, 1988; Mitchell et al., 1989; Kondo et al., 1993; Kehat et al., 1994; Гричанов, Овсянникова, 2005; Weinzierl et al., 2005; Witzgall et al., 2010; Prasannakumar et al., 2012; Rizvi et al., 2021, и др.). Неуклонно растущие требования к безопасности применяемых средств защиты растений ведут к всё более активному вовлечению в них феромонных продуктов и за рубежом (Howse et al., 1998; El-Sayed et al., 2006; Čokl, Millar, 2009; Cui, Zhu, 2016; Roge, 2021, и др.), и в России (Сазонов, 1988; Филимонов, Богданова, 1988; Яцынин, 1989; Пятнова, 2007; Войняк и др., 2009; Рябчинская и др., 2015; Вендило, Лебедева, 2016; Пятнова и др., 2016; Долженко, 2017). Повсюду эти продукты убедительно демонстрируют весь комплекс своих замечательных свойств – селективность действия, высокую эффективность, низкую токсичность, высокую летучесть и слабую персистентность.

Полагают, что грамотно проведенный мониторинг повышает экологичность истребительных мероприятий, сохраняет полезную энтомофауну, способствует повышению экономической эффективности защиты растений, на 30–100 % сокращая число химических обработок (Коваленков и др., 2000; Гричанов, Овсянникова, 2005; Лебедева и др., 2006, 2012, 2016; von Kröcher, Röhrig, 2007; Пятнова и др., 2016; Рябчинская, Фролов, 2016; Долженко, 2017; Cros et al., 2020; Dent, Binks, 2020, и др.). Обычно экономическая эффективность применения феромонов оценивается экспертным путем весьма приблизительно и лишь изредка она базируется на расчетах реальной экономической выгоды. Так, было подечитано, что долгосрочное использование феромонных ловушек для мониторинга цитрусовой плодожорки *Gymnandrosoma aurantianum* Lima в центральной и южной Бразилии обеспечивает поддержание уровня доходности в пределах 5–50 % (Bento et al., 2016).

В случае причинения вреда насекомыми на личиночной стадии основным и непременным условием эффективного мониторинга с помощью СПА должна быть статистически достоверная регрессионная зависимость между числом отловленных имаго и плотностью на растениях преимагинальных стадий дочернего поколения. Чаще всего она при проведении полевых исследований такая связь обнаруживается (Tingle, Mitchell, 1981; Baker et al., 1982; Ramaswamy et al., 1983; Allen et al., 1986; Evenden

et al., 1995; Coll et al., 2000; Nofemela, 2010; Rhainds et al., 2015; Carrière et al., 2017), однако не всегда и не везде, поскольку на эту зависимость влияет множество факторов, в том числе погодные условия, биологические свойства насекомого, его популяционная динамика, особенности хозяйственной деятельности, конструкция и размещение ловушек (Miluch et al., 2013; Mason, Isaacs, 2018). Так, детальный анализ характера связи между плотностями имаго хлопковой совки Helicoverpa armigera в феромонных ловушках и особей ее преимагинальных стадий на растениях показал, что она существенно варьирует в зависимости от погодных условий и фазы динамики численности вредителя (Гричанов, Овсянникова, 2005). Неудивительно поэтому, что разные авторы приходят к противоположным выводам относительно возможности использовать феромоны для сезонного прогноза динамики численности этого вида. Во многих публикациях сообщается, что плотность отловленных феромонными ловушками имаго хлопковой совки достоверно коррелирует с плотностью гусениц на растениях (Bourdouxhe, 1980; Izquierdo, 1996; Visalakshmi et al., 2000; Sonkar et al., 2012; Саранцева и др., 2014; Pal et al., 2014; Rawat et al., 2017), однако нередки указания либо на отсутствие такой связи (Kehat et al., 1982; Nyambo, 1989; Кравченко, 1991), либо на нестабильность ее проявления при разных условиях (Loganathan, Uthamasamy, 1998; Yadav et al., 2021).

В отношении другого вредного объекта – кукурузного мотылька Ostrinia nubilalis – противоположные мнения высказывались даже по поводу возможности применения феромонных ловушек для наблюдения за динамикой лёта имаго. Действительно, хотя очень многие исследователи отмечали, что СПА служат надежным средством учёта численности этого вредителя (Kalinová et al., 1994; Bartels et al., 1997; Reardon et al., 2006; Pélozuelo, Frérot, 2007; Войняк, Ковалев, 2010, Kárpáti et al., 2016; Фролов, Грушевая, 2017), слишком часто появлялись сообщения о ненадежности либо даже невозможности их применения для мониторинга (Stockel et al., 1984; Maini, Burgio, 1994; Keszthelyi, Lengyel, 2003; Rak Cizej, Persolja, 2013; Грушевая и др., 2015; Рябчинская, 2016). Хотя неудачи при использовании СПА для целей мониторинга могут быть разными, чаще всего первопричиной их является то обстоятельство, что аттрактивность СПА ограничена лишь самцами, прогностическая ценность которых существенно ниже, чем самок (Witzgall et al., 2010). Хотя установлено, что отдельным представителям чешуекрылых (в том числе из семейств Tortricidae, Noctuidae, Arctiidae, Cossidae, Sesiidae, Yponomeutidae и Pyralidae), жесткокрылых, реже – тараканов и двукрылых свойственно так называемое автоопределение (способность продуцирующих феромон самок ощущать его запах), их поведенческие реакции на феромон различны: в одних случаях феромон вызывает реакцию агрегации, а в других, наоборот, стимулирует расселение (Holdcraft et al., 2016). Поскольку проявление автоопределения у насекомых разнообразно, его необходимо должным образом изучить до того, как применять ловушки со СПА для мониторинга или управления численностью.

Вполне понятен поэтому интерес исследователей к семиохемикам растительного происхождения, проявляющим кайромонную активность в отношении растительноядных насекомых. Действительно, к настоящему времени накоплено множество данных, свидетельствующих о том, что фитофаги при выборе растения-хозяина в значительной степени руководствуются составом продуцируемых растением летучих соединений (Thorsteinson, 1960; Visser, 1986; Metcalf, Kogan, 1987; Renwick, Chew, 1994; Hui et al., 2004; Gordon-Weeks, Pickett, 2009; Reinecke, Hilker, 2014; Frérot et al., 2017; Ômura, 2018). Идентифицированы тысячи летучих БАВ – вторичных метаболитов рас-

тений, включая алканы, алкены, спирты, кетоны, альдегиды, эфиры, органические кислоты, которые определяют поведенческие реакции насекомых при поиске и выборе кормовых растений. Некоторые соединения образуются только после нанесения фитофагом повреждения, другие же продуцируются также интактными растениями, хотя и в меньших количествах (Dudareva et al., 2004, 2013; Knudsen et al., 2006; Laothawornkitkul et al., 2009). Эти соединения могут выполнять самые разные функции, в том числе обеспечивать защиту от фитофагов путем привлечения энтомофагов (Holopainen, Blande, 2013), поддерживая тем самым функционирование сложных тритрофных систем (Turlings, Erb, 2018). Более того, вторичные метаболиты растений, вероятно, играют важную роль и при формировании структуры экосистем (Kessler, Kalske, 2018). Таким образом, вполне закономерен интерес специалистов по защите растений к семиохемикам растительного происхождения с целью использования их для мониторинга вредных растительноядных видов и для управления их численностью (Smart et al., 2014; Reisenman et al., 2016; Blassioli-Moraes et al., 2019).

Действительно, в тех случаях, когда использование СПА не обеспечивает достаточно эффективного мониторинга вредного объекта, самым простым решением проблемы может стать добавление к СПА синтетического семиохемика с кайромонной функцией (СКФ), что способно существенно повысить надежность и прогностическую достоверность результатов наблюдений (Maini, Burgio, 1999; Deng et al., 2004; Reddy, Guerrero, 2004; Yang et al., 2004; Tasin et al., 2007; Mahroof, Phillips, 2008; Schmidt-Büsser et al., 2009, и др.). В случае же слишком низкой эффективности СПА мониторинг вредного объекта может быть осуществлен и при использовании СКФ в качестве приманки в чистом виде, конечно, при условии 1) высокого уровня его аттрактивности и 2) достаточно узкого спектра привлекаемых СКФ иных энтомологических объектов. Так, выделенный из рылец растений кукурузы фенилацетальдегид оказался весьма аттрактивным для широкого круга растительноядных насекомых, в том числе совок Helicoverpa armigera, Autographa gamma (L.), Trichoplusia ni (Hbn.) и Chrysodeixis includens (Walker), кукурузного мотылька Ostrinia nubilalis, пестрянки Cisseps fulvicollis (Hbn.), клопа-слепняка Lygus lineolaris (Palisot) и многих других видов насекомых (Cantelo, Jacobson, 1979a; Maini, Burgio, 1990; Burgio, Maini, 1994). В светоловушку попадало существенно больше насекомых при добавлении в качестве приманки фенилацетальдегида (Cantelo, Jacobson, 1979b). Это соединение неоднократно пытались использовать для мониторинга кукурузного мотылька, как основного вредителя кукурузы (Maini, Burgio, 1990, 1994; Pélozuelo, Frérot, 2007; Camerini et al., 2015), однако из-за низкой видоспецифичности привлекающего действия эти усилия успехом не увенчались. И только когда был обнаружен синергический по аттрактивности эффект для имаго кукурузного мотылька комбинации фенилацетальдегида с другим летучим семиохемиком 4-метокси-2-фенэтиловым спиртом, удалось получить эффективный СКФ (Molnár et al., 2015). Смесь указанных соединений под официальным коммерческим названием «bisex lure» («бисексуальная приманка») обеспечивала в 3-5 раз более высокую аттрактивность для имаго кукурузного мотылька в сравнении с традиционными СПА, причем самок привлекалось существенно больше, чем самцов (Tóth et al., 2016). Испытания этой приманки, проведенные в пяти странах Европы (Болгарии, Венгрии, Италии, Словении и Турции), показали отличные результаты: в 11 экспериментах из 13 число собранных в ловушки имаго кукурузного мотылька статистически достоверно превышало таковое в ловушках, снабженных СПА (Tóth et al., 2017). Проведенные на Северном Кавказе и в Воронежской обл. испытания этого препарата полностью подтвердили его высокую эффективность (Фролов и др., 2020а). При этом оказалось, что данная смесь семиохемиков не лишена недостатков: когда ловушки с ней были размещены рядом с полем гречихи, в них в массе стали попадать шмели, а не бабочки вредителя (рис. 2). Производитель этой приманки в сопроводительной инструкции предупреждает, что снабженные ею ловушки ни в коем случае нельзя размещать вблизи пчелиных ульев. Такая рекомендация с биологической точки зрения вполне понятна, поскольку пчелы активно собирают пыльцу с цветущих метелок кукурузы и, возможно, ориентируются при этом на запах летучих БАВ. Но предвидеть, что шмели также будут привлекаться бисексуальной приманкой, вряд ли было возможно, ведь они не собирают пыльцу кукурузы. Приведенный пример ясно показывает, что диапазон видоспецифичности аттрактивного действия у СКФ для растительноядных насекомых в целом гораздо шире, чем у СПА, что делает СКФ потенциально намного более опасным для нецелевой энтомофауны (Murali-Baskaran et al., 2018). Эту особенность аттрактивного эффекта СКФ следует учитывать даже при использовании его для мониторинга, не говоря уже о применении в качестве средства борьбы.

Как выше уже отмечалось, помимо использования для феромониторинга БАВ находят применение также для управления численностью вредных насекомых. Среди известных способов использования БАВ в качестве средств борьбы прямого действия выделяют 1) массовый вылов насекомых обоих полов, 2) создание «самцового вакуума» путем массового вылова самцов, 3) дезориентацию самцов, которые становятся неспособными найти конспецифичных самок в условиях насыщения испарениями СПА воздуха в местообитаниях насекомых. Направления непрямого действия



Рис. 2. Контейнер конической ловушки, снабженной приманкой bisex lure, с пойманными в течение трех дней шмелями. Ловушка была установлена вблизи посева гречихи по предшественнику кукуруза на зерно, окр. с. Чураево Белгородской обл., 2019 г. (Фролов и др., 2021).

включают применение СПА в комплексе с другими средствами защиты растений, в том числе хемостерилянтами и энтомопатогенными микроорганизмами.

Из перечисленных направлений раньше остальных начали применять массовый вылов феромонными ловушками особей вредных видов (Емельянов, Булыгинская, 1999; El-Sayed et al., 2006; Savoldelli, Trematerra, 2011; Suckling et al., 2015), поскольку при прочих равных условиях он способен обеспечивать более значительное снижение численности в сравнении с методом дезориентации, ведь нарушение процесса спаривания лишь задерживает, но не отменяет поиск полового партнера, тогда как массовый отлов его полностью предотвращает (Byers, 2012). Однако технология нарушения спаривания разработана намного основательнее и, соответственно, гораздо чаще используется в качестве приема прямой борьбы с вредителями (Lance et al., 2016).

Применение технологии массового отлова зависит от целого ряда условий: 1) СПА должен быть высоко аттрактивным, 2) эффективность выше при низкой начальной численности объекта и ограниченности потоков иммигрантов, 3) воздействие на численность намного сильнее при использования аттрактанта, привлекающего не столько самцов, сколько самок, т. е. агрегационного феромона, 4) эффект более высок в случае долгоживущих и медленно размножающихся объектов, 5) результативность определяется конструкцией ловушек и технологией их размещения, 6) экономический эффект в решающей степени зависит от стоимости феромонного продукта, ловушек и ручного труда, необходимого для их установки. В том случае, когда феромонные ловушки отлавливают лишь самцов, в популяции вредителя ожидается возникновение так называемого эффекта самцового вакуума, в результате которого значительная, если не основная, часть самок окажется неспособной оставить потомство. И хотя чтобы получить экономически приемлемый эффект обычно требуется отловить не менее 80-95 % самцов в популяции (Hegazi et al., 2009), имеется немало примеров успешного использования метода массового отлова для подавления размножения вредных видов. Среди последних прежде всего следует упомянуть вредителей сада и древесных насаждений (чешуекрылых, короедов, пальмовых долгоносиков), а также вредителей запасов (Madsen, Carty, 1979; Trematerra, 1997; Schlyter et al., 2001; Cork et al., 2003; El-Sayed et al., 2006; Hegazi et al., 2009; Larraín et al., 2009; Savoldelli, Trematerra, 2011; Byers, 2012; Suckling et al., 2015).

Однако наиболее востребованным способом применения СПА в защите растений стал метод дезориентации самцов вредного вида, теряющих способность найти конспецифичных самок на участке, воздушное пространство которого насыщено парами препарата (Taschenberg, Roelofs, 1978; Cardé, Minks, 1995; Witzgall et al., 2008; Benelli et al., 2019, и др.). Для достижения эффекта дезориентации используют разные методы внесения феромонного продукта, в том числе вручную, в виде микрокапсул, полых волокон, или специальных диспенсеров, обеспечивающих высокий и продолжительный уровень эмиссии СПА (Welter et al., 2005). Максимальной эффективностью характеризуются диспенсеры, выделяющие феромон с постоянной скоростью, дешевые в производстве и простые в использовании, полностью разлагающиеся по истечении срока действия (Hummel et al., 2013). Метод дезориентации характеризуется весьма высоким уровнем технологичности, что обеспечивает геометрический рост площадей сельскохозяйственных культур, защищаемых от вредных насекомых с его помощью (Witzgall et al., 2010; Ioriatti, Lucchi, 2016). Наиболее успешные примеры подавления размножения вредителей с помощью метода дезориентации, достигнутые

в отношении непарного шелкопряда Lymantria dispar (L.), яблонной плодожорки Cydia pomonella, гроздевой листовертки Lobesia botrana (Denis et Schiffermüller), восточной плодожорки Grapholita molesta, изюмной моли Cadra cautella (Walker), мельничной огневки Ephestia kuehniella Zeller, индийской мучной моли Plodia interpunctella (Hbn.) и древоточца Cossus insularis (Staudinger), рассмотрены в недавнем обзоре С. Ризви с соавт. (Rizvi et al., 2021). О положительных результатах использования метода дезориентации сообщается также в публикациях отечественных авторов (Вендило и др., 2009; Лебедева и др., 2012; Пятнова и др., 2013; Долженко и др., 2018; Юрченко, 2019; Кулакова и др., 2022, и др.). В настоящее время, безусловно, наиболее широко в мире метод дезориентации применяется против яблонной плодожорки (Witzgall et al., 2008). В Российской Федерации против этого вредителя официально разрешены к применению препараты Шин-Етсу МД СТТ, д (Шин-Етсу Кемикал Ко.) и Бриз (БАСФ СЕ). Диспенсеры, содержащие кодлемон (СПА яблонной плодожорки), развешиваются в саду в количестве 500 шт. на 1 га перед началом лёта имаго перезимовавшего поколения (Государственный каталог..., 2022). Технология дезориентации продолжает бурно развиваться и в ближайшем будущем можно ожидать новых достижений в этом направлении (Miller, Gut, 2015; Rizvi et al., 2021), в том числе благодаря удешевлению феромонных продуктов, которые планируется получать с использованием биотехнологических способов синтеза (Holkenbrink et al., 2020; Petkevicius et al., 2020).

Для достижения высокого защитного эффекта при использовании метода дезориентации требуется знание природы механизмов, нарушающих в популяции вредителя процесс спаривания (Suckling et al., 2018). Эти механизмы могут действовать не только конкурентным, но и неконкурентным образом (Miller et al., 2006a), что встречается гораздо реже (Miller et al., 2006b). Защищаемая территория должна быть максимально изолирована от иммиграционных залетов оплодотворенных самок вредителя. В противном случае эффективность мероприятия может оказаться гораздо ниже ожидаемой. И, наконец, необходимо иметь в виду ненулевую вероятность развития резистентности вредителя к СПА, например, за счет повышения эмиссии феромона самками и роста порога реакции самцов, а также изменений в составе феромона в ряду последовательных поколений (Шамшев, Гричанов, 2008). Первый тревожный сигнал о высоком микроэволюционном потенциале насекомого, способном обеспечить размножение в условиях применения средств дезориентации, был получен в отношении хлопковой моли Pectinophora gossypiella (Evenden, Haynes, 2001), а затем и зерновой моли Plodia interpunctella (Svensson et al., 2002). Первый случай выработки резистентности к средствам дезориентации был обнаружен в Японии для чайной листовертки Adoxophyes honmai Yasuda (Mochizuki et al., 2008). Используемый в качестве средства дезориентации этого насекомого (Z)-11-тетрадеценилацетат в первые четыре года предотвращал спаривания бабочек на 96 %, однако через 14-16 лет эффект снизился до 50 % (Mochizuki et al., 2002). Реакция самцов устойчивой популяции на компоненты полового феромона отличалась от реакции самцов дикого типа; в частности, они привлекались приманками со значительно измененным соотношением компонентов (Tabata et al., 2007).

Таким образом, несмотря на очевидные достоинства и неплохие перспективы, применение СПА в качестве средства управления численностью (массовый отлов или дезориентация самцов) имеет немало ограничений. Поэтому дальнейшее его развитие направлено на усиление эффектов, вызываемых БАВ, благодаря комбинированию с другими защитными средствами. Одним из таких комбинированных подходов в

борьбе с вредными объектами стало совместное использование СПА с хемостерилянтами, т. е. автостерилизация (Булыгинская и др., 1987). Хотя работы в этом русле продолжаются (Cristman et al., 2017), перспективы практического применения такого подхода представляются довольно ограниченными.

Более многообещающим для защиты растений представляется совместное применение семиохемиков с агентами биологического метода (Sharma et al., 2019). Суть подхода, получившего название автодиссеминации, состоит в том, что сначала имаго вредного насекомого привлекаются в ловушки с аттрактантом, где заражаются патогенными микроорганизмами, которые затем распространяются в популяции вредителя инфицированными особями. Потенциальная эффективность применения такого подхода безусловно выше, чем от массового вылова, поскольку даже не посещавшие ловушек особи будут погибать от распространившихся в популяции вредителя энтомопатогенов (Vega et al., 2000; Reddy, Guerrero, 2010). В качестве агентов автодиссеминации обычно предлагается использовать энтомопатогенные грибы *Beauveria bassiana* (Balsamo-Crivelli) и *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) (Gutiérrez-Cárdenas et al., 2019; Akutse et al., 2020; Mkiga et al., 2021; Zekeya et al., 2022), реже — нематод (Пушня и др., 2021), простейших (Shapas et al., 1977) или вирусы (Jackson et al., 1992).

Наиболее перспективным направлением применения летучих семиохемиков (в том числе феромонов) для управления численностью вредных насекомых в настоящее время считается так называемая стратегия «Push-Pull» («отталкивание-притягивание») (Кhan, Pickett, 2008; Reddy, Guerrero, 2010; Eigenbrode et al., 2016), которую все чаще рассматривают в качестве альтернативы химическим инсектицидам. Данная стратегия предусматривает одновременное использование репеллентов для отпугивания вредителя от находящихся под защитой участков («отталкивание») и аттрактантов, привлекающих его в другие местообитания («притягивание»). Использование данной стратегии требует глубокого знания экологических особенностей вредного объекта, химизма защищаемой культуры и роли БАВ в регуляции экосистемных процессов (Cook et al., 2007).

### СОВМЕСТНОЕ ДЕЙСТВИЕ СВЕТОВОГО И ХИМИЧЕСКОГО СИГНАЛОВ

Необычайное разнообразие и широчайший диапазон экологических ниш, занимаемых насекомыми (Stork, 2018), - следствие исключительной удачности их «конструкции», созданной природой (Чернышев, 1996), которую отличают, в частности, высокоорганизованные сенсорная и нейромоторная системы, более сопоставимые с таковыми позвоночных животных, чем с системами других беспозвоночных (Gullan, Cranston, 2014). Работы К. фон Фриша с цветным зрением и химическими чувствами насекомых на примере медоносной пчелы Apis mellifera L. открыли окно в отличный от человеческого мир восприятий. Однако дальнейшее изучение зрительной и обонятельной систем насекомых долгое время развивалось по двум продуктивным, но независимым траекториям, оставляя по большей части незатронутыми вопросы о том, каким образом насекомые руководствуются обеими этими чувствами согласованно (Leonard, Masek, 2014). Поэтому В. Б. Уиглесворс (Wigglesworth, 1934) был совершенно прав, указав в заключении к своей эпохальной книге «Физиология насекомых», что хотя насекомые достигают своих целей при помощи бесконечного разнообразия чувственных восприятий, механизмы, благодаря которым обеспечивается цельность их поведения, все еще совершенно ускользают от физиологического анализа. Очевидно, что нервная система насекомых построена таким образом, чтобы не только выполнять мгновенные действия, не требующие контроля со стороны головного мозга (Burdohan, Comer, 1996), но и совершать сложные поведенческие акты, в том числе с использованием предшествующего опыта. Такая организация, названная децентрализованной, предполагает, что в одних случаях быстрые решения могут приниматься лишь на основе получения нервными узлами унимодальной сенсорной информации, тогда как в других требуется серьезный анализ мультимодальной информации, который осуществляется высшими мозговыми центрами (Wessnitzer, Webb, 2006).

Мультимодальные механизмы обработки информации все еще слабо изучены (Thiagarajan, Sachse, 2022), и интерес к вопросам интеграции сложных комбинаций сигналов, воспринимаемых сенсорными системами насекомых, неуклонно растет. Так, с использованием разных модельных объектов, в том числе представителей перепончатокрылых, двукрылых, чешуекрылых, жесткокрылых, прямокрылых и других отрядов была показана важность одновременного анализа поступающей из независимых источников сенсорной информации как условия для эффективного контроля поведения. Было установлено, что при поиске источника пищи самка кровососущего комара Aedes aegypti (L.) использует сенсорную информацию, поступающую по нескольким каналам – визуальному, тепловому и обонятельному (McMeniman et al., 2014). У Drosophila melanogaster инициирование пищевого поведения обеспечивается информацией, получаемой по трем независимым сенсорным каналам – от вкусовых, обонятельных и механорецепторов (Oh et al., 2021), а табачный бражник Manduca sexta при выборе подходящих для питания цветков растений руководствуется как ольфакторными, так и визуальными сигналами, причем пищевое поведение активизируется лишь при рецепции комплементарных сигналов, приходящих по каналам обеих сенсорных систем (Raguso, Willis, 2002; Balkenius et al., 2009). Накоплено очень много данных, свидетельствующих о том, что поведение насекомых при выборе растений базируется на сложной совокупности сенсорных сигналов – визуальных, обонятельных, а также тактильных и вкусовых, причем их взаимодействия играют, очевидно, определяющую роль в принятии насекомым решения о соответствии растения его потребностям. В частности, получено множество подтверждений важности интеграции зрительных и ольфакторных стимулов у антофильных видов насекомых, включая классических опылителей, при выборе цветков растений для посещения (Kevan, Baker 1983; Kunze, Gumbert, 2001; Raguso, Willis, 2002; Leonard et al., 2011; Tang et al., 2013; Kantsa et al., 2017; Balamurali et al., 2020; Barragán-Fonseca et al., 2020). Для растительноядных насекомых собрано немало данных, указывающих на важную роль взаимодействий визуальных, обонятельных и иных стимулов, определяющих выбор пригодных видов растений-хозяев (Tuttle et al., 1988; Björklund et al., 2005; Blackmer, Cañas, 2005; Campbell, Borden, 2006a, 2006b, 2009; Brévault, Quilici, 2010; Otálora-Luna et al., 2013; Lyu et al., 2015; Kerr et al., 2017; Schröder et al., 2017; Park et al., 2018, 2019). При изучении поведения общественных насекомых (медоносной пчелы и муравьев) установлена их способность не только к простым действиям на основе стимулов, связанных с добыванием пищи, но и к сложным когнитивным операциям, таким как концентрация, прогнозирование и планирование (Dornhaus, Franks, 2008; Menzel, 2012), причем и в этих случаях также была доказана высокая эффективность обучения с использованием бимодальных (обонятельного и визуального) стимулов. Таким образом, есть все основания полагать, что сверхаддитивный, т. е. синергический эффект (Latash, 2008) при взаимодействии зрительного и

ольфакторного сигналов обеспечивается мультимодальной интеграцией сенсорной информации в высших центрах головного мозга насекомого (Thiagarajan, Sachse, 2022). Соответственно, не вызывает сомнения перспективность глубокого изучения когнитивных способностей насекомых, включая структурно-функциональную организацию работы их мозга (Чайка, 2015).

Исследования сенсорных систем насекомых очень важны для прикладной энтомологии (Тыщенко, 1986). Так, например, хорошо известно, что насекомые по-разному привлекаются в снабженные одним и тем же аттрактантом ловушки разного цвета, и учитывая это обстоятельство можно существенно повысить их эффективность (Smart et al., 1997; Alyokhin et al., 2000; Campbell, Borden, 2006a; Mizell et al., 2007; Vuts et al., 2012; Arnold et al., 2016; Karmakar et al., 2018; Murtaza et al., 2019, и др.).

В настоящее время при проведении мониторинга вредных объектов широко используются ловушки, снабженные летучими семиохемиками (главным образом СПА), к неоспоримым достоинствам которых относятся избирательность привлекающего действия, легкость установки, мобильность и низкая стоимость (Srivastava, Srivastava, 1989, Соссо et al., 2012, и др.). Опубликовано также немало данных, свидетельствующих о том, что феромонные ловушки способны обеспечивать большую, чем у световых ловушек, эффективность отлова, особенно при низкой плотности объекта мониторинга, однако на их уловистость могут существенно повлиять условия, в которых используются ловушки (Bucher, Bracken, 1979; Ho, Reddy, 1983; Delisle et al., 1998; Landolt et al., 2011, и др.). Много и работ, в которых сообщается, что световые ловушки, наоборот, обеспечивают большие объемы вылова целевых объектов мониторинга в сравнении с феромонными (Ho, Reddy, 1983; Nyambo, 1988; Cocco et al., 2012; Frolov et al., 2020, и др.). Из-за неизбирательности в отношении привлекаемых видов насекомых использование световых ловушек, как правило, более трудоемко (требуется провести таксономическую диагностику отловленного материала) и потенциально более опасно для окружающей среды из-за возможности нанесения ущерба полезной энтомофауне. Существенное преимущество световых ловушек – привлечение ими особей обоих полов, и нередко они точнее сигнализируют о начале лёта и прохождении его пика. Есть немало свидетельств и тому, что феромонные и световые ловушки в равной степени позволяют выявлять тренды динамики численности объектов мониторинга (Hendricks et al., 1973; Roach, 1975; Fletcher-Howell et al., 1983; Wilson, Bauer, 1986; Nyambo, 1988; Srivastava, Srivastava, 1989; Campbell et al., 1992; van Rensburg, 1992; Bartels et al., 1999; Östrand et al., 2007; Baker et al., 2011; Bereś, 2012; Соссо et al., 2012; Грушевая и др., 2019, и др.). Тем не менее, можно встретить утверждения, что пик отлова самцов в феромонные ловушки наступает лишь после того, как численность самок в популяции к концу лёта сильно снизится и они начнут проигрывать синтетическому феромону в приманивании самцов (Witzgall et al., 2010). Кроме того, основной недостаток многих снабженных СПА ловушек состоит в том, что они способны отлавливать лишь самцов, но не самок вредителя. По этой причине результаты отлова ловушками могут давать смещенные, с невысокой достоверностью оценки численности объекта мониторинга (Ramsden et al., 2017) и даже более того, выдавать ложную информацию о его состоянии. Поэтому при мониторинге вредного насекомого всегда имеет смысл одновременно использовать как световые, так и феромонные ловушки.

Для подтверждения последнего тезиса рассмотрим северные очаги массового размножения кукурузного мотылька Ostrinia nubilalis в Белоруссии и Центральном Черноземье Российской Федерации, которые сформировались после того, как здесь стали активно выращивать кукурузу для получения зерна. Любопытно, что установленные на посевах этой культуры ловушки со стандартными СПА слабо или даже вообще не привлекали самцов местных популяций вредителя (Грушевая и др., 2015). До этого считалось, что репродуктивное поведение кукурузного мотылька изучено до мельчайших подробностей. Так, результатами многочисленных наблюдений в США было установлено, что перед спариванием имаго обоих полов перелетают из мест зимовки на посевы кормовых растений, прежде всего кукурузы, где концентрируются на прилегающих к посевам участках с невысокой густой растительностью (Showers et al., 1976; DeRozari et al., 1977; Sappington, Showers, 1983, и др.). В этих местах бабочки и спариваются, причем после посещения посева для откладки яиц многие самки возвращаются в них и повторно спариваются, а вот самцы чаще остаются в этих агрегациях (Sappington, Showers, 1983). На Северном Кавказе имаго вредителя перезимовавшего поколения ведут себя сходно: бабочки из мест зимовки перелетают в места агрегаций, которые располагаются рядом с посевами кукурузы, покрыты невысокой густой растительностью и, как правило, примыкают к лесным полосам (Фролов, Тришкин, 1992; Фролов и др., 1996). В литературе, правда, можно найти единичные упоминания и о принципиально ином репродуктивном поведении насекомых перезимовавшего поколения. По наблюдениям в Швейцарии, подавляющее большинство бабочек спаривается в местах перезимовки или неподалеку от них, так что на поиск растения-хозяина для откладки яиц вылетают уже оплодотворенные самки, тогда как большая часть самцов остает в местах отрождения (Cordillot, Duelli, 1989). На эти сведения, к сожалению, особого внимания не обратили, и о том, что популяции вредителя делятся на две группы по репродуктивным тактикам имаго, стало ясно лишь когда пришлось разбираться с причинами низкой эффективности ловушек со СПА в Белоруссии и Центрально-Черноземном районе РФ. Цикл исследований с использованием газовой и хромато-масс-спектрометрии экстрактов абдоминальных желез самок, молекулярно-генетического анализа и снятия электроантеннограмм у самцов доказал принадлежность особей кукурузного мотылька из северных очагов вредоносности к широко распространенной стандартной феромонной Z-расе вредителя. Таким образом, низкая эффективность феромонных ловушек не была обусловлена возможной специфичностью состава полового феромона, тем более что самцы в массе привлекались ловушками со СПА на полях, непосредственно примыкающих к участкам, где кукурузу выращивали в прошлом году. Когда же расстояние между источником расселения имаго вредителя после зимовки, т. е. полем, где в предыдущем году выращивали кукурузу на зерно, и посевом кукурузы текущего года превышало 1.5 км, самцы если и попадали в феромонные ловушки, то в совсем небольшом количестве, а растения, тем не менее, оказывались поврежденными, что говорит о том, что оплодотворенные самки туда прилетали (Фролов, Рябчинская, 2018; Фролов и др., 2021). Известно, что большинство бабочек кукурузного мотылька в течение жизни перемещается на довольно короткие расстояния (Sappington, 2018), однако только сейчас стало понятно, что лётная активность самцов и самок в разных популяциях существенно различается в зависимости от того, какая репродуктивная тактика имаго доминирует: 1) «расселение перед спариванием» (США и юг России) или 2) «расселение после спаривания» (Швейцария, Белоруссия и Центрально-Черноземный район РФ). Вполне очевидно, что эффективность мониторинга численности вредителя с использованием ловушек со СПА

будет совершенно разной в зависимости от популяционных особенностей насекомых. В том случае, когда имаго в популяции используют репродуктивную тактику «расселение перед спариванием», ловушки со СПА окажутся высокоэффективными, а вот в случае следования насекомыми тактике «расселение после спаривания» применение ловушек со СПА будет малоэффективным или вообще бесполезным. Хотя о причинах, вызвавших формирование альтернативных репродуктивных тактик, пока можно лишь догадываться, наиболее вероятно, что своеобразие поведенческих ритуалов было инициировано спецификой распространенности кормовых растений вредителя в ареале (Фролов и др., 2021). Проблема же неэффективного мониторинга решается в любом случае просто: в ловушки следует помещать приманки, привлекательные для самок вредителя. Поэтому вполне ожидаемо снабженные СКФ или светодиодными УФ излучателями как клеевые типа Дельта, так и контейнерного типа ловушки успешно прошли полевые испытания, показав высокую эффективность, причем не только в новых, но и в традиционных очагах вредоносности кукурузного мотылька. Важно отметить при этом, что максимальную аттрактивность продемонстрировали ловушки, в которых одновременно были использованы светодиодные излучатели и СКФ (Фролов и др., 2021).

Сказанное означает, что ловушки на основе комбинации специфичного для привлечения целевого объекта семиохемика и неспецифичного светового сигнала представляют немалый интерес для защиты растений от вредителей. Совместное применение этих приманок позволяет рассчитывать на 1) существенное повышение достоверности регрессионной зависимости «родители-потомки», как основы прогностических моделей мониторинга, и 2) значительное снижение трудозатрат на массовый вылов благодаря сокращению необходимого числа ловушек. С середины ХХ в. исследователи предпринимали неоднократные попытки повысить уловистость световых ловушек путем их комбинирования с теми или иными запаховыми приманками, и порой положительный эффект достигался даже при помещении в специальную камеру внутри световой ловушки виргинных самок, например, в борьбе против табачного бражника Manduca sexta на одном из Виргинских островов и совки Trichoplusia ni во Флориде, о чем сообщал в своем обзоре Г. Н. Горностаев (1984). Исключительно высокая эффективность такой комбинации, позволявшей успешно применять светоферомонные ловушки не только для учета численности, но и в качестве возможного средства борьбы с вредным объектом, дала Г. Н. Горностаеву (1984) основания для предположения, что «будущее истребительного направления за светоферомонными ловушками», однако эта мысль не получила дальнейшего развития.

Известно, что совместное применение световых и феромонных ловушек оказывается полезным как при проведении защитных мероприятий (Gentry et al., 1971; Gentry, Davis, 1973; Debolt et al., 1979), так и для мониторинга вредных объектов, поскольку информация, получаемая от ловушек разных конструкций, позволяет своевременно выявлять и корректировать возможные смещения оценок численности объектов, которые время от времени возникают (Delisle et al., 1998; Pan et al., 2015; Rice et al., 2017; Rhainds et al., 2019), и, соответственно, разрабатывать более взвешенные прогнозы. Важно подчеркнуть, что часто, хотя и не всегда (Hathaway, 1981; Sambaraju, Phillips, 2008), совместное применение светового излучения и семиохимиков вызывает сверхаддитивный прирост отлова насекомых из разных групп как с полным, так и с неполным метаморфозом (Gentry et al., 1971; Gentry, Davis, 1973; Duehl et al., 2011; McQuate, 2014; Miyatake et al., 2016; Otieno et al., 2018; da Silva et al., 2019).

Описано множество самых разнообразных конструкций ловушек, в которых используются различные принципы привлечения и фиксации материала (Muirhead-Thomson, 1991; Weinzierl et al., 2005; Epsky et al., 2008; Holguin et al., 2010; Голуб и др., 2012; Sheikh et al., 2016, и др.), однако, как правило, конструкция каждой ловушки предполагает использование лишь одного модуля аттракции из числа возможных, т. е., либо излучающий свет блок, либо испускающую летучие БАВ емкость. Исключений, когда в ловушке предусмотрено одновременное участие в аттракции различных по принципам привлекающего действия модулей, немного (см., например, McQuate, 2014; Miyatake et al., 2016; Rice et al., 2017). Среди них следует особо выделить светоферомонную ловушку (Фролов и др., 2020б), представляющую собой усовершенствованную конструкцию ловушки Bucket Funnel Trap (Nightingale, 1983) благодаря установке рядом с контейнером для феромонного продукта излучающего ультрафиолет светодиодного блока. Оригинальная конструкция этой воронкообразной ловушки контейнерного типа была разработана компанией International Pheromone Systems Ltd (United Kingdom) еще в конце 70-х гг. XX века и с тех пор на протяжении многих десятилетий Bucket Funnel Trap остается весьма популярной (Epsky et al., 2008). Количество работ, выполненных с ее использованием в новом тысячелетии (Jayasinghe et al., 2006; Guerrero et al., 2014; Cardé et al., 2018; Whitfield et al., 2019; Быковская и др., 2020, и др.), продолжает расти в сравнении с 80-90-ми гг. прошлого века (Albert et al., 1984; Voerman et al., 1984; van Rensburg, 1992). Испытания созданной на основе Bucket Funnel Trap светоферомонной ловушки показали, что комбинация СКФ и ультрафиолетового излучения нередко вызывает синергический прирост уловистости для чешуекрылых, в том числе кукурузного мотылька O. nubilalis и яблонной плодожорки C. pomonella (Фролов и др., 2021), поэтому перспективы использования таких ловушек для мониторинга вредных насекомых весьма широкие.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансировании Российским научным фондом (проект № 22-26-00199).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев С. В., Мартенс Б. К., Молчанова В. А. 1970. Электроуловители в исследованиях по защите растений от вредных насекомых. Энтомологическое обозрение **49** (2): 484–495.
- Барбье М. 1978. Введение в химическую экологию. М.: Мир, 229 с.
- Булыгинская М. А., Войняк В. И., Брадовский В. А. 1987. Стерилизация природных популяций вредных чешуекрылых путем совместного применения феромонов и хемостерилянтов. Информационный бюллетень ВПС МОББ (20): 75–81.
- Буров В. Н., Новожилов К. В. 2001. Семиохемики в защите растений от сельскохозяйственных вредителей. Трулы Русского энтомологического общества 72: 3–15.
- Быковская А. В., Трепашко Л. И., Самонов А. С. 2020. Мониторинг имаго стеблевого кукурузного мотылька с использованием смеси фенилацетальдегида и 4-метоксифенилового спирта в Беларуси. В кн.: Защита растений. Сборник научных трудов Республиканского научного дочернего унитарного предприятия «Институт защиты растений». Выпуск 44. Минек: Колорград, с. 150–161.
- Вендило Н. В., Лебедева К. В. 2016. Применение феромонных препаратов в лесном хозяйстве. Защита и карантин растений **5**: 43–45.
  - https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25958564
- Вендило Н. В., Плетнев В. А., Лебедева К. В. 2009. Применение феромонов для защиты плодовых садов от вредных насекомых. Агрохимия 8: 72–84.
- Возмилов А. Г., Дюрягин А. Ю., Суринский Д. О. 2011. Светоловушки для проведения мониторинга численности и фазы развития насекомых–вредителей. Достижения науки и техники АПК 7: 76–78.

- Войняк В. И., Ковалев Б. Г. 2010. Эффективность половых феромонов вредителей кукурузы. Защита и карантин растений 7: 25–26.
- Войняк В., Брадовский В., Батко М., Настасе Т. 2009. Итоги и перспективы применения БАВ в системах интегрированной защиты растений. Protecția plantelor realizări și perspective **40**: 212–217.
- Газалов В. С. 2000. Электрооптическая защита садов от насекомых-вредителей. Диссертация на соискание ученой степени доктора технических наук. Зерноград: Азово-Черноморская государственная агроинжерная академия, 323 с.
- Газалов В. С., Беленов В. Н., Евдокимов А. Ю. 2013. Компоновка светодиодных излучателей установок защиты растений с учетом аддитивности компонентов цвета. Вестник АПК Ставрополья 2: 101–105.
- Голуб В. Б., Цуриков М. Н., Прокин А. А. 2012. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М.: Товарищество научных изданий КМК, 339 с.
- Гончаров Н. Р. 2010 Развитие инновационных процессов в защите растений. Защита и карантин растений 4: 4-8
- Горностаев Г. Н. 1961. Конструкции ловушек с источниками света для ночных сборов насекомых. Вестник Московского университета 4: 51–57.
- Горностаев Г. Н. 1984. Введение в этологию насекомых-фотоксенов (лёт насекомых на искусственные источники света). В кн.: В. И. Тобиас (ред.). Этология насекомых. Л.: Наука, с. 101–167 (Труды Всесоюзного энтомологического общества, т. 66).
- Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации, Часть І. Пестициды. 2022. М.: Министерство сельского хозяйства Российской Федерации (Минсельхоз России), 839 с.
  - [URL: https://mcx.gov.ru/upload/iblock/34c/bgmi1os2l367s1r3275yroksqx27xrqa.zip]
- Гричанов И. Я., Овсянникова Е. И. 2005. Феромоны для фитосанитарного мониторинга вредных чешуекрылых насекомых. Приложения к журналу Вестник защиты растений. Серия 5. СПб.—Пушкин: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений РАСХН, 244 с.
- Грушевая И. В., Конончук А. Г., Малыш С. М., Мильцын А. А., Фролов А. Н. 2019. Светодиодная ловушка для мониторинга кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis*: результаты испытания в Краснодарском крае. Вестник защиты растений **4** (102): 49–54. https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-4-102-49-54
- Грушевая И. В., Фролов А. Н., Рябчинская Т. А., Трепашко Л. И., Быковская А. В. 2015. Новые очаги массовых размножений кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* в Беларуси и России: тревожный вызов устоявшимся знаниям о вредителе. В кн.: О. И. Бородин, В. А. Цинкевич (ред.). Современные проблемы энтомологии Восточной Европы. Материалы I Международной научно-практической конференции. Минск: Экоперспектива, с. 93–97.
- Долженко В. И., Буркова Л. А., Долженко Т. В. 2018. Применение синтетического полового феромона Шин-Етсу МД СТТ, Д. Защита и карантин растений **5**: 23–24. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=34859159
- Долженко Т. В. 2017. Биологизация и экологическая оптимизация ассортимента средств защиты сельскохозяйственных культур от вредителей. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.–Пушкин: Санкт-Петербургский государственный аграрный университет,
- Дубинин Д. М. [Интернет-документ]. 2022. Световая ловушка для насекомых. Добролов ООО «Кафедра дезинфекционного дела».
  - [URL: https://dobrolov.com/info/news/svetovaya-lovushka-dlya-nasekomykh/]
- Елизаров Ю. А. 1978. Хеморецепция насекомых. М.: Издательство МГУ, 232 с.
- Емельянов В. А., Булыгинская М. А. 1999. Использование феромонов для борьбы с яблонной плодожоркой *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) методом элиминации и дезориентации самцов. Энтомологическое обозрение **78** (3): 555–564.
- Есипенко Л. П. 2012. Биологические инвазии как глобальная экологическая проблема юга России. Юг России: экология, развитие 4: 21–25.
- Жуковская М. И., Северина И. Ю., Новикова Е. С. 2022. Световое антропогенное загрязнение: действие на насекомых. Биосфера **14** (2): 126–136. https://doi.org/10.24855/biosfera.v14i2.669
- Захаренко В. А. 2013. Потенциал фитосанитарии и его реализация на основе применения пестицидов в интегрированном управлении фитосанитарным состоянием агроэкосистем России. Агрохимия 7: 3–15.
- Ижевский С. С. 2008. Инвазия чужеземных насекомых угроза экологической и экономической безопасности России. АгроXXI **4–6**: 33–36.
- Исмаилов В. Я., Садковский В. Т., Соколов Ю. Г., Шумилов Ю. В., Мкртчян А. Г. 2016. Опыт разработки ловушек насекомых с использованием сверхъярких светодиодов. В кн.: Биологическая защита растений основа стабилизации агроэкосистем. Выпуск 9. Материалы международной научно-практи-

- ческой конференции «Биологическая защита растений основа стабилизации агроэкосистем» с молодежной стратегической сессией «Кадры, ресурсы, возможности, инновации», 20–22 сентября 2016 г. Краснодар: Всероссийский НИИ биологической защиты растений, с. 45–49.
- Коваленков В. Г., Исмаилов В. Я., Тюрина Н. М. 2000. Феромоны в интегрированных системах. Защита и карантин растений **8**: 12–13.
- Кондратьева Н. П., Бузмаков Д. В. 2018. Обоснование использования световых электротехнологий для отлова насекомых. Агротехника и энергообеспечение **3** (20): 47–53.
- Кравченко В. Д. 1991. Бесперспективный метод учета. Защита растений 8: 13.
- Кремнева О. Ю., Садковский В. Т., Соколов Ю. Г., Исмаилов В. Я., Данилов Р. Ю. 2019. Оценка эффективности ловушек насекомых различных конструкций для фитосанитарного мониторинга. Зерновое хозяйство России 1: 52–55.
  - https://doi.org/10.31367/2079-8725-2019-61-1-52-55
- Кулакова Н. И., Растегаева В. М., Тодоров Н. Г., Синицына Е. В. 2022. Эффективность борьбы с томатной молью методом дезориентации в условиях закрытого грунта. Аграрный научный журнал 5: 31–36. https://doi.org/10.28983/asj.y2022i5pp31-36
- Лебедева К. В., Вендило Н. В., Плетнев В. А. 2006. Феромоны вредных насекомых. Защита и карантин растений **4**: 40–41.
- Лебедева К. В., Вендило Н. В., Плетнев В. А. 2012. Феромоны лесных насекомых и их применение в защите леса от вредителей. Агрохимия **8**: 77–89.
- Лебедева К. В., Вендило Н. В., Плетнев В. А. 2016. Феромоны листоверток в защите растений. Агрохимия 2: 80–96.
- Левитин М. М. 2015. Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата. Сельскохозяйственная биология **50** (5): 641–647. https://doi.org/10.15389/agrobiology.2015.5.641rus
- Магомедов У. Ш., Кузин А. А., Ковалев Б. Г., Атанов Н. М., Кузина Н. П. 2009. Применение феромонов: состояние вопроса и тенденции. Защита и карантин растений **11**: 36–38.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1955. Массовое привлечение насекомых на ультрафиолетовое излучение. Доклады АН СССР **102** (4): 729–732.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1956. Сравнение привлекающего действия лучей различного спектрального состава на насекомых. Энтомологическое обозрение **35** (4):752–759.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1960. Почему насекомые летят на свет. Энтомологическое обозрение **39** (1): 52-58.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1961. Астрономическая ориентация членистоногих. Энтомологическое обозрение 40 (4): 724–738.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1965. Зрение насекомых. М.: Наука, 263 с.
- Маталин А. В. 1996. Об использовании световых ловушек в экологических исследованиях жужелиц (Coleoptera, Carabidae). Зоологический журнал **75** (5): 744–756.
- Овсянникова Е. И., Гричанов И. Я., Кремнева О. Ю., Пачкин А. А. 2020. Апробация светодиодных ловушек. Защита и карантин растений 7: 29–32. https://doi.org/10.5281/ZEN0D0.3590503
- Остроумов С. А. 1986. Введение в биохимическую экологию. М.: Издательство МГУ, 176 с.
- Павлюшин В. А. 2010. Научное обеспечение защиты растений и продовольственная безопасность России. Защита и карантин растений 2: 11–15.
- Павлюшин В. А., Вилкова Н. А., Сухорученко Г. И., Нефедова Л. И., Фасулати С. Р. 2013. Фитосанитарная дестабилизация агроэкосистем. СПб.: Родные просторы, 184 с.
- Павлюшин В. А., Вилкова Н. А., Сухорученко Г. И., Фасулати С. Р. 2008. Фитосанитарные последствия антропогенной трансформации агроэкосистем. Вестник защиты растений **3**: 3–26.
- Пачкин А. А., Кремнева О. Ю., Иванисова М. В. 2020. Испытание светоловушки с сепарирующим насекомоприемником на подсолнечнике. В кн.: Ю. Ф. Лачуга и др. (ред.). Состояние и перспективы развития агропромышленного комплекса. Юбилейный сборник научных трудов XIII международной научнопрактической конференции, посвященной 90-летию Донского государственного технического университета (Ростовского-на-Дону института сельхозмашиностроения), в рамках XXIII Агропромышленного форума юга России и выставки «Интерагромаш». В 2 томах. Том 1. Ростов-на-Дону: Общество с ограниченной ответственностью «ДГТУ-ПРИНТ», с. 215–218. https://doi.org/10.23947/interagro.2020.1.215-218
- Попова Е. Н., Попов И. О. 2013. Климатические факторы, определяющие границы ареалов вредителей и возбудителей болезней сельскохозяйственных растений, и расчетные методы оценки изменения ареалов при изменении климата. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем 25: 175–204.

- Пушня М., Исмаилов В., Балахнина И., Родионова Е., Снесарева Е., Команцев А. 2021. Биологический контроль вредителей сельскохозяйственных культур с использованием метода автодиссеминации энтомопатогенных нематод семейства Steinermatidae (Nematoda: Rhabditida). Сельскохозяйственная биология 56 (3): 523–536. https://doi.org/10.15389/agrobiology.2021.3.523rus
- Пятирикова Ж. [Интернет-документ]. 2008. Интересные факты о Пекинской Олимпиаде 2008. [URL: https://s30657437700.mirtesen.ru/blog/43903544438/Interesnyie-faktyi-o-Pekinskoy-Olimpiade---2008]
- Пятнова Ю. Б. 2007. Феромонные препараты. Защита и карантин растений 3: 67-68.
- Пятнова Ю. Б., Кислицына Т. И., Войнова В. Н., Каракотов С. Д., Плетнев В. А., Вендило Н. В., Лебедева К. В., Велчева Н., Станева Е. 2013. Испытания феромона восточной и сливовой плодожорок для контроля численности методом дезориентации. Защита и карантин растений 8: 33–35.
- Пятнова Ю. Б., Лебедева К. В., Каракотов С. Д. 2016. Феромоны насекомых: на службе защиты растений. Защита и карантин растений **5**: 37–40. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25958562
- Рябчинская Т. А. 2016. Стеблевой кукурузный мотылек и методы его мониторинга. Защита и карантин растений 1: 25–28. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25333164
- Рябчинская Т. А., Колесова Д. А., Саранцева Н. А., Харченко Г. Л., Бобрешова И. Ю. 2015. Использование синтетических половых феромонов для снижения плотности популяции вредных чешуекрылых. Агрохимия **10**: 75–89.
- Рябчинская Т. А., Фролов А. Н. 2016. Состояние исследований и перспективы использования феромонов на полевых культурах. Защита и карантин растений 8: 11–14. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26454211
- Савчук И. В., Басуматорова Е. А., Суринский Д. О., Большаков Ю. Н. 2020. Использование электрооптических устройств для защиты сельскохозяйственных культур. Известия Оренбургского государственного аграрного университета 6 (86): 149–152.
- Сазонов А. П. 1988. Синтетические половые аттрактанты в защите растений (вместо введения). В кн.: А. П. Сазонов (ред.). Феромоны насекомых и разработка путей их практического использования. Сборник научных трудов ВИЗР. Л.: Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений, с. 5–15.
- Самков М. Н. 1989. Возможности сбора насекомых на искусственный свет в дневное время. Зоологический журнал **68** (4): 110–113.
- Санин С. С. 2016. Проблемы фитосанитарии России на современном этапе. Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии **6**: 45–55. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25817122
- Саранцева Н. А., Рябчинская Т. А., Харченко Г. Л., Бобрешова И. Ю. 2014. Оптимизация феромониторинга хлопковой совки на посевах кукурузы в ЦЧР. Защита и карантин растений **3**: 27–29.
- Суринский Д. О. 2013. Параметры и режимы энергосберегающего электрооптического преобразователя для мониторинга насекомых вредителей. Диссертация на соискание ученой степени кандидата технических наук. Тюмень: Алтайский государственный технический университет им. И. И. Ползунова, 126 с.
- Терсков И. А., Коломиец Н. Г. 1966. Световые ловушки и их использование в защите растений. М.: Наука, 146 с
- Тыщенко В. П. 1986. Физиология насекомых. М.: Высшая школа, 299 с.
- Филимонов Г. И., Богданова Т. П. 1988. Основные факторы, влияющие на отлов бабочек яблонной плодожорки феромонными ловушками. В кн.: А. П. Сазонов (ред.). Феромоны насекомых и разработка путей их практического использования. Сборник научных трудов ВИЗР. Л.: Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений, с. 63–68.
- Фролов А. Н. 2015. Луговой мотылек общая проблема России и Китая. Защита и карантин растений 4: 14–17.
- Фролов А. Н., Грушевая И. В. 2017. Феромониторинг кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lepidoptera: Crambidae) в Краснодарском крае: динамика численности самцов и гусениц на посевах кукурузы. Вестник защиты растений **1** (91): 55–58.
- Фролов А. Н., Грушевая И. В., Конончук А. Г. 2021. Современные типы ловушек для мониторинга чешуекрылых на примере кукурузного мотылька. Монография. СПб.: Наукоемкие технологии, 120 с.
- Фролов А. Н., Грушевая И. В., Конончук А. Г., Рябчинская Т. А., Колесников В. Б., То́th М. 2020а. Оценка эффективности мониторинга кукурузного мотылька с использованием бисексуальной приманки по данным испытаний на Кубани и в ЦЧР. В кн.: В. С. Паштецкий (науч. ред.). Современное состояние, проблемы и перспективы развития аграрной науки. Материалы V Международной научной конферен-

- ции, 21–25 сентября 2020 г., Республика Крым, Россия. Симферополь: Ариал, с. 104–106. https://doi.org/10.33952/2542-0720-2020-5-9-10-51
- Фролов А. Н., Мильцын А. А., Захарова Ю. А., Грушевая И. В., Конончук А. Г., Токарев Ю. С. 2020б. Светоферомонная ловушка для летающих насекомых. Патент на полезную модель № RU 201632 U1, 24.12.2020. Заявка № 2020127904 от 21.08.2020.
- Фролов А. Н., Рябчинская Т. А. 2018. К вопросу о причинах низкой аттрактивности синтетических феромонов кукурузного мотылька в новых северных очагах вредоносности насекомого на кукурузе. Вестник защиты растений 1 (95): 5–11.
  - https://doi.org/10.31993/2308-6459-2018-1(95)-5-11
- Фролов А. Н., Тришкин Д. С. 1992. Факторы, влияющие на концентрацию бабочек кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Pyraustidae) перезимовавшего поколения в местах спаривания в Краснодарском крае. Зоологический журнал **71** (10): 144–148.
- Фролов А. Н., Тришкин Д. С., Дятлова К. Д., Чумаков М. А. 1996. Пространственное распределение имаго кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* в зоне развития двух поколений. Зоологический журнал **75** (11): 1644–1652.
- Цуриков М. Н. 2006. Простые ловушки для сбора беспозвоночных. Зоологический журнал **85** (6): 760-765.
- Чайка С. Ю. 2015. Основные закономерности организации нервной системы насекомых и перспективы ее изучения. Евразийский союз ученых **4–10**: 11–14.
- Чернышев В. Б. 1976. Зависимость лёта некоторых насекомых на свет от естественной освещенности. Зоологический журнал **55** (11): 1635–1639.
- Чернышев В. Б. 1996. Экология насекомых. Учебник. М.: Издательство МГУ, 304 с.
- Шамшев И. В., Гричанов И. Я. 2008. Место феромонов в фитосанитарных технологиях. Защита и карантин растений **9**: 22–23.
- Юрченко Е. Г. 2019. Дезориентация гроздевой листовертки с помощью синтетического феромона Шин-Етсу МД Л. Защита и карантин растений 2: 24—26.
- Яцынин В. Г. 1989. Феромоны в борьбе с насекомыми. Защита растений 1: 60-63.
- Abudulai M., Nboyine J. A., Quandahor P., Seidu A., Traore F. 2022. Agricultural intensification causes decline in insect biodiversity. In: H. El-Shafie (ed.). Global Decline of Insects [Working Title]. London, United Kingdom: IntechOpen. [URL: https://www.intechopen.com/chapters/80971]. https://doi.org/10.5772/intechopen.101360
- Ahuja D. B., Ahuja U. R., Srinivas P., Singh R. V., Malik M., Sharma P., Bamawale O. M. 2012. Development of farmer-led integrated management of major pests of cauliflower cultivated in rainy season in India. Journal of Agricultural Science 4 (2): 79–90. https://doi.org/10.5539/jas.v4n2p79
- Akutse K. S., Subramanian S., Khamis F. M., Ekesi S., Mohamed S. A. 2020. Entomopathogenic fungus isolates for adult *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) management and their compatibility with *Tuta* pheromone. Journal of Applied Entomology **144** (9): 777–787. https://doi.org/10.1111/jen.12812
- Albert R., Bogenschütz H., König E. 1984. Untersuchungen zum Einsatz von Sexuallockstoff-Fallen zur überwachung des Massenwechsels von *Operophthera brumata* L. (Lepid., Geometridae). Zeitschrift für Angewandte Entomologie **98** (1–5): 286–298. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1984.tb02714.x
- Allen D. C., Abrahamson L. P., Eggen D. A., Lanier G. N., Swier S. R., Kelley R. S., Auger M. 1986. Monitoring spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) populations with pheromone-baited traps. Environmental Entomology 15 (1): 152–165. https://doi.org/10.1093/ee/15.1.152
- Allison J. D., Cardé R. T. 2016. Pheromones: reproductive isolation and evolution in moths. In: J. D. Allison, R. T. Cardé (eds). Pheromone Communication in Moths. Berkeley: University of California Press, p. 11–23.
- Altieri M., Nicholls C. 2004. Biodiversity and Pest Management in Agroecosystems. N. Y. et al.: CRC Press, 252 p. https://doi.org/10.1201/9781482277937
- Alyokhin A. V., Messing R. H., Duan J. J. 2000. Visual and olfactory stimuli and fruit maturity affect trap captures of oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae). Journal of Economic Entomology **93** (3): 644–649. https://doi.org/10.1603/0022-0493-93.3.644
- Ando T., Inomata S., Yamamoto M. 2004. Lepidopteran sex pheromones. In: S. Schulz (ed.). The Chemistry of Pheromones and Other Semiochemicals I. Topics in Current Chemistry. Vol. 239. Berlin; Heidelberg: Springer, p. 51–96.
- Arnold S. E., Stevenson P. C., Belmain S. R. 2016. Shades of yellow: interactive effects of visual and odour cues in a pest beetle. PeerJ 4: e2219. http://doi.org/10.7717/peerj.2219

- Avarguès-Weber A., Mota T., Giurfa M. 2012. New vistas on honey bee vision. Apidologie **43**: 244–268. https://doi.org/10.1007/s13592-012-0124-2
- Baker G., Tann C., Fitt G. 2011. A tale of two trapping methods: *Helicoverpa* spp. (Lepidoptera, Noctuidae) in pheromone and light traps in Australian cotton production systems. Bulletin of Entomological Research **101** (1): 9–23. https://doi.org/10.1017/S0007485310000106
- Baker P. B., Shelton A. M., Andaloro J. T. 1982. Monitoring of diamondback moth (Lepidoptera: Yponomeutidae) in cabbage with pheromones. Journal of Economic Entomology 75 (6): 1025–1028. https://doi.org/10.1093/jee/75.6.1025
- Baker R., Sadovy Y. 1978. The distance and nature of the light-trap response of moths. Nature 276 (5690): 818–821. https://doi.org/10.1038/276818a0
- Balamurali G. S., Rose S., Somanathan H., Kodandaramaiah U. 2020. Complex multi-modal sensory integration and context specificity in colour preferences of a pierid butterfly. Journal of Experimental Biology 223 (13): jeb223271. https://doi.org/10.1242/jeb.223271
- Balkenius A., Bisch-Knaden S., Hansson B. 2009. Interaction of visual and odour cues in the mushroom body of the hawkmoth *Manduca sexta*. Journal of Experimental Biology **212** (4): 535–541. https://doi.org/10.1242/jeb.021220
- Balmori A. 2021. Electromagnetic radiation as an emerging driver factor for the decline of insects. Science of the Total Environment 767: 144913. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144913
- Barghini A., Souza de Medeiros B. A. 2012. UV radiation as an attractor for insects. Leukos 9 (1): 47–56. https://doi.org/10.1582/LEUKOS.2012.09.01.003
- Barragán-Fonseca K. Y., Van Loon J. J., Dicke M., Lucas-Barbosa D. 2020. Use of visual and olfactory cues of flowers of two brassicaceous species by insect pollinators. Ecological Entomology 45 (1): 45–55. https://doi.org/10.1111/een.12775
- Bartels D. W., Hutchison W. D., Bach D. J., Rabaey T. L. 1999. Evaluation of commercial pheromone lures and comparative blacklight trap catches for monitoring Z-strain European corn borer (Lepidoptera: Crambidae). Journal of Agricultural and Urban Entomology 16 (1): 85–94.
- Bartels D. W., Hutchison W. D., Udayagiri S. 1997. Pheromone trap monitoring of Z-strain European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae): optimum pheromone blend, comparison with blacklight traps, and trap number requirements. Journal of Economic Entomology 90 (2): 449–457. https://doi.org/10.1093/jee/90.2.449
- Bebber D. P., Ramotowski M. A., Gurr S. J. 2013. Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. Nature Climate Change **3** (11): 985–988. https://doi.org/10.1038/nclimate1990
- Beck J., Linsenmair K. E. 2006. Feasibility of light-trapping in community research on moths: attraction radius of light, completeness of samples, nightly flight times and seasonality of Southeast-Asian hawkmoths (Lepidoptera: Sphingidae). Journal of Research on the Lepidoptera 39: 18–36.
- Belušič G., Šporar K., Meglič A. 2017. Extreme polarisation sensitivity in the retina of the corn borer moth *Ostrinia*. Journal of Experimental Biology **220** (11): 2047–2056. https://doi.org/10.1242/jeb.153718
- Benelli G., Lucchi A., Thomson D., Ioriatti C. 2019. Sex pheromone aerosol devices for mating disruption: challenges for a brighter future. Insects 10 (10): 308. https://doi.org/10.3390/insects10100308
- Bento J. M., Parra J. R., de Miranda S. H., Adami A. C., Vilela E. F., Leal W. S. 2016. How much is a pheromone worth? F1000Research 5: 1763. https://doi.org/10.12688%2Ff1000research.9195.1
- Bereś P. 2012. Flight dynamics of *Ostrinia nubilalis* Hbn. (Lep., Crambidae) based on the light and pheromone trap catches in Nienadówka (South-Eastern Poland) in 2006–2008. Journal of Plant Protection Research **52** (1): 130–138. https://doi.org/10.2478/v10045-012-0021-8
- Bishop A. L., Worrall R. J., Spohr L. J., Mckenzie H. J., Barchia I. M. 2004. Response of *Culicoides* spp. (Diptera: Ceratopogonidae) to light-emitting diodes. Australian Journal of Entomology **43** (2): 184–188. https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2003.00391.x
- Björklund N., Nordlander G., Bylund H. 2005. Olfactory and visual stimuli used in orientation to conifer seedlings by the pine weevil, *Hylobius abietis*. Physiological Entomology **30** (3): 225–231. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2005.00451.x

- Blackmer J. L., Cañas L. A. 2005. Visual cues enhance the response of *Lygus hesperus* (Heteroptera: Miridae) to volatiles from host plants. Environmental Entomology **34** (6): 1524–1533. https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.6.1524
- Blassioli-Moraes M. C., Laumann R. A., Michereff M. F., Borges M. 2019. Semiochemicals for integrated pest management. In: S. Vaz (ed.). Sustainable Agrochemistry. Cham: Springer, p. 85–112. https://doi.org/10.1007/978-3-030-17891-8 3
- Blomberg O., Itämies J., Kuusela K. 1976. Insect catches in a blended and a black light-trap in northern Finland. Oikos 27 (1): 57–63. https://doi.org/10.2307/3543432
- Boeckh J., Kaissling K. E., Schneider D. 1965. Insect olfactory receptors. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 30: 263–280.
- Bourdouxhe L. 1980. Study of changes in *Heliothis armigera* flights with synthetic pheromone traps in Senegal. FAO Plant Protection Bulletin **28** (3): 107–109.
- Bowden J. 1982. An analysis of factors affecting catches of insects in light-traps. Bulletin of Entomological Research 72 (4): 535–556. https://doi.org/10.1017/S0007485300008579
- Boyes D. H., Evans D. M., Fox R., Parsons M. S., Pocock M. J. 2021. Is light pollution driving moth population declines? A review of causal mechanisms across the life cycle. Insect Conservation and Diversity 14 (2): 167–187. https://doi.org/10.1111/icad.12447
- Brévault T., Quilici S. 2010. Interaction between visual and olfactory cues during host finding in the tomato fruit fly *Neoceratitis cyanescens*. Journal of Chemical Ecology **36** (3): 249–259. https://doi.org/10.1007/s10886-010-9766-6
- Brezolin A. N., Martinazzo J., Muenchen D. K., de Cezaro A. M., Rigo A. A., Steffens C., Steffens J., Blassioli-Moraes M. C., Borges M. 2018. Tools for detecting insect semiochemicals: a review. Analytical and Bioanalytical Chemistry 410 (17): 4091–4108. https://doi.org/10.1007/s00216-018-1118-3
- Briscoe A. D., Chittka L. 2001. The evolution of color vision in insects. Annual Review of Entomology 46: 471–510. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.471
- Brooks D. R., Bater J. E., Clark S. J., Monteith D. T., Andrews C., Corbett S. J., Bfeaumont D. A., Chapman J. W. 2012. Large carabid beetle declines in a United Kingdom monitoring network increases evidence for a widespread loss in insect biodiversity. Journal of Applied Ecology 49 (5): 1009–1019. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02194.x
- Brown L. B. 1977. Host-related responses and their suppression. Some behavioral consideration. In: H. H. Shorey, J. J. McKelvey Jr. (eds). Chemical Control of Insect Behavior: Theory and Application. N. Y.: Wiley, p. 117–127.
- Buchelos C. T., Papadopoulou S. C. 1999. Evaluation of the effectiveness of a new pheromonic trap for monitoring *Lasioderma serricorne* (F.) in tobacco stores. Anzeiger für Schädlingskunde **72** (4): 92. https://doi.org/10.1007/BF02768916
- Bucher G. E., Bracken G. K. 1979. The bertha armyworm, *Mamestra configurata* (Lepidoptera: Noctuidae). An estimate of light and pheromone trap efficiency based on captures of newly emerged moths. Canadian Entomologist **111** (9): 977–984. https://doi.org/10.4039/Ent111977-9
- von Buddenbrock W. 1917. Die Lichtkompassbewegungen bei den Insekten, insbesondere den Schmetterlingsraupen.

  Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse 8: 1–26.
- Burdohan J. A., Comer C. M. 1996. Cellular organization of an antennal mechanosensory pathway in the cockroach, *Periplaneta americana*. Journal of Neuroscience **16** (18): 5830–5843. https://doi.org/10.1523/jneurosci.16-18-05830.1996
- Burgio G., Maini S. 1994. Phenylacetaldehyde trapping of *Ostrinia nubilalis* (Hb.), *Autographa gamma* (L.) and hoverflies: trap design efficacy. Bollettino dell'Istituto di Entomologia 'Guido Grandi' della Università degli Studi di Bologna (49): 1–14.
- Burkett D. A., Butler J. F., Kline D. L. 1998. Field evaluation of colored light-emitting diodes as attractants for woodland mosquitoes and other Diptera in north central Florida. Journal of the American Mosquito Control Association 14 (2): 186–195.
- Butenandt A., Beckmann R., Stamm D., Hecker E. 1959. Über den Sexual-Lockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. Zeitschrift für Naturforschung **14 b**: 283–284.
- Byers J. A. 2012. Modelling female mating success during mass trapping and natural competitive attraction of searching males or females. Entomologia Experimentalis et Applicata 145 (3): 228–237. https://doi.org/10.1111/eea.12006

- Caldwell M. M. 1981. Plant response to solar ultraviolet radiation. In: O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler (eds). Physiological Plant Ecology I. Berlin; Heidelberg, N. Y.: Springer, p. 169–197.
- Camerini G., Groppali R., Rama F., Maini S. 2015. Semiochemicals of *Ostrinia nubilalis*: diel response to sex pheromone and phenylacetaldehyde in open field. Bulletin of Insectology **68** (1): 45–50.
- Cameron S. A., Lozier J. D., Strange J. P., Koch J. B., Cordes N., Solter L. F., Griswold T. L. 2011. Patterns of widespread decline in North American bumble bees. Proceedings of the National Academy of Sciences 108 (2): 662–667. https://doi.org/10.1073/pnas.1014743108
- Campbell C. D., Walgenbach J. F., Kennedy G. G. 1992. Comparison of black light and pheromone traps for monitoring *Helicoverpa zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae) in tomato. Journal of Agricultural Entomology 9 (1): 17–24.
- Campbell S. A., Borden J. H. 2006a. Close-range, in-flight integration of olfactory and visual information by a host-seeking bark beetle. Entomologia Experimentalis et Applicata **120** (2): 91–98. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00425.x
- Campbell S. A., Borden J. H. 2006b. Integration of visual and olfactory cues of hosts and non-hosts by three bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). Ecological Entomology **31** (5): 437–449. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00809.x
- Campbell S. A., Borden J. H. 2009. Additive and synergistic integration of multimodal cues of both hosts and non-hosts during host selection by woodboring insects. Oikos 118 (4): 553–563. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.16761.x
- Cantelo W. W. 1974. Blacklight traps as control agents: an appraisal. Bulletin of the Entomological Society of America 20 (4): 279–282. https://doi.org/10.1093/besa/20.4.279
- Cantelo W. W., Goodenough J. L., Baumhover A. H., Smith J. S., Stanley J. M., Henneberry T. J. 1974.

  Mass trapping with blacklight: effects on isolated populations of insects. Environmental Entomology 3 (3): 389–395.

  https://doi.org/10.1093/ee/3.3.389
- Cantelo W. W., Jacobson M. 1979a. Phenylacetaldehyde attracts moths to bladder flower and to blacklight traps. Environmental Entomology 8 (3): 444–447. https://doi.org/10.1093/ee/8.3.444
- Cantelo W. W., Jacobson M. 1979b. Corn silk volatiles attract many pest species of moths. Journal of Environmental Science & Health Part A 14 (8): 695–707. https://doi.org/10.1080/10934527909374907
- Cardé R. T., Baker T. C. 1984. Sexual communication with pheromones. In: W. J. Bell, R. T. Cardé (eds). Chemical Ecology of Insects. Boston, MA: Springer, p. 355–383.
- Cardé R. T., Bau J., Elkinton J. S. 2018. Comparison of attraction and trapping capabilities of bucket- and delta-style traps with different pheromone emission rates for gypsy moths (Lepidoptera: Erebidae): implications for understanding range of attraction and utility in surveillance. Environmental Entomology 47 (1): 107–113. https://doi.org/10.1093/ee/nvx185
- Cardé R. T., Minks A. K. 1995. Control of moth pests by mating disruption: successes and constraints. Annual Review of Entomology **40**: 559–585. https://doi.org/10.1146/annurev.en.40.010195.003015
- Cardoso P., Leather S. R. 2019. Predicting a global insect apocalypse. Insect Conservation and Diversity 12 (4): 263–267. https://doi.org/10.1111/icad.12367
- Carrière Y., Antilla L., Liesner L., Tabashnik B. E. 2017. Large-scale evaluation of association between pheromone trap captures and cotton boll infestation for pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae). Journal of Economic Entomology 110 (3): 1345–1350. http://dx.doi.org/10.1093/jee/tox086
- Cassau S., Krieger J. 2021. The role of SNMPs in insect olfaction. Cell and Tissue Research 383 (1): 21–33. https://doi.org/10.1007/s00441-020-03336-0
- Chen Q. H., Zhu F., Tian Z., Zhang W. M., Guo R., Liu W., Pan L., Du Y. 2018. Minor components play an important role in interspecific recognition of insects: a basis to pheromone based electronic monitoring tools for rice pests. Insects **9** (4): 192. https://doi.org/10.3390/insects9040192
- Chittka L., Wells H. 2004. Color vision in bees: mechanisms, ecology and evolution. In: F. R. Prete (eds). Complex Worlds from Simpler Nervous Systems. Cambridge: MIT Press, p. 165–191.
- Cho K. S., Lee H. S. 2012. Visual preference of diamondback moth, *Plutella xylostella*, to light-emitting diodes. Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry **55** (5): 681–684. https://doi.org/10.1007/s13765-012-2116-3

- Chu C. C., Che T. Y., Simmons A. M., Jackson C. G., Alexander P. A., Henneberry T. J. 2003. Development of lightemitting diode (LED) traps for whiteflies and other insects. IOBC WPRS Bulletin 26 (10): 27–32.
- Cocco A., Deliperi S., Delrio G. 2012. Potential of mass trapping for *Tuta absoluta* management in greenhouse tomato crops using light and pheromone traps. IOBC WPRS Bulletin **80**: 319–324.
- Cohnstaedt L. E. E., Gillen J. I., Munstermann L. E. 2008. Light-emitting diode technology improves insect trapping. Journal of the American Mosquito Control Association **24** (2): 331–334. https://doi.org/10.2987%2F5619.1
- Čokl A. A., Millar J. G. 2009. Manipulation of insect signaling for monitoring and control of pest insects. In: I. Ishaaya, A. Horowitz (eds). Biorational Control of Arthropod Pests. Dordrecht: Springer, p. 279–316. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2316-2 11
- Coll M., Gavish S., Dori I. 2000. Population biology of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae), in two potato cropping systems in Israel. Bulletin of Entomological Research **90** (4): 309–315. https://doi.org/10.1017/S0007485300000432
- Conrad K. F., Warren M. S., Fox R., Parsons M. S., Woiwod I. P. 2006. Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. Biological Conservation 132: 279–291. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.020
- Cook S. M., Khan Z. R., Pickett J. A. 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. Annual Review of Entomology **52**: 375–400. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.52.110405.091407
- Cordillot F., Duelli P. 1989. Adaptive dispersal in the European corn borer *Ostrinia nubilalis* (Lep.: Pyralidae) in northwestern Switzerland. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica **24** (1–2): 65–71.
- Cork A., Kamal N. Q., Alam S. N., Choudhury J. C. S., Talekar N. S. 2003. Pheromone and their applications to insect pest control a review. Bangladesh Journal of Entomology 13 (2): 1–13.
- Cox P. D. 2004. Potential for using semiochemicals to protect stored products from insect infestation. Journal of Stored Products Research 40 (1): 1–25. https://doi.org/10.1016/S0022-474X(02)00078-4
- Cristman D., Voineac V., Clinciu Radu R. A. 2017. The effectiveness of Admiral 10 EC as an insecticide to control the pest of *Grapholitha molesta* Busck (Lepidoptera, Tortricidae). Lucrări Științifice, Universitatea de Stiinte Agricole Şi Medicină Veterinară 'Ion Ionescu de la Brad', Iași, Seria Agronomie **60** (2): 241–244.
- Crook D. J., Francese J. A., Zylstra K. E., Fraser I., Sawyer A. J., Bartels D. W., Lance D. R., Mastro V. C. 2009. Laboratory and field response of the emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae), to selected regions of the electromagnetic spectrum. Journal of Economic Entomology 102 (6): 2160–2169. https://doi.org/10.1603/029.102.0620
- Cros M. J., Aubertot J. N., Gaba S., Reboud X., Sabbadin R., Peyrard N. 2020. Improving Pest Monitoring Networks in order to reduce pesticide use in agriculture. arXiv preprint arXiv:2002.00951. https://doi.org/10.48550/arXiv.2002.00951
- Crummay F. A., Atkinson B. W. 1997. Atmospheric influences on light-trap catches of the brown planthopper rice pest. Agricultural and Forest Meteorology 88 (1–4): 181–197. https://doi.org/10.1016/S0168-1923(97)00040-3
- Cui G. Z., Zhu J. J. 2016. Pheromone-based pest management in China: past, present, and future prospects. Journal of Chemical Ecology **42** (7): 557–570. https://doi.org/10.1007/s10886-016-0731-x
- Daniel C., Barloggio G., Stoeckli S., Luka H., Niggli U. 2018. Management of crops to prevent pest outbreaks. In: V. Vacante, S. Kreiter (eds). Handbook of Pest Management in Organic Farming. CAB International, p. 1–23.
- Dar S. A., Ansari M. J., Naggar Y. A., Hassan S., Nighat S., Zehra S. B., Rashid R., Hassan M., Hussain B. 2021. Causes and reasons of insect decline and the way forward. In: H. El-Shafie (ed.). Global Decline of Insects [Working Title]. London, United Kingdom: IntechOpen. [URL: https://www.intechopen.com/online-first/77656]. https://doi.org/10.5772/intechopen.98786
- Dara S. K. 2019. The new integrated pest management paradigm for the modern age. Journal of Integrated Pest Management 10 (1): 12. https://doi.org/10.1093/jipm/pmz010
- Das Chakraborty S., Sachse S. 2021. Olfactory processing in the lateral horn of *Drosophila*. Cell and Tissue Research 383: 113–123. https://doi.org/10.1007/s00441-020-03392-6
- Debolt J. W., Wolf W. W., Henneberry T. J., Vail P. V. 1979. Evaluation of Light Traps and Sex Pheromone for Control of Cabbage Looper and Other Lepidopterous Insect Pests of Lettuce. U. S. Department of Agriculture, Technical Bulletin 1606, 39 p.

- De Bruyne M., Baker T. C. 2008. Odor detection in insects: volatile codes. Journal of Chemical Ecology 34 (7): 882–897.
  - https://doi.org/10.1007/s10886-008-9485-4
- Delisle J., West R. J., Bowers W. W. 1998. The relative performance of pheromone and light traps in monitoring the seasonal activity of both sexes of the eastern hemlock looper, *Lambdina fiscellaria fiscellaria*. Entomologia Experimentalis et Applicata **89** (1): 87–98. https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1998.00385.x
- Deng J. Y., Wei H. Y., Huang Y. P., Du J. W. 2004. Enhancement of attraction to sex pheromones of *Spodoptera exigua* by volatile compounds produced by host plants. Journal of Chemical Ecology **30** (10): 2037–2045. https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000045593.62422.73
- Dent D. R., Pawar C. S. 1988. The influence of moonlight and weather on catches of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in light and pheromone traps. Bulletin of Entomological Research **78** (3): 365–377. https://doi.org/10.1017/S0007485300013146
- Dent D., Binks R. H. 2020. Insect Pest Management, 3rd Edition. CABI, 408 p.
- DeRozari M. B., Showers W. B., Shaw R. H. 1977. Environment and the sexual activity of the European corn borer. Environmental Entomology 6 (5): 657–665. https://doi.org/10.1093/ee/6.5.657
- Dethier V. G. 1963. The physiology of insect senses. London: Methuen; N. Y.: Wiley, 266 p.
- Donners M., van Grunsven R. H., Groenendijk D., van Langevelde F., Bikker J. W., Longcore T., Veenendaal E. 2018. Colors of attraction: modeling insect flight to light behavior. Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology **329** (8–9): 434–440. https://doi.org/10.1002/jez.2188
- Dornhaus A., Franks N. R. 2008. Individual and collective cognition in ants and other insects (Hymenoptera: Formicidae). Myrmecological News 11: 215–226.
- Dudareva N., Klempien A., Muhlemann J. K., Kaplan I. 2013. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. New Phytologist 198 (1): 16–32. https://doi.org/10.1111/nph.12145
- Dudareva N., Pichersky E., Gershenzon J. 2004. Biochemistry of plant volatiles. Plant Physiology 135 (4): 1893–1902. https://doi.org/10.1104/pp.104.049981
- Duehl A. J., Cohnstaedt L. W., Arbogast R. T., Teal P. E. A. 2011. Evaluating light attraction to increase trap efficiency for *Tribolium castaneum* (Coleoptera: Tenebrionidae). Journal of Economic Entomology 104 (4): 1430–1435. https://doi.org/10.1603/EC10458
- Edwin J., Ambrose D. P. 2011. Diversity and population dynamics of light trapped insects from Courtallam Tropical Rainforest, Western Ghats, Tamil Nadu, South India. In: D. P. Ambrose (ed.). Insect Pest Management, A Current Scenario. Palayamkottai, India: Entomology Research Unit, St. Xavier's College, p. 58–68.
- Eggleton P. 2020. The state of the world's insects. Annual Review of Environment and Resources 45 (1): 61–82. https://doi.org/10.1146/annurev-environ-012420-050035
- Eigenbrode S. D., Birch A. N. E., Lindzey S., Meadow R., Snyder W. E. 2016. A mechanistic framework to improve understanding and applications of push-pull systems in pest management. Journal of Applied Ecology 53 (1): 202–212. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12556
- Eisenhauer N., Bonn A. Guerra C. A. 2019. Recognizing the quiet extinction of invertebrates. Nature Communications 10 (1): 50. https://doi.org/10.1038/s41467-018-07916-1
- El-Sayed A. M., Suckling D. M., Wearing C. H., Byers J. A. 2006. Potential of mass trapping for long-term pest management and eradication of invasive species. Journal of Economic Entomology 99 (5): 1550–1564. https://doi.org/10.1093/jee/99.5.1550
- El-Wakeil N. E. 2010. Insect economic levels in relation to crop production. Archives of Phytopathology and Plant Protection 43 (17): 1711–1745. https://doi.org/10.1080/03235400902753584
- Endo N. 2016. Effective monitoring of the population dynamics of *Nezara viridula* and *Nezara antennata* (Heteroptera: Pentatomidae) using a light trap in Japan. Applied Entomology and Zoology **51** (3): 341–346. https://doi.org/10.1007/s13355-016-0404-9
- Epsky N. D., Morrill W. L., Mankin R. W. 2008. Traps for capturing insects. In: J. L. Capinera (ed.). Encyclopedia of Entomology, 2nd Edition. Berlin; Heidelberg: Springer Science & Business Media, p. 3887–3901.

- Evenden M. L., Borden J. H., Sickle van G. A. 1995. Predictive capabilities of a pheromone-based monitoring system for western hemlock looper (Lepidoptera: Geometridae). Environmental Entomology **24** (4): 933–943.
  - https://doi.org/10.1093/ee/24.4.933
- Evenden M. L., Haynes K. F. 2001. Potential for the evolution of resistance to pheromone-based mating disruption tested using two pheromone strains of the cabbage looper, *Trichoplusia ni*. Entomologia Experimentalis et Applicata 100 (1): 131–134.
- Fleischer J., Pregitzer P., Breer H., Krieger J. 2018. Access to the odor world: olfactory receptors and their role for signal transduction in insects. Cellular and Molecular Life Sciences 75 (3): 485–508. https://doi.org/10.1007/s00018-017-2627-5
- Fletcher-Howell G., Ferro D. N., Butkewich S. 1983. Pheromone and blacklight trap monitoring of adult European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in western Massachusetts. Environmental Entomology **12** (2): 531–534. https://doi.org/10.1093/ee/12.2.531
- Forister M. L., Pelton E. M., Black S. H. 2019. Declines in insect abundance and diversity: we know enough to act now. Conservation Science and Practice 1 (8): e80. https://doi.org/10.1111/csp2.80
- Foster S. P., Harris M. O. 1997. Behavioral manipulation methods for insect pest-management. Annual Review of Entomology 42: 123–146. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.123
- Fraenkel G. S. 1959. The raison d'être of secondary plant substances: these odd chemicals arose as a means of protecting plants from insects and now guide insects to food. Science **129** (3361): 1466–1470. https://doi.org/10.1126/science.129.3361.1466
- Frérot B., Leppik E., Groot A. T., Unbehend M., Holopainen J. K. 2017. Chemical signatures in plant-insect interactions. Advances in Botanical Research 81: 139–177. https://doi.org/10.1016/bs.abr.2016.10.003
- Frolov A. N., Grushevaya I. V., Kononchuk A. G. 2020. LEDS and semiochemicals vs. sex pheromons: tests of the European corn borer attractivity in the Krasnodar Territory. Plant Protection News **103** (4): 270–274. https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-4-13989
- Frost S. W. 1952. Light traps for insect collection, survey and control. Bulletin of Pennsylvania State Agricultural Experiment Station **550**: 1–32.
- Furlan L., Pozzebon A., Duso C., Simon-Delso N., Sánchez-Bayo F., Marchand P. A., Codato F., Bijleveld van Lexmond M., Bonmatin J. M. 2021. An update of the Worldwide Integrated Assessment (WIA) on systemic insecticides. Part 3: Alternatives to systemic insecticides. Environmental Science and Pollution Research 28: 11798–11820. https://doi.org/10.1007/s11356-017-1052-5
- Gadagkar R., Chandrashekara K., Nair P. 1990. Insect species diversity in tropics: sampling methods and a case study. Journal of the Bombay Natural History Society 87 (3): 337–353.
- Garcia J. E., Hung Y. S., Greentree A. D., Rosa M. G., Endler J. A., Dyer A. G. 2017. Improved color constancy in honey bees enabled by parallel visual projections from dorsal ocelli. Proceedings of the National Academy of Sciences 114 (29): 7713–7718. https://doi.org/10.1073/pnas.1703454114
- Garris H. W., Snyder J. A. 2010. Sex-specific attraction of moth species to ultraviolet light traps. Southeastern Naturalist 9 (3): 427–434. https://doi.org/10.1656/058.009.0302
- Gaydecki P. 2019. Automated moth flight analysis in the vicinity of artificial light. Bulletin of Entomological Research 109 (1): 127–140. https://doi.org/10.1017/S0007485318000378
- Gebreziher H. G., Gebreziher F. G. 2020. Effect of integrating night-time light traps and push-pull method on monitoring and deterring adult fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*). International Journal of Entomology Research **5** (1): 28–32.
- Gentry C. R., Davis D. R. 1973. Weather: influence on catches of adult cabbage loopers in traps baited with BL only or with BL plus synthetic sex pheromone. Environmental Entomology 2 (6): 1074–1077. https://doi.org/10.1093/ee/2.6.1074
- Gentry C. R., Dickerson W. A., Henneberry T. J., Baumhover A. H., Stanley J. M. 1971. Evaluation of Pheromone-Baited Blacklight Traps for Controlling Cabbage Loopers on Shade-Grown Tobacco in Florida. Agricultural Research Service, US Department of Agriculture, Production Research Report No. 133, 12 p.
- Giorio C., Safer A., Sánchez-Bayo F., Tapparo A., Lentola A., Girolami V., Bijleveld van Lexmond M., Bonmatin J. M. 2021. An update of the Worldwide Integrated Assessment (WIA) on systemic insecticides. Part 1: New molecules, metabolism, fate, and transport. Environmental Science and Pollution Research 28: 11716–11748. https://doi.org/10.1007%2Fs11356-017-0394-3

- Glass E. H., Thurston H. D. 1978. Traditional and modern crop protection in perspective. Bioscience 28 (2): 109–115. https://doi.org/10.2307/1307424
- Gordon-Weeks R., Pickett J. A. 2009. Role of natural products in nature: plant-insect interactions. In: A. Osbourn, V. Lanzotti (eds). Plant-Derived Natural Products. N. Y.: Springer, p. 321–347. https://doi.org/10.1007/978-0-387-85498-4 15
- Goulson D. 2018. Call to restrict neonicotinoids. Science **360** (6392): 973. https://doi.org/10.1126/science.aau0432
- Goulson D. 2019. The insect apocalypse, and why it matters. Current Biology 29 (19): R967–R971. https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.069
- Gregg P. C., Del Socorro A. P., Landolt P. J. 2018. Advances in attract-and-kill for agricultural pests: beyond pheromones. Annual Review of Entomology 63: 453–470. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-031616-035040
- Grubisic M., van Grunsven R. H., Kyba C. C., Manfrin A., Hölker F. 2018. Insect declines and agroecosystems: does light pollution matter? Annals of Applied Biology 173 (2): 180–189. https://doi.org/10.1111/aab.12440
- Gruntman E., Turner G. 2013. Integration of the olfactory code across dendritic claws of single mushroom body neurons. Nature Neuroscience 16: 1821–1829. https://doi.org/10.1038/nn.3547
- Guerrero S., Brambila J., Meagher R. L. 2014. Efficacies of four pheromone-baited traps in capturing male *Helicoverpa* (Lepidoptera: Noctuidae) moths in northern Florida. Florida Entomologist **97** (4): 1671–1678. https://doi.org/10.1653/024.097.0441
- Gullan P. J., Cranston P. S. 2014. The Insects: an Outline of Entomology. 5th edition. The Atrium, UK: John Wiley & Sons, 632 p.
- Gutiérrez-Cárdenas O. G., Cortez-Madrigal H., Malo E. A., Gómez-Ruíz J., Nord R. 2019. Physiological and pathogenical characterization of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* isolates for management of adult *Spodoptera frugiperda*. Southwestern Entomologist **44** (2): 409–421. https://doi.org/10.3958/059.044.0206
- Haider I., Akhtar M., Noman A., Qasim M. 2020. Population trends of some insect pests of rice crop on light trap and its relation to abiotic factors in Punjab Pakistan. Pakistan Journal of Zoology **53** (3): 1015–1023.
- Hallem E. A., Dahanukar A., Carlson J. R. 2006. Insect odor and taste receptors. Annual Review of Entomology 51: 113–135.
  - https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.051705.113646
- Hallmann C. A., Sorg M., Jongejans E., Siepel H., Hofland N., Schwan H., Stenmans W., Müller A., Sumser H., Hörren T., Goulson D., de Kroon H. 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. PLoS One 12 (10): e0185809. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809
- Hansson B. S. 2014. From organism to molecule and back insect olfaction during 40 years. Journal of Chemical Ecology **40** (5): 409–410. https://doi.org/10.1007/s10886-014-0437
- Hansson B. S., Stensmyr M. C. 2011. Evolution of insect olfaction. Neuron 72 (5): 698–711. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.11.003
- Harborne J. B. 2001. Twenty-five years of chemical ecology. Natural Product Reports 18 (4): 361–379. https://doi.org/10.1039/B005311M
- Harrington R., Taylor M. S., Shortall C. R., Alderson L., Mallott M., Verrier P. J. 2012. The Rothamsted Insect Survey: old traps, new tricks. Aspects of Applied Biology 117: 157–164.
- Harris J. E. 2006. Insect light traps. In: J. W. Heaps (ed.). Insect Management for Food Storage and Processing. 2nd Edition. St. Paul, Minnesota: American Association of Cereal Chemists International, p. 55–66.
- Harris J. E., Rodenhouse N. L., Holmes R. T. 2019. Decline in beetle abundance and diversity in an intact temperate forest linked to climate warming. Biological Conservation 240: 108219. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108219
- Hathaway D. O. 1981. Codling Moth: Field Evaluation of Blacklight and Sex Attractant Traps. Agricultural Research Service, U. S. Department of Agriculture. Advances in Agricultural Technology, Western Series, No 19, 4 p.
- Hegazi E., Khafagi W. E., Konstantopoulou M., Raptopoulos D., Tawfik H., El-Aziz G. A., El-Rahman S. A., Atwa A., Aggamy E., Showeil S. 2009. Efficient mass-trapping method as an alternative tactic for suppressing populations of leopard moth (Lepidoptera: Cossidae). Annals of the Entomological Society of America 102 (5): 809–818. https://doi.org/10.1603/008.102.0507

- Hendricks D. E., Graham H. M., Guerra R. J., Perez C. T. 1973. Comparison of the numbers of tobacco budworms and bollworms caught in sex pheromone traps vs. blacklight traps in Lower Rio Grande Valley, Texas. Environmental Entomology 2 (5): 911–914. https://doi.org/10.1093/ee/2.5.911
- Hienton T. E. 1974. Summary of Investigations of Electric Insect Traps. Washington: Agricultural Research Service, U. S. Department of Agriculture, Technical Bulletin No. 1498, 136 p.
- Hill L. 2013. Long-term light trap data from Tasmania, Australia. Plant Protection Quarterly 28 (1): 22-27.
- Hladik M. L., Main A. R., Goulson D. 2018. Environmental risks and challenges associated with neonicotinoid insecticides. Environmental Science & Technology 52 (6): 3329–3335. https://doi.org/10.1021/acs.est.7b06388
- Ho D. T., Reddy K. S. 1983. Monitoring of lepidopterous stem-borer population by pheromone and light traps. International Journal of Tropical Insect Science 4 (1–2): 19–23. https://doi.org/10.1017/S1742758400003982
- Holdcraft R., Rodriguez-Saona C., Stelinski L. L. 2016. Pheromone autodetection: evidence and implications. Insects 7 (2): 17. https://doi.org/10.3390/insects7020017
- Holder P. J., Jones A., Tyler C. R., Cresswell J. E. 2018. Fipronil pesticide as a suspect in historical mass mortalities of honey bees. Proceedings of the National Academy of Sciences 115 (51): 13033–13038. https://doi.org/10.1073/pnas.180493411
- Holguin G. A., Lehman B. L., Hull L. A., Jones V. P., Park J. 2010. Electronic traps for automated monitoring of insect populations. IFAC Proceedings Volumes 43 (26): 49–54. https://doi.org/10.3182/20101206-3-JP-3009.00008
- Holkenbrink C., Ding B. J., Wang H. L., Dam M. I., Petkevicius K., Kildegaard K. R., Wenning L., Sinkwitz C., Lorantfy B., Koutsoumpeli E., Franca L., Pires M., Bernardi C., Urrutia W., Mafra-Neto A., Ferreira B. S., Raptopoulos D., Konstantopoulou M., Lofstedt C., Borodina I. 2020. Production of moth sex pheromones for pest control by yeast fermentation. Metabolic Engineering 62: 312–321. https://doi.org/10.1016/j.ymben.2020.10.001
- Holopainen J. K., Blande J. D. 2013. Where do herbivore-induced plant volatiles go? Frontiers in Plant Science 4: 185. https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00185
- Howse P., Stevens J. M., Jones O. T. 1998. Insect Pheromones and Their Use in Pest Management. Dordrecht: Springer, 380 p.
- Hsiao H. S. 1973. Flight paths of night-flying moths to light. Journal of Insect Physiology 19 (1): 1971–1976. https://doi.org/10.1016/0022-1910(73)90191-1
- Hufnagel L., Gimesi L. 2010. The possibilities of biodiversity monitoring based on Hungarian light trap networks. Applied Ecology and Environmental Research 8 (3): 223–239.
- Hufnagel L., Nowinszky L., Hill L., Puskás J., Tar K. 2022. Moth species caught by ultraviolet and visible light sources in connection with their wingspan. In: L. Hufnagel (ed.). Light Pollution, Urbanization and Ecology. London, United Kingdom: IntechOpen, 132 p. https://doi.org/10.5772/intechopen.102718
- Hui F. A. N., Youju J. I. N., Jiquan L. I., Huaju C. 2004. Advances on plant volatile semiochemicals attracting herbivorous insects. Journal of Beijing Forestry University 26 (3): 76–81.
- Hummel H. E., Langner S. S., Eisinger M. T. 2013. Pheromone dispensers, including organic polymer fibers, described in the crop protection literature: comparison of their innovation potential. Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences 78 (2): 233–252.
- Ioriatti C., Lucchi A. 2016. Semiochemical strategies for tortricid moth control in apple orchards and vineyards in Italy. Journal of Chemical Ecology **42** (7): 571–583. https://doi.org/10.1007/s10886-016-0722-y
- Ishikawa Y. (ed.). 2020. Insect Sex Pheromone Research and Beyond: from Molecules to Robots. Gateway East, Singapore: Springer Nature, 321 p. https://doi.org/10.1007/978-981-15-3082-1
- Izquierdo J. I. 1996. *Helicoverpa armiger*a (Hübner) (Lep., Noctuidae): relationship between captures in pheromone traps and egg counts in tomato and carnation crops. Journal of Applied Entomology **120** (1–5): 281–290. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01607.x
- Jackson M. D., Brown G. C., Nordin G. L., Johnson D. W. 1992. Autodissemination of a baculovirus for management of tobacco budworms (Lepidoptera: Noctuidae) on tobacco. Journal of Economic Entomology 85 (3): 710–719. https://doi.org/10.1093/jee/85.3.710
- Jayasinghe G. G., Gunaratne W. D. L., Darshanee H. L. C., Griepink F. C., Louwaars N. P., Stol W. 2006.
  Environmentally Sound Insect Control in Cinnamon. A Feasibility Study on the Use of Insect Pheromones to

- Replace Large-Scale Use of Insecticides. Wageningen: Plant Research International B. V., Report No 119, 30 p. [URL: https://edepot.wur.nl/18992]
- Jeger M. J. 1999. Improved understanding of dispersal in crop pest and disease management: current status and future directions. Agricultural and Forest Meteorology 97 (4): 331–349. https://doi.org/10.1016/S0168-1923(99)00076-3
- Jeon J. H., Oh M. S., Cho K. S., Lee H. S. 2012. Phototactic response of the rice weevil, *Sitophilus oryzae* Linnaeus (Coleoptera: Curculionidae), to light-emitting diodes. Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry 55: 35–39. https://doi.org/10.1007/s13765-012-0006-3
- Jha G., Shankar R., Bajpai A. B., Kumar A., Sharma A. 2017. Insects from light trap: do they represent total diversity. Progressive Research An International Journal 12 (3): 372–374.
- Jonason D., Franzén M., Ranius T. 2014. Surveying moths using light traps: effects of weather and time of year. PloS One **9** (3): e92453. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092453
- Kádár F., Szentkirályi F. 1997. Effects of climatic variations on long-term fluctuation patterns of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) collected by light trapping in Hungary. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica 32 (1–2): 185–203.
- Kalinová B., Minaf A., Kotěra L. 1994. Sex pheromone characterisation and field trapping of the European corn borer, Ostrinia nubilalis (Lepidoptera: Pyralidae), in South Moravia and Slovakia. European Journal of Entomology 91 (2): 197–203.
- Kammar V., Rani A. T., Kumar K. P., Chakravarthy A. K. 2020. Light trap: a dynamic tool for data analysis, documenting, and monitoring insect populations and diversity. In: A. Chakravarthy (ed.). Innovative Pest Management Approaches for the 21st Century. Singapore: Springer, p. 137–163. https://doi.org/10.1007/978-981-15-0794-6
- Kantsa A., Raguso R. A., Dyer A. G., Sgardelis S. P., Olesen J. M., Petanidou T. 2017. Community-wide integration of floral colour and scent in a Mediterranean scrubland. Nature Ecology & Evolution 1: 1502–1510. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0298-0
- Karlson P., Lüscher M. 1959. 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances. Nature 183 (4653): 55–56. https://doi.org/10.1038/183055a0
- Karmakar A., Mitra S., Barik A. 2018. Systemically released volatiles from *Solena amplexicaulis* plant leaves with color cues influencing attraction of a generalist insect herbivore. International Journal of Pest Management 64 (3): 210–220. https://doi.org/10.1080/09670874.2017.1383531
- Kárpáti Z., Fejes-Tóth A., Csengele B., Szőke C., Bónis P., Marton L. C., Molnár B. P. 2016. Pheromone-based monitoring of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) in Hungary. Maydica **61** (2): 1–7.
- Kato M., Inoue T., Hamid A. A., Nagamitsu T., Merdek M. B., Nona A. R., Itino T., Yamane S., Yumoto T. 1995. Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. Population Ecology 37 (1): 59–79. https://doi.org/10.1007/BF02515762
- Kehat M., Anshelevich L., Dunkelblum E., Fraishtat P., Greenberg S. 1994. Sex pheromone traps for monitoring the codling moth: effect of dispenser type, field aging of dispenser, pheromone dose and type of trap on male captures. Entomologia Experimentalis et Applicata **70** (1): 55–62. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1994.tb01758.x
- Kehat M., Gothilf S., Dunkelblum E., Greenberg S. 1982. Sex pheromone traps as a means of improving control programs for the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). Environmental Entomology 11 (3): 727–729. https://doi.org/10.1093/ee/11.3.727
- Keil T. A. 1999. Morphology and development of the peripheral olfactory organs. In: B. S. Hansson (ed.). Insect Olfaction. Berlin, Heidelberg: Springer, p. 5–47. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2715-8 13
- Kerr J. L., Kelly D., Bader M. K. F., Brockerhoff E. G. 2017. Olfactory cues, visual cues, and semiochemical diversity interact during host location by invasive forest beetles. Journal of Chemical Ecology 43 (1): 17–25. https://doi.org/10.1007/s10886-016-0792-x
- Kessler A., Kalske A. 2018. Plant secondary metabolite diversity and species interactions. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 49: 115–138. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062406
- Keszthelyi S., Lengyel Z. 2003. Flight of the European corn borer (Ostrinia nubilalis Hbn.) as followed by light- and pheromone traps in Várda and Balatonmagyaród 2002. Journal of Central European Agriculture 4 (1): 55–64.

- Kevan P. G., Baker H. G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. Annual Review of Entomology 28: 407–453.
  - https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.002203
- Khan Z. R., Pickett J. A. 2008. Push-pull strategy for insect pest management. In: J. L. Capinera (ed.). Encyclopedia of Entomology, 2nd Edition. Berlin; Heidelberg: Springer Science & Business Media, p. 3074–3082.
- Kim K. N., Huang Q. Y., Lei C. L. 2019. Advances in insect phototaxis and application to pest management: a review. Pest Management Science 75 (12): 3135–3143. https://doi.org/10.1002/ps.5536
- Kimondiu J. M., Kumar A. R. V., Ganeshaiah K. N. 2019. Insects from light trap: do they represent total diversity? International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology. 4 (5): 1573–1578. https://doi.org/10.22161/IJEAB.45.44
- Kirkpatrick R. L., Yancey D. L., Marzke F. O. 1970. Effectiveness of green and ultraviolet light in attracting stored-product insects to traps. Journal of Economic Entomology 63 (6): 1853–1855. https://doi.org/10.1093/jee/63.6.1853
- Klowden M. J. 2013. Physiological Systems in Insects. 3rd Edition. London; San Diego: Academic Press, 682 p.
- Knudsen J. T., Eriksson R., Gershenzon J., Ståhl B. 2006. Diversity and distribution of floral scent. The Botanical Review 72 (1): 1–120. https://doi.org/10.1663/0006-8101(2006)72[1:DADOFS]2.0.CO;2
- Komonen A., Halme P., Kotiaho J. S. 2019. Alarmist by bad design: strongly popularized unsubstantiated claims undermine credibility of conservation science. Rethinking Ecology 4: 17–19. https://doi.org/10.3897/rethinkingecology.4.34440
- Kondo A., Tanaka F., Sugie H., Hokyou N. 1993. Analysis of some biological factors affecting differential pheromone trap efficiency between generations in the rice stem borer moth, *Chilo suppressalis* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae). Applied Entomology and Zoology 28 (4): 503–511. https://doi.org/10.1303/aez.28.503
- Koul O., Cuperus G. W. (eds). 2007. Ecologically-Based Integrated Pest Management. Oxfordshire, UK; Cambridge, USA: CABI, 462 p.
- Kröcher C., von, Röhrig M. 2007. Monitoring of plant pests and diseases as a base of the Germany-wide online decision support system ISIP. Journal für Verbraucherschutz und Lebensmittelsicherheit 2 (1): 50–51.
- Kumar S., Singh V. K., Nath P., Joshi P. C. 2020. An overview of anthropogenic electromagnetic radiations as risk to pollinators and pollination. Journal of Applied and Natural Science 12 (4): 675–681. https://doi.org/10.31018/jans.v12i4.2420
- Kunze J., Gumbert A. 2001. The combined effect of color and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems. Behavioral Ecology **12** (4): 447–456. https://doi.org/10.1093/beheco/12.4.447
- Labhart T., Meyer E. P. 1999. Detectors for polarized skylight in insects: a survey of ommatidial specializations in the dorsal rim area of the compound eye. Microscopy Research and Technique 47 (6): 368–379. https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0029(19991215)47:6%3C368::AID-JEMT2%3E3.0.CO;2-Q
- Laissue P. P., Vosshall L. B. 2008. The olfactory sensory map in *Drosophila*. In: G. M. Technau (ed.). Brain Development in *Drosophila melanogaster*. Advances in Experimental Medicine and Biology, Vol. 628. N. Y.: Springer, p. 102–114. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78261-4
- Lance D. R., Leonard D. S., Mastro V. C., Walters M. L. 2016. Mating disruption as a suppression tactic in programs targeting regulated lepidopteran pests in US. Journal of Chemical Ecology 42 (7): 590–605. https://doi.org/10.1007/s10886-016-0732-9
- Land M. F. 1997. Visual acuity in insects. Annual Review of Entomology 42: 147–177. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.147
- Landolt P. J., Guedot C., Zack R. S. 2011. Spotted cutworm, Xestia c-nigrum (L.) (Lepidoptera: Noctuidae) responses to sex pheromone and blacklight. Journal of Applied Entomology 135 (8): 593–600. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2010.01571.x
- Langevelde F., van, Ettema J. A., Donners M., Wallis DeVries M. F., Groenendijk D. 2011. Effect of spectral composition of artificial light on the attraction of moths. Biological Conservation 144: 2274–2281. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.06.004
- Laothawornkitkul J., Taylor J. E., Paul N. D., Hewitt C. N. 2009. Biogenic volatile organic compounds in the Earth system. New Phytologist **183** (1): 27–51. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02859.x
- Larraín S. P., Guillon M., Kalazich J., Graña F., Vásquez C. 2009. Effect of pheromone trap density on mass trapping of male potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae), and level of damage on potato tubers. Chilean Journal of Agricultural Research **69** (2): 281–285. http://doi.org/10.4067/S0718-58392009000200018

- Latash M. L. 2008. Synergy. Oxford, N. Y.: Oxford University Press, 412 p.
- Laussmann T., Dahl A., Radtke A. 2021. Lost and found: 160 years of Lepidoptera observations in Wuppertal (Germany). Journal of Insect Conservation 25 (2): 273–285. https://doi.org/10.1007/s10841-021-00296-w
- Leal W. S. 2013. Odorant reception in insects: roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes. Annual Review of Entomology **58**: 373–391. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120811-153635
- Leather S. R. 2017. "Ecological Armageddon" more evidence for the drastic decline in insect numbers. Annals of Applied Biology 172 (1): 1–3. https://doi.org/10.1111/aab.12410
- Leinonen R., Pöyry J., Söderman G., Tuominen-Roto L. 2016. Suomen Yöperhosseuranta (Nocturna) 1993–2012. Helsinki: Suomen Ympäristökeskuksen Raportteja 15, 71 p. [URL: https://helda.helsinki.fi/bitstream/handle/10138/161221/SYKEra\_15\_2016.pdf]
- Leonard A. S., Dornhaus A., Papaj D. R. 2011. Flowers help bees cope with uncertainty: signal detection and the function of floral complexity. Journal of Experimental Biology **214** (1): 113–121. https://doi.org/10.1242/jeb.047407
- Leonard A. S., Masek P. 2014. Multisensory integration of colors and scents: insights from bees and flowers. Journal of Comparative Physiology A **200** (6): 463–474. https://doi.org/10.1007/s00359-014-0904-4
- Levitt B. B., Lai H. C., Manville A. M. 2022. Effects of non-ionizing electromagnetic fields on flora and fauna, part 1. Rising ambient EMF levels in the environment. Reviews on Environmental Health 37 (1): 81–122. https://doi.org/10.1515/reveh-2021-0026
- Lin H. H., Lai J. S. Y., Chin A. L., Chen Y. C., Chiang A. S. 2007. A map of olfactory representation in the *Drosophila* mushroom body. Cell 128 (6): 1205–1217. https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.03.006
- Linn C. E., Roelofs W. L. 1989. Response specificity of male moths to multicomponent pheromones. Chemical Senses 14 (3): 421–437. https://doi.org/10.1093/chemse/14.3.421
- Lister B. C., Garcia A. 2018. Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. Proceedings of the National Academy of Sciences 115 (44): E10397–E10406. https://doi.org/10.1073/pnas.1722477115
- Liu Y., Liu C., Zhang J. C., Zhao S. Y. 2013. Discussion on applicability of the technology of using light to trap in the field of pests and diseases control in tea plantation of China. Key Engineering Materials 575–576: 487–493. https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/kem.575-576.487
- Loganathan M., Uthamasamy S. 1998. Efficacy of a sex pheromone formulation for monitoring *Heliothis armigera* Hubner moths on cotton. Journal of Entomological Research **22** (1): 35–38.
- Ludwig W. 1933. Seitenstetigkeit niederer Tiere im Ein- und Zweilichtversuche. I. *Limantria dispar*-Raupen. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie **144** (4): 469–495.
- Luo L., Huang S., Jiang X., Zhang L. 2009. Characteristics and causes for the outbreaks of beet webworm, Loxostege sticticalis in northern China during 2008. Plant Protection 35 (1): 27–33.
- Lupi D., Mesiano M. P., Adani A., Benocci R., Giacchini R., Parenti P., Zambon G., Lavazza A., Boniotti M. B., Bassi S., Colombo M., Tremolada P. 2021. Combined effects of pesticides and electromagnetic-fields on honeybees: multi-stress exposure. Insects 12 (8): 716. https://doi.org/10.3390/insects12080716
- Lyu F., Hai X., Wang Z., Yan A., Liu B., Bi Y. 2015. Integration of visual and olfactory cues in host plant identification by the Asian longhorned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) (Coleoptera: Cerambycidae). PloS One 10 (11): e0142752. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142752
- Madsen H. F., Carty B. E. 1979. Codling moth (Lepidoptera: Olethreutidae): suppression by male removal with sex pheromone traps in three British Columbia orchards. Canadian Entomologist 111 (5): 627–630. https://doi.org/10.4039/Ent111627-5
- Maelzer D. A., Zalucki M. P. 1999. Analysis of long-term light-trap data for *Helicoverpa* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) in Australia: the effect of climate and crop host plants. Bulletin of Entomological Research 89 (5): 455–463.
  - https://doi.org/10.1017/S0007485399000590
- Maelzer D., Zalucki M. P., Laughlin R. 1996. Analysis and interpretation of long term light trap data for *Helicoverpa* punctigera (Lepidoptera; Noctuidae) in Australia: population changes and forecasting pest pressure. Bulletin of Entomological Research 86 (5): 547–557. https://doi.org 10.1017/S0007485300039341

- Mahroof R. M., Phillips T. W. 2008. Responses of stored-product Anobiidae to pheromone lures and plant-derived volatiles. Journal of Applied Entomology **132** (2): 161–167. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2007.01251.x
- Maini S., Burgio G. 1990. Influence of trap design and phenylacetaldehyde upon field capture of male and female *Ostrinia nubilalis* (Hb.) (Lepidoptera, Pyralidae) and other moths. Bollettino dell'Istituto di Entomologia 'Guido Grandi' della Università degli Studi di Bologna **45**: 157–165.
- Maini S., Burgio G. 1994. Relationship between infestation and capture of adults of *Ostrinia nubilalis* (Hb.) in traps baited with sex pheromones and phenylacetaldehyde in pepper grown in tunnels. Bollettino dell'Istituto di Entomologia 'Guido Grandi' della Università degli Studi di Bologna **48**: 101–107.
- Maini S., Burgio G. 1999. *Ostrinia nubilalis* (Hb.) (Lep., Pyralidae) on sweet corn: relationship between adults caught in multibaited traps and ear damages. Journal of Applied Entomology **123** (3): 179–185. https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.1999.00331.x
- Mason K. S., Isaacs R. 2018. Juice grape canopy structure and cluster availability do not reduce middle-and late-season captures of male *Paralobesia viteana* (Lepidoptera: Totricidae) in sex pheromone traps. Environmental Entomology 47 (3): 707–714. https://doi.org/10.1093/ee/nvy044
- Mazzi D., Dorn S. 2012. Movement of insect pests in agricultural landscapes. Annals of Applied Biology 160 (2): 97–113. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2012.00533.x
- Mazzoni V., Anfora G. 2021. Behavioral manipulation for pest control. Insects 12 (4): 287. https://doi.org/10.3390/insects12040287
- McGeachie W. J. 1989. The effects of moonlight illuminance, temperature and wind speed on light-trap catches of moths. Bulletin of Entomological Research 79 (2): 185–192. https://doi.org/10.1017/S0007485300018162
- McMeniman C. J., Corfas R. A., Matthews B. J., Ritchie S. A., Vosshall L. B. 2014. Multimodal integration of carbon dioxide and other sensory cues drives mosquito attraction to humans. Cell 156 (5): 1060–1071. https://doi.org/10.1016/j.cell.2013.12.044
- McQuate G. T. 2014. Green light synergistally enhances male sweetpotato weevil response to sex pheromone. Scientific Reports 4: 4499. https://doi.org/10.1038/srep04499
- Melero Y., Stefanescu C., Pino J. 2016. General declines in Mediterranean butterflies over the last two decades are modulated by species traits. Biological Conservation 201: 336–342. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.07.029
- Menzel R. 2012. The honeybee as a model for understanding the basis of cognition. Nature Reviews Neuroscience 13 (11): 758–768. https://doi.org/10.1038/nrn3357
- Metcalf R. L., Kogan M. 1987. Plant volatiles as insect attractants. Critical Reviews in Plant Sciences 5 (3): 251–301. https://doi.org/10.1080/07352688709382242
- Meyer-Rochow V. B. 2019. Eyes and vision of the bumblebee: a brief review on how bumblebees detect and perceive flowers. Journal of Apiculture **34** (2): 107–115. https://doi.org/10.17519/apiculture.2019.06.34.2.10
- Mikkola K. 1972. Behavioural and electrophysiological responses of night-flying insects, especially Lepidoptera, to near-ultraviolet and visible light. Annales Zoologici Fennici 9 (4): 225–254.
- Miller J. R., Gut L. J. 2015. Mating disruption for the 21st century: matching technology with mechanism. Environmental Entomology **44** (3): 427–453. https://doi.org/10.1093/ee/nvv052
- Miller J. R., Gut L. J., de Lame F. M., Stelinski L. L. 2006a. Differentiation of competitive vs. non-competitive mechanisms mediating disruption of moth sexual communication by point sources of sex pheromone (Part 1): Theory. Journal of Chemical Ecology 32 (10): 2089–2114. https://doi.org/10.1007/s10886-006-9134-8
- Miller J. R., Gut L. J., de Lame F. M. Stelinski L. L. 2006b. Differentiation of competitive vs. non-competitive mechanisms mediating disruption of moth sexual communication by point sources of sex pheromone (Part 2): Case studies. Journal of Chemical Ecology 32 (10): 2115–2143. https://doi.org/10.1007/s10886-006-9136-6
- Miluch C. E., Dosdall L. M., Evenden M. L. 2013. The potential for pheromone-based monitoring to predict larval populations of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.), in canola (*Brassica napus* L.). Crop Protection 45: 89–97.
  - https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.11.023

- Mishra A., Sharma P., Gupta A. K., Fatima P., Kumar P. 2019. Control of insect pest through biomolecules and traps. In: B. D. Kaushik, D. Kumar, Md. Shamim (eds). Biofertilizers and Biopesticides in Sustainable Agriculture. Oakville: Apple Academic Press, p. 91–112.
- Missa O., Basset Y., Alonso A., Miller S. E., Curletti G., De Meyer M., Eardley C., Mansell M. W., Wagner T. 2009. Monitoring arthropods in a tropical landscape: relative effects of sampling methods and habitat types on trap catches. Journal of Insect Conservation 13 (1): 103–118. http://dx.doi.org/10.1007/s10841-007-9130-5
- Mitchell É. (ed.) 1980. Management of insect pests with semiochemicals: concepts and practice. Proceedings of an International Colloquium on Management of Insect Pests with Semiochemicals, March 23–28, 1980. Gainesville, Florida, USA. N. Y.: Plenum Press, 1981, 514 p.
- Mitchell E. R., Agee H. R., Heath R. R. 1989. Influence of pheromone trap color and design on capture of male velvetbean caterpillar and fall armyworm moths (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of Chemical Ecology 15 (6): 1775–1784. https://doi.org/10.1007/BF01012265
- Miyatake T., Yokoi T., Fuchikawa T., Korehisa N., Kamura T., Nanba K., Ryouji S., Kamioka N., Hironaka M., Osada M., Hariyama T., Sasaki R., Shinoda K. 2016. Monitoring and detecting the cigarette beetle (Coleoptera: Anobiidae) using ultraviolet (LED) direct and reflected lights and/or pheromone traps in a laboratory and a storehouse. Journal of Economic Entomology 109 (6): 2551–2560. https://doi.org/10.1093/jee/tow225
- Mizell R. F., Martin F. G., Tedders W. L. 2007. Behavioral response by *Hylobius pales*, *Pachylobius picivorus* (Coleoptera: Curculionidae) and *Xylotrechus sagittatus* (Coleoptera: Cerambycidae) to trap visual and olfactory cues and an estimate of trap efficiency. Journal of Entomological Science **42** (4): 558–572. https://doi.org/10.18474/0749-8004-42.4.558
- Mkiga A. M., Mohamed S. A., du Plessis H., Khamis F. M., Akutse K. S., Nderitu P. W., Niassy S., Muriithi B. W., Ekesi S. 2021. Compatibility and efficacy of *Metarhizium anisopliae* and sex pheromone for controlling *Thaumatotibia leucotreta*. Journal of Pest Science 94 (2): 393–407. https://doi.org/10.1007/s10340-020-01281-z
- Mochizuki F., Fukumoto T., Noguchi H., Sugie H., Morimoto T., Ohtani K. 2002. Resistance to a mating disruptant composed of (Z)-11-tetradecenyl acetate in the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* (Yasuda) (Lepidoptera: Tortricidae). Applied Entomology and Zoology **37** (2): 299–304. https://doi.org/10.1303/aez.2002.299
- Mochizuki F., Noguchi H., Sugie H., Tabata J., Kainoh Y. 2008. Sex pheromone communication from a population resistant to mating disruptant of the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honma*i Yasuda (Lepidoptera: Tortricidae). Applied Entomology and Zoology **43** (2): 293–298. https://doi.org/10.1303/aez.2008.293
- Molnár B. P., Tóth Z., Fejes-Tóth A., Dekker T., Kárpáti Z. 2015. Electrophysiologically-active maize volatiles attract gravid female European corn borer, Ostrinia nubilalis. Journal of Chemical Ecology 41 (11): 997–1005. https://doi.org/10.1007/s10886-015-0640-4
- Monbiot G. [Интернет-документ] 2017. Insectageddon: farming is more catastrophic than climate breakdown. The Guardian 20.10.2017. [URL: https://www.theguardian.com/commentisfree/2017/oct/20/insectageddon-farming-catastrophe-climate-breakdown-insect-populations]
- Montagné N., De Fouchier A., Newcomb R. D., Jacquin-Joly E. 2015. Advances in the identification and characterization of olfactory receptors in insects. Progress in Molecular Biology and Translational Science 130: 55–80. https://doi.org/10.1016/bs.pmbts.2014.11.003
- Montgomery G. A., Dunn R. R., Fox R., Jongejans E., Leather S. R., Saunders M. E., Shortall C. R., Tingley M. W., Wagner D. L. 2020. Is the insect apocalypse upon us? How to find out. Biological Conservation 241: 108327. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108327
- Morse R. A., Hooper T. (eds). 1985. The Illustrated Encyclopedia of Beekeeping. N. Y.: E. P. Dutton, 432 p.
- Muirhead-Thomson R. C. 1991. Trap Responses of Flying Insects: the Influence of Trap Design on Capture Efficiency. London: Academic Press, 304 p.
- Murali-Baskaran R. K., Sharma K. C., Kaushal P., Kumar J., Parthiban P., Senthil-Natha S., Mankin R. W. 2018. Role of kairomone in biological control of crop pests a review. Physiological and Molecular Plant Pathology 101: 3–15. https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2017.07.004
- Murtaza G., Ramzan M., Ghani M. U., Munawar N., Majeed M., Perveen A., Umar K. 2019. Effectiveness of different traps for monitoring sucking and chewing insect pests of crops. Egyptian Academic Journal of Biological Sciences A, Entomology 12 (6): 15–21. https://doi.org/10.21608/eajbsa.2019.58298

- Nightingale W. H. 1983. Insect traps. Patent of invention No GB2052942A, 07.04.1983. Application No GB7925176A filled 19.07.1979. Status expired.
- Nofemela R. S. 2010. The ability of synthetic sex pheromone traps to forecast *Plutella xylostella* infestations depends on survival of immature stages. Entomologia Experimentalis et Applicata **136** (3): 281–289. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2010.01029.x
- Noskov A., Bendix, J., Friess N. 2021. A review of insect monitoring approaches with special reference to radar techniques. Sensors 21 (4): 1474. https://doi.org/10.3390/s21041474
- Nowinszky L. 2003. The orientation of insects by light major theories. In: L. Nowinszky (eds.). The Handbook of Light Trapping. Szombathely, Hungary: Savaria University Press, p. 15–18.
- Nowinszky L., Puskás J. 2015. Sex ratio analysis of some Macrolepidoptera species collected by Hungarian forestry light traps. Acta Silvatica et Lignaria Hungarica 11 (2): 99–110. https://doi.org/10.1515/aslh-2015-0008
- Nyambo B. T. 1988. A comparative assessment of pheromone and light traps as tools for monitoring *Heliothis armigera* in Tanzania. International Journal of Pest Management 34 (4): 448–454. https://doi.org/10.1080/09670878809371300
- Nyambo B. T. 1989. Assessment of pheromone traps for monitoring and early warning of *Heliothis armigera* Hübner (Lepidoptera, Noctuidae) in the western cotton-growing areas of Tanzania. Crop Protection 8 (3): 188–192. https://doi.org/10.1016/0261-2194(89)90025-2
- Oerke E. C., Dehne H. W., Schonbeck F., Weber A. 1994. Crop Production and Crop Protection: Estimated Losses in Major Food and Cash Crops. Amsterdam: Elsevier, 808 p.
- Oh M. S., Lee C. H., Lee S. G., Lee H. S. 2011. Evaluation of high power light emitting diodes (HPLEDs) as potential attractants for adult *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry **54** (3): 416–422. https://doi.org/10.3839/jksabc.2011.065
- Oh S. M., Jeong K., Seo J. T., Moon S. J. 2021. Multisensory interactions regulate feeding behavior in *Drosophila*. Proceedings of the National Academy of Sciences 118 (7): e2004523118. https://doi.org/10.1073/pnas.2004523118
- Ômura H. 2018. Plant secondary metabolites in host selection of butterfly. In: J. Tabata (ed.). Chemical Ecology of Insects. Boca Raton: CRC Press, p. 3–27.
- Östrand F., Elek J. A., Steinbauer M. J. 2007. Monitoring autumn gum moth (*Mnesampela privata*): relationships between pheromone and light trap catches and oviposition in eucalypt plantations. Australian Forestry **70** (3): 185–191. https://doi.org/10.1080/00049158.2007.10675019
- Otálora-Luna F., Lapointe S. L., Dickens J. C. 2013. Olfactory cues are subordinate to visual stimuli in a neotropical generalist weevil. PloS One 8 (1): e53120. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053120
- Otieno J. A., Stukenberg N., Weller J., Poehling H. M. 2018. Efficacy of LED-enhanced blue sticky traps combined with the synthetic lure Lurem-TR for trapping of western flower thrips (*Frankliniella occidentalis*). Journal of Pest Science **91** (4): 1301–1314. https://doi.org/10.1007/s10340-018-1005-x
- Owens A. C. S., Lewis S. M. 2018. The impact of artificial light at night on nocturnal insects: a review and synthesis. Ecology and Evolution **8** (22): 11337–11358. https://doi.org/10.1002/ece3.4557
- Pal S., Chatterjee H., Senapati S. K. 2014. Monitoring of *Helicoverpa armigera* using pheromone traps and relationship of moth activity with larval infestation on carnation (*Dianthus caryophyllus*) in Darjeeling Hills. Journal of Entomological Research 38 (1): 23–26.
- Pan H., Xiu C., Lu Y. 2015. A combination of olfactory and visual cues enhance the behavioral responses of *Apolygus lucorum*. Journal of Insect Behavior **28** (5): 525–534. https://doi.org/10.1007/s10905-015-9521-5
- Pan H., Xu Y., Liang G., Wyckhuys K. A., Yang Y., Lu Y. 2020. Field evaluation of light-emitting diodes to trap the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. Crop Protection 137: 105267. https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105267
- Papadopoulou S. C., Buchelos C. T. 2002. Comparison of trapping efficacy for *Lasioderma serricorne* (F.) adults with electric, pheromone, food attractant and control-adhesive traps. Journal of Stored Products Research **38** (4): 375–383.
  - https://doi.org/10.1016/S0022-474X(01)00039-X

- Park I., Eigenbrode S. D., Cook S. P., Harmon B. L., Hinz H. L., Schaffner U., Schwarzländer M. 2018. Examining olfactory and visual cues governing host-specificity of a weed biological control candidate species to refine pre-release risk assessment. BioControl 63 (3): 377–389. https://doi.org/10.1007/s10526-018-9867-7
- Park I., Schwarzländer M., Hinz H. L., Schaffner U., Eigenbrode S. D. 2019. A simple approach to evaluate behavioral responses of insect herbivores to olfactory and visual cues simultaneously: the double stacked y-tube device and portable volatile collection system. Arthropod-Plant Interactions 13: 139–149. https://doi.org/10.1007/s11829-018-9663-4
- Park J. H., Lee H. S. 2017. Phototactic behavioral response of agricultural insects and stored-product insects to light-emitting diodes (LEDs). Applied Biological Chemistry 60 (2): 137–144. https://doi.org/10.1007/s13765-017-0263-2
- Paulk A. C., Dacks A. M., Phillips-Portillo J., Fellous J. M., Gronenberg W. 2009. Visual processing in the central bee brain. Journal of Neuroscience 29 (32): 9987–9999. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1325-09.2009
- Pélozuelo L., Frérot B. 2007. Monitoring of European corn borer with pheromone-baited traps: review of trapping system basics and remaining problems. Journal of Economic Entomology **100** (6): 1797–1807. https://doi.org/10.1093/jee/100.6.1797
- Peshin R., Dhawan A. K. (eds). 2009. Integrated Pest Management. Berlin: Springer Sci. & Business Media B. V., Vol. 1: Innovation-Development Process, 690 p.; Vol. 2: Dissemination and Impact, 634 p.
- Petkevicius K., Lofstedt C., Borodina I. 2020. Insect sex pheromone production in yeasts and plants. Current Opinion in Biotechnology **65**: 259–267. https://doi.org/10.1016/j.copbio.2020.07.011
- Pickett J. A., Wadhams L. J., Woodcock C. M. 1993. Exploiting behaviorally active phytochemicals in crop protection. In: T. A. Van Beek, H. Breteler (eds). Phytochemistry and Agriculture. Oxford: Claredon Press, p. 62–75.
- Pickett J. A., Wadhams L. J., Woodcock C. M. 1997. Developing sustainable pest control from chemical ecology. Agriculture, Ecosystems & Environment 64 (2): 149–156. https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00033-9
- Popp J., Hantos K. 2011. The impact of crop protection on agricultural production. Studies in Agricultural Economics 113 (1): 47–66. http://dx.doi.org/10.22004/ag.econ.102401
- Potting R. P. J., Perry J. N., Powell W. J. E. M. 2005. Insect behavioural ecology and other factors affecting the control efficacy of agro-ecosystem diversification strategies. Ecological Modelling 182 (2): 199–216. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.07.017
- Prasad Y., Prabhakar M. 2012. Pest monitoring and forecasting. In: D. P. Abrol, U. Shankar (eds). Integrated Pest Management: Principles and Practice. Oxfordshire, UK: CAB International, p. 41–57.
- Prasannakumar N. R., Chakravarthy A. K., Naveen A. H. 2012. Influence of weather parameters on pheromone trap catches of potato cutworm, *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae). Current Biotica 5 (4): 508–512.
- Raguso R. A., Willis M. A. 2002. Synergy between visual and olfactory cues in nectar feeding by naïve hawkmoths, Manduca sexta. Animal Behaviour 64 (5): 685–695. https://doi.org/10.1006/anbe.2002.4010
- Raimondo S., Strazanac J. S., Butler L. 2004. Comparison of sampling techniques used in studying Lepidoptera population dynamics. Environmental Entomology **33** (2): 418–425. https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.2.418
- Rak Cizej M., Persolja J. 2013. The methods of monitoring and management the European corn borer (Ostrinia nubilalis) in Slovenian hop garden. In: International Hop Growers' Convention, Proceedings of the Scientific Commission, Kiev, Ukraine, 04–09 June 2013, p. 69–72. [URL: https://d-nb.info/1037703790/34#page=69]
- Rak Cizej M., Šporar K., Štefančič M., Štefančič M., Belušic G. 2014. Preizkus LED svetlobne vabe pri spremljanju pojava koruzne vešče (*Ostrinia nubilalis* Hübner). Hmeljarski Bilten **21** (1): 17–29. [URL: https://www.dlib.si/stream/URN:NBN:SI:DOC-H14BLULJ/31ab4414-5175-46c6-a31d-0143558c1955/PDF]
- Ramamurthy V. V., Akhtar M. S., Patankar N. V., Menon P., Kumar R., Singh S. K., Ayri S., Parveen S., Mittal V. 2010. Efficiency of different light sources in light traps in monitoring insect diversity. Munis Entomology & Zoology 5 (1): 109–114.
- Ramaswamy S. B., Cardé R. T., Witter J. A. 1983. Relationships between catch in pheromone-baited traps and larval density of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae). Canadian Entomologist 115 (11): 1437–1443. https://doi.org/10.4039/Ent1151437-11

- Ramsden M. W., Kendall S. L., Ellis S. A., Berry P. M. 2017. A review of economic thresholds for invertebrate pests in UK arable crops. Crop Protection 96: 30–43. https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.01.009
- Rawat R. K., Keval R., Chakravarty S., Ganguly S. 2017. Monitoring of gram pod borer, *Helicoverpa armigera* (Hübner) through pheromone traps on long duration pigeonpea [*Cajanus cajan* (L.) Millsp.]. Journal of Entomology and Zoology Studies **5** (5): 665–669.
- Reardon B. J., Sumerford D. V., Sappington T. W. 2006. Impact of trap design, windbreaks, and weather on captures of European corn borer (Lepidoptera: Crambidae) in pheromone-baited traps. Journal of Economic Entomology 99 (6): 2002–2009. https://doi.org/10.1093/jee/99.6.2002
- Reddy G. V., Guerrero A. 2004. Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. Trends in Plant Science 9 (5): 253–261. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.03.009
- Reddy G. V., Guerrero A. 2010. New pheromones and insect control strategies. Vitamins & Hormones 83: 493–519. https://doi.org/10.1016/S0083-6729(10)83020-1
- Regnier F. E. 1971. Semiochemicals structure and function. Biology of Reproduction 4 (3): 309–326. https://doi.org/10.1093/biolreprod/4.3.309
- Reinecke A., Hilker M. 2014. Plant semiochemicals perception and behavioural responses by insects. In: C. Voelckel, G. Jander (eds). Annual Plant Reviews. Vol. 47: Insect-Plant Interactions. Chichester, UK: John Wiley & Sons, p. 115–153.
- Reisenman C. E., Lei H., Guerenstein P. G. 2016. Neuroethology of olfactory-guided behavior and its potential application in the control of harmful insects. Frontiers in Physiology 7: 271. https://doi.org/10.3389/fphys.2016.00271
- Renou M., Guerrero A. 2000. Insect parapheromones in olfaction research and semiochemical-based pest control strategies. Annual Review of Entomology **48**: 605–630. https://doi.org/10.1146/annurev.ento.45.1.605
- Rensburg J. B. J. van 1992. Evaluation of pheromone trapping systems in relation to light trap captures of the maize stalk borer, *Busseola fusca* (Fuller) (Lepidoptera: Noctuidae). South African Journal of Plant and Soil 9 (3): 144–149. https://doi.org/10.1080/02571862.1992.10634618
- Renwick J. A. A., Chew F. S. 1994. Oviposition behavior in Lepidoptera. Annual Review of Entomology 39: 377–400. https://doi.org/10.1146/annurev.en.39.010194.002113
- Rhainds M., Lavigne D., Rideout T., Candau J. N. 2019. Temporal variation in abundance of male and female spruce budworms at combinatory associations of light traps and pheromone traps. Entomologia Experimentalis et Applicata 167 (6): 526–533.
- Rhainds M., Therrien P., Morneau L. 2015. Pheromone-based monitoring of spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) larvae in relation to trap position. Journal of Economic Entomology **109** (2): 717–723. https://doi.org/10.1093/jee/tov393

https://doi.org/10.1111/eea.12806

- Rhodes C. J. 2019. Are insect species imperilled? Critical factors and prevailing evidence for a potential global loss of the entomofauna: a current commentary. Science Progress 102 (2): 181–196. https://doi.org/10.1177/0036850419854291
- Rice K. B., Cullum J. P., Wiman N. G., Hilton R., Leskey T. C. 2017. Halyomorpha halys (Hemiptera: Pentatomidae) response to pyramid traps baited with attractive light and pheromonal stimuli. Florida Entomologist 100 (2): 449–453. https://doi.org/10.1653/024.100.0207
- Riley C. V. 1885. Traps for the moths. In: Fourth Report of the United States Entomological Commission: Being a Revised Edition of Bulletin No. 3, and the Final Report on the Cotton Worm. U. S. Government Printing Office, p. 314–321.
- Rizvi S. A. H., George J., Reddy G. V., Zeng X., Guerrero A. 2021. Latest developments in insect sex pheromone research and its application in agricultural pest management. Insects 12 (6): 484. https://doi.org/10.3390/insects12060484
- Roach S. H. 1975. *Heliothis zea* and *H. virescens*: moth activity as measured by blacklight and pheromone traps. Journal of Economic Entomology **68** (1): 17–21. https://doi.org/10.1093/jee/68.1.17
- Robinson H. S., Robinson P. J. M. 1950. Some notes on the observed behaviour of Lepidoptera in the vicinity of light-sources together with a description of a light-trap designed to take entomological samples. Entomologist's Gazette 1: 3–20.

- Rodriguez-Saona C. R., Stelinski L. L. 2009. Behavior-modifying strategies in IPM: theory and practice. In: R. Peshin, A. K. Dhawan (eds). Integrated Pest Management: Innovation-Development Process. Dordrecht: Springer, p. 263–315. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8992-3 11
- Roge G. M. 2021. Pheromones as component of integrated pest management. Entomology, Ornithology & Herpetology: Current Research 10 (4): 1000244
- Roitberg B. D. 2007. Why pest management needs behavioral ecology and vice versa. Entomological Research 37 (1): 14–18. https://doi.org/10.1111/j.1748-5967.2007.00045.x
- Romeis J., Shelton A. M., Kennedy G. G. (eds). 2008. Integration of Insect-Resistant Genetically Modified Crops within IPM Programs. Dordrecht: Springer Sci. & Business Media, 441 p.
- Saad A. D., Scott D. R. 1981. Repellency of pheromones released by females of *Heliothis armigera* and *H. zea* to females of both species. Entomologia Experimentalis et Applicata **30** (2): 123–127. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1981.tb03085.x
- Sambaraju K. R., Phillips T. W. 2008. Responses of adult *Plodia interpunctella* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae) to light and combinations of attractants and light. Journal of Insect Behavior 21 (5): 422–439. https://doi.org/10.1007/s10905-008-9140-5
- Sánchez-Bayo F., Wyckhuys K. A. G. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: a review of its drivers. Biological Conservation 232: 8–27. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020
- Sappington T. W. 2018. Migratory flight of insect pests within a year-round distribution: European corn borer as a case study. Journal of Integrative Agriculture 17 (7): 1485–1505. https://doi.org/10.1016/S2095-3119(18)61969-0
- Sappington T. W., Showers W. B. 1983. Adult European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) flight activity in and away from aggregation sites. Environmental Entomology 12 (4): 1154–1158. https://doi.org/10.1093/ee/12.4.1154
- Savoldelli S., Trematerra P. 2011. Mass-trapping, mating-disruption and attracticide methods for managing stored-product insects: success stories and research needs. Stewart Postharvest Review 7 (3): 1–8. https://doi.org/10.2212/spr.2011.3.7
- Schauff M. E. (ed.). 2001. Collecting and Preserving Insects and Mites: Techniques and Tools. Washington DC: Systematic Entomology Laboratory, USDA, 68 p. [URL: https://manualzz.com/doc/12328857/insects--collecting-and-preserving-insects-and-mites-too...].
- Scheper J., Reemer M., van Kats R., Ozinga W. A., van der Linden G. T. J., Schaminée J. H. J., Siepel H., Kleijn D. 2014. Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key factor driving wild bee decline in the Netherlands. Proceedings of the National Academy of Sciences 111 (49): 17552–17557. https://doi.org/10.1073/pnas.1412973111
- Schlyter F., Zhang Q. H., Liu G. T., Ji L. Z. 2001. A successful case of pheromone mass trapping of the bark beetle *Ips duplicatus* in a forest island, analysed by 20-year time-series data. Integrated Pest Management Reviews 6: 185–196. https://doi.org/10.1023/A:1025767217376
- Schmidt-Büsser D., von Arx M., Guerin P. M. 2009. Host plant volatiles serve to increase the response of male European grape berry moths, *Eupoecilia ambiguella*, to their sex pheromone. Journal of Comparative Physiology A **195** (9): 853–864. https://doi.org/10.1007/s00359-009-0464-1
- Schneider D. 1957. Elektrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mechanorezeptoren der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. Zeitschrift für vergleichende Physiologie **40** (1): 8–41. https://doi.org/10.1007/BF00298148
- Schneider D. 1999. Insect pheromone research: some history and 45 years of personal recollections. IOBC WPRS Bulletin 22 (9): 1–8.
- Schröder M. L., Glinwood R., Ignell R., Krüger K. 2017. The role of visual and olfactory plant cues in aphid behaviour and the development of non-persistent virus management strategies. Arthropod-Plant Interactions 11: 1–13.
  - https://doi.org/10.1007/s11829-016-9463-7
- Schuch S., Wesche K., Schaefer M. 2012. Long-term decline in the abundance of leafhoppers and planthoppers (Auchenorrhyncha) in Central European protected dry grasslands. Biological Conservation **149** (1): 75–83. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.02.006
- Schultzhaus J. N., Saleem S., Iftikhar H., Carney G. E. 2017. The role of the *Drosophila* lateral horn in olfactory information processing and behavioral response. Journal of Insect Physiology **98**: 29–37. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.11.007

- Seibold S., Gossner M. M., Simons N. K., Blüthgen N., Müller J., Ambarlı D., Ammer C., Bauhus J., Fischer M., Habel J. C., Linsenmair K. E., Nauss T., Penone C., Prati D., Schall P., Schulze E. D., Vogt J., Wllauer S., Weisser W. W. 2019. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. Nature 574 (7780): 671–674. https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3
- Shapas T. J., Burkholder W. E., Boush G. M. 1977. Population suppression of *Trogoderma glabrum* by using pheromone luring for protozoan pathogen dissemination. Journal of Economic Entomology **70** (4): 469–474. https://doi.org/10.1093/jee/70.4.469
- Sharma A. K., Bisen U. K. 2013. Taxonomic documentation of insect pest fauna of vegetable ecosystem collected in light trap. International Journal of Environmental Science: Development and Monitoring 4 (3): 1–8.
- Sharma A., Sandhi R. K., Reddy G. V. 2019. A review of interactions between insect biological control agents and semiochemicals. Insects 10 (12): 439. https://doi.org/10.3390/insects10120439
- Sheikh A. H., Thomas M., Bhandari R., Bunkar K. 2016. Light trap and insect sampling: an overview. International Journal of Current Research 8 (11): 40868–40873.
- Shimoda M., Honda K. I. 2013. Insect reactions to light and its applications to pest management. Applied Entomology and Zoology 48 (4): 413–421. https://doi.org/10.1007/s13355-013-0219-x
- Shortall C. R., Cook L. 2022. Counts of melanic forms of three species of moth in the Rothamsted Insect Survey light-trap network. Rothamsted Research. https://doi.org/10.23637/rothamsted.98810
- Showers W. B., Reed G. L., Robinson J. F., DeRozari M. B. 1976. Flight and sexual activity of the European corn borer. Environmental Entomology 5 (6): 1099–1104. https://doi.org/10.1093/ee/5.6.1099
- Silva A. A. da, Rebêlo J. M. M., Carneiro B. F., Castro M. P. P., de Sousa de Almeida M., Ponte I. S., Aguiar J. V. C., Silva F. S. 2019. Exploiting the synergistic effect of kairomones and light-emitting diodes on the attraction of phlebotomine sand flies to light traps in Brazil. Journal of Medical Entomology **56** (5): 1441–1445. https://doi.org/10.1093/jme/tjz073
- Silva A. P. O. da, Martins J. R., Goulart H. F., Riffel A., Vaz J. C., Santana A. E. G. 2018. Pest management in stored products: the case of the cigarette beetle, *Lasioderma serricorne* (Coleoptera: Anobiidae). In: E. Lichtfouse (ed.). Sustainable Agriculture Reviews. Vol. 27. Cham, Switzerland: Springer, p. 61–89. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75190-0 3
- Smart L. E., Aradottir G. I., Bruce T. J. A. 2014. Role of semiochemicals in integrated pest management. In: D. P. Abrol (ed.). Integrated Pest Management: Current Concepts and Ecological Perspective. San Diego, California: Academic Press, p. 93–109. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-398529-3.00007-5.
- Smart L. E., Blight M. M., Hick A. J. 1997. Effect of visual cues and a mixture of isothiocyanates on trap capture of cabbage seed weevil, *Ceutorhynchus assimilis*. Journal of Chemical Ecology 23 (4): 889–902. https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000006378.65158.ca
- Sonkar J., Ganguli J., Ganguli R. N. 2012. Studies on correlation of pheromone trap catch of *H. armigera* (Hubner) with larval population in field and weather parameters. Agricultural Science Digest **32** (3): 204–208.
- Soumit D., Sinjini B. 2019. Insect fauna captured by light trapping in new town area, north 24 parganas, West Bengal. Indian Journal of Entomology **81** (1): 73–74. https://doi.org/10.5958/0974-8172.2019.00028.2
- Southwood T. R. E., Henderson P. A., Woiwod I. P. 2003. Stability and change over 67 years the community of Heteroptera as caught in a light-trap at Rothamsted, UK. European Journal of Entomology 100 (4): 557–561. https://doi.org/10.14411/eje.2003.084
- Srivastava C. P., Srivastava R. P. 1989. Comparison of *Heliothis armigera* (Hubner) male moth catches in light and pheromone traps at Udaipur, Rajasthan, India. International Journal of Tropical Insect Science 10 (5): 565–568. https://doi.org/10.1017/S1742758400021664
- Stavenga D. 2002. Colour in the eyes of insects. Journal of Comparative Physiology A 188: 337–348. https://doi.org/10.1007/s00359-002-0307-9
- Steinbauer M. J. 2003. Using ultra-violet light traps to monitor autumn gum moth, *Mnesampela privata* (Lepidoptera: Geometridae), in south-eastern Australia. Australian Forestry **66** (4): 279–286. https://doi.org/10.1080/00049158.2003.10674922
- Stern V. M., Smith R., van den Bosch R., Hagen K. 1959. The integration of chemical and biological control of the spotted alfalfa aphid: the integrated control concept. Hilgardia 29 (2): 81–101. https://doi.org/10.3733/hilg.v29n02p081

- Stockel J., Sureau F, Carles J. P. 1984. Signification et limites du piégeage sexuel de la pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* Hb. (Lépid. Pyralidae): recherche d'une relation entre captures de mâles et niveau de population. Agronomie 4 (7): 597–602.
- Stökl J., Steiger S. 2017. Evolutionary origin of insect pheromones. Current Opinion in Insect Science 24: 36–42. https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.09.004
- Stork N. E. 2018. How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? Annual Review of Entomology 63: 31–45. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348
- Stukenberg N., Gebauer K., Poehling H. M. 2015. Light emitting diode (LED)-based trapping of the greenhouse whitefly (*Trialeurodes vaporariorum*). Journal of Applied Entomology **139** (4): 268–279. https://doi.org/10.1111/jen.12172
- Suckling D. M., Stringer L. D., Jiménez-Pérez A., Walter G. H., Sullivan N., El-Sayed A. M. 2018. With or without pheromone habituation: possible differences between insect orders? Pest Management Science 74 (6): 1259–1264. https://doi.org/10.1002/ps.4828)
- Suckling D. M., Stringer L. D., Kean J. M., Lo P. L., Bell V., Walker J. T., Twidle A. M, Jiménez-Pérezg A., El-Sayed A. M. 2015. Spatial analysis of mass trapping: how close is close enough? Pest Management Science 71 (10): 1452–1461. https://doi.org/10.1002/ps.3950
- Suh E., Bohbot J. D., Zwiebel L. J. 2014. Peripheral olfactory signaling in insects. Current Opinion in Insect Science 6: 86–92. https://doi.org/10.1016/j.cois.2014.10.006
- Svensson G. P., Ryne C., Löfstedt C. 2002. Heritable variation of sex pheromone composition and the potential for evolution of resistance to pheromone-based control of the Indian meal moth, *Plodia interpunctella*. Journal of Chemical Ecology **28** (7): 1447–1461. https://doi.org/10.1023/A:1016204820674
- Swengel S. R., Schlicht D., Olsen F., Swengel A. B. 2011. Declines of prairie butterflies in the midwestern USA. Journal of Insect Conservation 15 (1): 327–339. https://doi.org/10.1007/s10841-010-9323-1
- Szentkirályi F. 1999. Long-term Insect Monitoring System (LIMSYS) based on light trap network. In: E. Kovács-Láng, E. Molnár, G. Kröel-Dulay, S. Barabás (eds). Long-Term Ecological Research in the Kiskunság, Hungary. Vácrátót: Institute of Ecology and Botany of the Hungarian Academy of Sciences, p. 22–24.
- Szentkirályi F. 2002. Fifty years-long insect survey in Hungary: T. Jeremy's contribution to light-trapping. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 48 (Supl. 1): 85–105.
- Tabata J., Noguchi H., Kainoh Y., Mochizuki F., Sugie H. 2007. Sex pheromone production and perception in the mating disruption-resistant strain of the smaller tea leafroller moth, *Adoxophyes honmai*. Entomologia Experimentalis et Applicata 122 (2): 145–153. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2006.00500.x
- Tang Y. C., Zhou C. L., Chen X. M., Zheng H. 2013. Visual and olfactory responses of seven butterfly species during foraging. Journal of Insect Behavior 26 (3): 387–401. https://doi.org/10.1007/s10905-012-9358-0
- Taschenberg E. F., Roelofs W. L. 1978. Male redbanded leafroller moth orientation disruption in vineyards. Environmental Entomology 7 (1): 103–106. https://doi.org/10.1093/ee/7.1.103
- Tasin M., Bäckman A. C., Coracini M., Casado D., Ioriatti C., Witzgall P. 2007. Synergism and redundancy in a plant volatile blend attracting grapevine moth females. Phytochemistry 68 (2): 203–209. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2006.10.015
- Taylor L. R., French R. A. 1974. Rothamsted insect survey fifth annual summary. In: Rothamsted Experimental Station Report for 1973, Part 2. Dorking: Adlard & Son Ltd., Bartholomew Press, p. 240–269. https://doi.org/10.23637/ERADOC-1-8
- Thiagarajan D., Sachse S. 2022. Multimodal information processing and associative learning in the insect brain. Insects 13: 332. https://doi.org/10.3390/insects13040332
- Thomas C. D., Jones T. H., Hartley S. E. 2019. "Insectageddon": a call for more robust data and rigorous analyses. Global change biology **25** (6): 1891–1892. https://doi.org/10.1111/gcb.14608

- Thorsteinson A. J. 1960. Host selection in phytophagous insects. Annual Review of Entomology 5: 193–218. https://doi.org/10.1146/annurev.en.05.010160.001205
- Tingle F. C., Mitchell E. R. 1981. Relationships between pheromone trap catches of male tobacco budworm, larval infestations, and damage levels in tobacco. Journal of Economic Entomology **74** (4): 437–440. https://doi.org/10.1093/jee/74.4.437
- Tóth M., Szarukán I., Nagy A., Ábri T., Katona V., Kőrösi Sz., Nagy T., Szarvas Á., Koczor S. 2016. An improved female-targeted semiochemical lure for the European corn borer *Ostrinia nubilalis* Hbn. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica **51** (2): 247–254. https://doi.org/10.1556/038.51.2016.2.9
- Tóth M., Szarukán I., Nagy A., Furlan L., Benvegnù I., Rak Cizej M., Ábri T., Kéki T., Körösi S., Pogonyi A., Toshova T., Velchev D., Atanasova D., Kurtulus A., Kaydan B. M., Signori A. 2017. European corn borer (Ostrinia nubilalis Hbn., Lepidoptera: Crambidae): comparing the performance of a new bisexual lure with that of synthetic sex pheromone in five countries. Pest Management Science 73 (12): 2504–2508. https://doi.org/10.1002/ps.4645
- Tovée M. J. 1995. Ultra-violet photoreceptors in the animal kingdom: their distribution and function. Trends in Ecology & Evolution 10 (11): 455–460. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89179-X
- Trematerra P. 1997. Integrated pest management of stored-product insects: practical utilization of pheromones. Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz **70** (3): 41–44. https://doi.org/10.1007/BF01996919
- Truxa C., Fiedler K. 2012. Attraction to light from how far do moths (Lepidoptera) return to weak artificial sources of light? European Journal of Entomology **109** (1): 77–84. https://doi.org/10.14411/eje.2012.010
- Turlings T. C., Erb M. 2018. Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: mechanisms, ecological relevance, and application potential. Annual Review of Entomology 63: 433–452. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043507
- Turner W. B. 1918. Female Lepidoptera at light traps. Journal of Agricultural Research 14 (3): 135-149.
- Tuttle A. F., Ferro D. N., Idoine K. 1988. Role of visual and olfactory stimuli in host finding of adult cabbage root flies, *Delia radicum*. Entomologia Experimentalis et Applicata 47 (1): 37–44. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1988.tb02279.x
- Väisänen R. 1993. Valtakunnallinen yöperhosseuranta. Baptria 18: 9–11.
- Van Der Kooi C. J., Stavenga D. G., Arikawa K., Belušič G., Kelber A. 2021. Evolution of insect color vision: from spectral sensitivity to visual ecology. Annual Review of Entomology 66: 435–461. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-061720-071644
- Van der Sluijs J. P. 2020. Insect decline, an emerging global environmental risk. Current Opinion in Environmental Sustainability **46**: 39–42. https://doi.org/10.1016/j.cosust.2020.08.012
- Van Dyck H., Van Strien A. J., Maes D., Van Swaay C. A. 2009. Declines in common, widespread butterflies in a landscape under intense human use. Conservation Biology **23** (4): 957–965. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01175.x
- Van Klink R., Bowler D. E., Gongalsky K. B., Swengel A. B., Gentile A., Chase J. M. 2020. Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. Science 368 (6489): 417–420. https://doi.org/10.1126/science.aax9931
- Vega F. E., Dowd P. F., Lacey L. A., Pell J. K., Jackson D. M., Klein M. G. 2000. Dissemination of beneficial microbial agents by insects. In: L. A. Lacey, H. K. Kaya (eds). Field Manual of Techniques in Invertebrate Pathology: Application and Evaluation of Pathogens for Control of Insects and Other Invertebrate Pests. Dordrecht: Springer, p. 153–177. https://doi.org/10.1007/978-94-017-1547-8 6
- Verheijen F. J. 1958. The mechanisms of the trapping effect of artificial light sources upon animals. Archives Néerlandaises de Zoologie 13 (1): 1–107.
- Visalakshmi V., Ra P., Krishnayya P. V. 2000. Utility of sex pheromone for monitoring *Heliothis armigera* (Hüb.) infesting sunflower. Journal of Entomological Research **24** (3): 255–258.
- Visser J. H. 1986. Host odor perception in phytophagous insects. Annual Review of Entomology 31: 121–144. http://doi.org/10.1146/annurev.ento.31.1.121
- Voerman S., Persoons C. J., Priesner E. 1984. Sex attractant for currant clearwing *moth Synanthedon tipuliformis* (Clerck) (Lepidoptera: Sesiidae). Journal of Chemical Ecology **10** (9): 1371–1376. https://doi.org/10.1007/BF00988118

- Vreysen M. J. B., Robinson A. S., Hendrichs J. (eds). 2007. Area-Wide Control of Insect Pests: from Research to Field Implementation. Dordrecht, the Netherlands: Springer, 792 p.
- Vuts J., Razov J., Kaydan M. B., Tóth M. 2012. Visual and olfactory cues for catching parasitic wasps (Hymenoptera: Scoliidae). Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae **58** (4): 351–359.
- Wagner D. L. 2020. Insect declines in the Anthropocene. Annual Review of Entomology 65: 457–480. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025151
- Wagner D. L., Fox R., Salcido D. M., Dyer L. A. 2021. A window to the world of global insect declines: moth biodiversity trends are complex and heterogeneous. Proceedings of the National Academy of Sciences 118 (2): e2002549117. https://doi.org/10.1073/pnas.2002549117
- Wang T., Montell C. 2007. Phototransduction and retinal degeneration in *Drosophila*. Pflügers Archiv European Journal of Physiology 454: 821–847. https://doi.org/10.1007/s00424-007-0251-1
- Waringer J. A. 1991. Phenology and the influence of meteorological parameters on the catching success of light-trapping for Trichoptera. Freshwater Biology **25** (2): 307–319. https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb00493.x
- Warren M. S., Maes D., van Swaay C. A. M., Goffart P., Van Dyck H., Bourn N. A. D., Wynhoff I., Hoare D., Ellis S. 2021. The decline of butterflies in Europe: problems, significance, and possible solutions. Proceedings of the National Academy of Sciences 118 (2): e2002551117. https://doi.org/10.1073/pnas.2002551117
- Webster R. P., Charlton R. E., Schal C., Cardé R. T. 1986. High-efficiency pheromone trap for the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae). Journal of Economic Entomology **79** (4): 1139–1142. https://doi.org/10.1093/jee/79.4.1139
- Weinzierl R., Henn T., Koehler, P. G., Tucker C. L. 2005. Insect Attractants and Traps. University of Florida, IFAS Extension, ENY277. [URL: http://ufdcimages.uflib.ufl.edu/IR/00/00/27/94/00001/IN08000.pdf]
- Welter S., Pickel C., Millar J., Cave F., Van Steenwyk R., Dunley J. 2005. Pheromone mating disruption offers selective management options for key pests. California Agriculture **59** (1): 16–22. https://doi.org/10.3733/ca.v059n01p16
- Wepprich T., Adrion J. R., Ries L., Wiedmann J., Haddad N. M. 2019. Butterfly abundance declines over 20 years of systematic monitoring in Ohio, USA. PLoS One 14 (7): e0216270. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216270
- Wessnitzer J., Webb B. 2006. Multimodal sensory integration in insects towards insect brain control architectures. Bioinspiration & Biomimetics 1 (3): 63.
- Whitfield E. C., Lobos E., Cork A., Hall D. R. 2019. Comparison of different trap designs for capture of noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae) with pheromone and floral odor attractants. Journal of Economic Entomology 112 (5): 2199–2206. https://doi.org/10.1093/jee/toz093
- Whittaker R. H., Feeny P. P. 1971. Allelochemics: chemical interactions between species. Science 171 (3973): 757–770. https://doi.org/10.1126/science.171.3973.757
- Wicker-Thomas C. 2011. Evolution of insect pheromones and their role in reproductive isolation and speciation.

  Annales de la Société Entomologique de France 47 (1–2): 55–62.

  https://doi.org/10.1080/00379271.2011.10697696
- Wigglesworth V. B. 1934. Insect Physiology. London: Methuen & Co. Ltd.; N. Y.: John Wiley & Sons Inc., 154 p. Williams C. B. 1939. An analysis of four years captures of insects in a light trap. Part I. General survey; sex proportion; phenology; and time of flight. Transactions of the Royal Entomological Society of London 89 (6):
- Williams C. B. 1940. An analysis of four years captures of insects in a light trap. Part II. The effect of weather conditions on insect activity; and the estimation and forecasting of changes in the insect population. Transactions of the Royal Entomological Society of London 90 (8): 227–306.
- Williams C. B. 1948. The Rothamsted light trap. Proceedings of the Royal Entomological Society in London, Series A, General Entomology 23 (7–9): 80–85. https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1948.tb00623.x
- Wilson A., Bauer L. 1986. Light and pheromone traps: their place in monitoring *Heliothis* abundance. In: Proceedings of the 3rd Australian Cotton Conference. Surfers Paradise, Queensland, Australia, August 20th–21st, 1986. Wee Waa: Australian Cotton Grower's Research Association, p. 239–243.

- Witzgall P., Kirsch P., Cork A. 2010. Sex pheromones and their impact on pest management. Journal of Chemical Ecology **36** (1): 80–100.
  - https://doi.org/10.1007/s10886-009-9737-y
- Witzgall P., Stelinski L., Gut L., Thomson D. 2008. Codling moth management and chemical ecology. Annual Review of Entomology **53**: 503–522.
  - https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093323
- Yadav A., Keval R., Yadav A. 2021. Monitoring of gram pod borer, *Helicoverpa armigera* (Hübner) through pheromone traps in different modules of short duration pigeonpea. Legume Research An International Journal 44 (10): 1192–1197. http://doi.org/10.18805/LR-4231
- Yamamura K., Yokozawa M., Nishimori M., Ueda Y., Yokosuka T. 2006. How to analyze long-term insect population dynamics under climate change: 50-year data of three insect pests in paddy fields. Population Ecology 48: 31–48.
  - https://doi.org/10.1007/s10144-005-0239-7
- Yang L. H., Postema E. G., Hayes T. E., Lippey M. K., MacArthur-Waltz D. J. 2021. The complexity of global change and its effects on insects. Current Opinion in Insect Science 47: 90–102. https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.05.001
- Yang Z., Bengtsson M., Witzgall P. 2004. Host plant volatiles synergize response to sex pheromone in codling moth, *Cydia pomonella*. Journal of Chemical Ecology **30** (3): 619–629. https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000018633.94002.af
- Yathom S. 1981. Sex ratio and mating status of *Earias insulana* females (Lepidoptera: Noctuidae) collected from light traps in Israel. Israel Journal of Entomology **15**: 97–100.
- Yela J. L., Holyoak M. 1997. Effects of moonlight and meteorological factors on light and bait trap catches of noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae). Environmental Entomology 26 (6): 1283–1290. https://doi.org/10.1093/ee/26.6.1283
- Yew J. Y., Chung H. 2015. Insect pheromones: an overview of function, form, and discovery. Progress in Lipid Research 59: 88–105. https://doi.org/10.1016/j.plipres.2015.06.001
- Zalucki M. P., Furlong M. J. 2005. Forecasting *Helicoverpa* populations in Australia: a comparison of regression based models and a bioclimatic based modeling approach. Insect Science **12** (1): 45–56. https://doi.org/10.1111/j.1672-9609.2005.00007.x
- Zekeya N., Dubois T., Smith J., Ramasamy S. 2022. Field effectiveness of *Metarhizium anisopliae* and pheromone traps against *Phthorimaea absoluta* on tomato in Tanzania. Crop Protection **156**: 105942. https://doi.org/10.1016/j.cropro.2022.105942
- Zhang Y. J., Jiang Y. Y., Jiang X. F. 2008. Advances on the key control techniques of *Loxostege sticticalis* in China. China Plant Protection 28 (5): 15–19.

# CONTROL OF THE HARMFUL INSECT BEHAVIOUR: LIGHT AND CHEMICAL SIGNALS AND THEIR COMBINED ACTION

## A. N. Frolov

*Keywords*: plant protection, trap, LED, semiochemical, attractiveness, synergy, monitoring, management.

#### SUMMARY

Environmental safety is the most important requirement for the functioning of modern plant protection, and therefore a promising direction for its development is the search for ways to control the behaviour of pests using non-toxic electromagnetic radiation (light) and chemical compounds of natural origin (semiochemicals). The paper deals with a wide range of issues related to theoretical substantiation and practical implementation of light and chemical signals, both individually and jointly, to control insect behaviour. First, we discuss modern ideas about the structural and functional organisation of the visual and olfactory receptor systems of insects, the peculiarities of visual and olfactory perception, and multimodal mechanisms of sensory information processing, which provide complex forms of behaviour.

Further, we briefly describe the history of the development of the biophysical direction in plant protection (artificial light sources) and research in the field of chemical ecology of insects, including the use of pheromone products to suppress the reproduction of pests (mass catch, disorientation, indirect methods of population control). The closest attention in the paper is paid to the peculiarities of the practical use of light emitters and biologically active substances (synthetic sex attractants and semiochemicals of plant origin with a kairomone function) for monitoring and implementation of killing measures against harmful insects, their strengths and weaknesses are considered and discussed in detail, advantages and disadvantages are evaluated, efficiency and safety for beneficial insects, including specific examples. Since the combined usage of light radiation and semiochemicals is often characterized by a synergistic effect in relation to the attraction of target entomological objects, it is very important to develop and apply traps, the design of which allows simultaneous application of both visual and olfactory stimuli to attract insects.

УДК 575.2:595.752.2

# МИТОХОНДРИАЛЬНЫЙ ГЕН *ND4* КАК МАРКЕР ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ ТЛЕЙ (HEMIPTERA, APHIDIDAE)

# © 2022 г. Н. В. Алпатьева,\* И. Н. Анисимова,\*\* Е. Е. Радченко\*\*\*

Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова ул. Большая Морская, 42, 44, С.-Петербург, 190000 Россия \*e-mail: alpatievanatalia@mail.ru, \*\*e-mail: irina\_anisimova@inbox.ru,\_ \*\*\*e-mail: eugene\_radchenko@rambler.ru (автор для переписки)

Поступила в редакцию 18.05.2021 г. После доработки 31.03.2022 г. Принята к публикации 1.07.2022 г.

С использованием технологии высокопродуктивного секвенирования нового поколения (NGS) изучали полиморфизм фрагмента гена *ND4*, кодирующего субъединицу 4 НАДН-дегидрогеназы. Оценивали спектр точечных замен в образцах из популяций люцерновой (*Aphis craccivora* С. L. Koch), большой злаковой (*Sitobion avenae* F.), черемухово-злаковой (*Rhopalosiphum padi* <u>L</u>.) и обыкновенной злаковой (*Schizaphis graminum* Rondani) тлей. Насекомых собирали в Краснодарском крае и на Северо-Западе России. Выявлены митохондриальные гаплотипы, нуклеотидные последовательности которых совпадали с референсными на 96–100 %. Уровень внутривидового полиморфизма гена *ND4* у *A. craccivora* составил 0.2–4.0, *S. avenae* – 0.2–1.9, *Rh. padi* – 0.9–3.3, и у *Sch. graminum* – 0.2–0.9 %. Доля полиморфных сайтов в последовательности гена *ND4* у разных видов тлей оказалась выше, чем в пределах одного вида. Анализ соотношения митохондриальных гаплотипов позволяет исследовать влияние различных факторов (например, устойчивость растения-хозяина) на структуру популяций насекомых. Выявлено существенное различие между образцами, собранными одновременно на различающихся по устойчивости к *Sch. graminum* сортах сорго, по соотношению гаплотипов Sg1–Sg3, а на умеренно устойчивом образце Ефремовское белое обнаружен уникальный гаплотип Sg4.

Ключевые слова: Aphididae, популяции, ген ND4, нуклеотидные замены, транзиции, трансверсии.

DOI: 10.31857/S0367144522030029, EDN: HNRAUP

В последнее время на многих сельскохозяйственных культурах существенно увеличилась вредоносность тлей. Так, в результате интродукции ячменной (русской пшеничной) тли *Diuraphis noxia* (Kurdjumov) в США потери урожая пшеницы и ячменя только на западе страны с 1986 г. (первое обнаружение вредителя) за 20 лет превысили 1 миллиард долларов (Mittal et al., 2008). Генетическая однородность агроценозов способствует ускорению микроэволюции вредных организмов (Жученко, 2012). В ряде случаев идентифицировано весьма значительное число генов устойчивости растений к тлям, однако далеко не все аллели эффективны. Способность тлей приспосабли-

ваться к устойчивому растению-хозяину обусловливает необходимость изучения изменчивости генетической структуры популяции, источником которой могут быть иммиграция вирулентных клонов в локальную популяцию, мутационный процесс и комбинативная изменчивость внутри локальной популяции. Знание структуры популяций и эколого-генетических механизмов микроэволюции насекомых необходимо для разработки принципов регулирования экосистем и эффективного управления популяциями вредителей.

В последнее время для идентификации видов и изучения популяционной структуры растительноядных насекомых используют однонуклеотидный полиморфизм (SNP) митохондриальных и ядерных генов. Наиболее популярны в подобного рода исследованиях гены, кодирующие субъединицы 1, 4 и 5 фермента НАДН-дегидрогеназы (NDI, ND4, ND5), субъединицы 1 и 2 цитохромоксидазы (COI, CO2), а также гены рибосомальной РНК ( $5.8S\ rRNA$  и  $28S\ rRNA$ ); применяют и транскриптомный анализ митохондриального генома в целом (Song et al., 2016; Toju, Baba, 2018; Marquina et al., 2019; Ponce et al., 2021). Ген, кодирующий субъединицу 1 цитохромоксидазы (COI), чаще других используют при исследовании популяций насекомых, в том числе различных видов тлей (Song et al., 2016; Wongsa et al., 2017). Кроме того, значительный нуклеотидной полиморфизм в последовательности этого гена позволяет использовать его как штрих-код для идентификации видов животного царства (Ratnasingham, Hebert, 2007).

Значительно меньше изучен полиморфизм *ND4*. Субъединица, кодируемая этим геном, входит в состав гидрофобного комплекса НАДН-убихинон-оксидоредуктазы — первого мультибелкового комплекса дыхательной цепи переноса электронов. В аннотированной последовательности митохондриальной ДНК люцерновой тли *Aphis craccivora* С. L. Koch (КХ447142.10) ген *ND4* расположен между 6791-й и 8048-й нуклеотидными позициями. Аикхионбаре и Майо (Aikhionbare, Mayo, 2000) анализировали популяции обыкновенной злаковой тли *Schizaphis graminum* Rondani в США и охарактеризовали фрагмент этого гена как высокополиморфный по сравнению с фрагментами цитохрома *b* (сут*b*) и субъединицей 1 НАДН-дегидрогеназы (*ND1*). Аналогичные результаты получены и с помощью транскриптомного анализа 37 митохондриальных генов: в популяции люцерновой тли в Китае обнаружили около 4 % полиморфных сайтов в последовательности гена *ND4* (Song et al., 2016). Ранее нами при сравнении образцов из популяций обыкновенной злаковой тли, собранных в Дагестане и Краснодарском крае на разных культурах и в разное время года, был выявлен значительный полиморфизм фрагмента этого гена (Radchenko et al., 2019).

Цель настоящей работы — с помощью высокопродуктивного секвенирования нового поколения (NGS) оценить диагностическую ценность однонуклеотидного полиморфизма фрагмента гена ND4 для исследования популяций видов тлей, различающихся по особенностям биологии и специфичности к растениям-хозяевам.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили 5 выборок из популяций тлей, питавшихся на различных растениях-хозяевах в 2019 г. Большая злаковая *Sitobion avenae* (F.) и черемухово-злаковая *Rhopalosiphum padi* (L.) тли заселяли посевы ячменя (*Hordeum vulgare* L.) научнопроизводственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (С.-Петербург, Пушкин), люцерновая тля *Aphis craccivora* С. L. Косh заселяла посевы гуара (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.)

Таиь.) в Краснодарском крае (Гулькевичский р-н, Кубанская опытная станция ВИР – КОС ВИР). На КОС ВИР была собрана и обыкновенная злаковая тля *Schizaphis graminum* (Rondani), питав-шаяся на сортах зернового сорго, которые различались по устойчивости к вредителю: Ефремовском белом (умеренно устойчивом) и СЛВ-2 (восприимчивом). В каждом случае было собрано не менее 300 насекомых в нескольких (5–20) точках. Насекомых помещали в пробирки с завинчивающимися крышками с 70%-ным этанолом и хранили при температуре –20 °C. Таксономическую принадлежность насекомых определяли в лаборатории с помощью определителя Г. Х. Шапошникова (Шапошников, 1964).

Изучали полиморфизм фрагмента гена ND4 длиной 438 пар нуклеотидов (п. н.), который расположен между 7048-й и 7485-й позициями референсной последовательности КХ447142.1 в информационной базе нуклеотидных последовательностей NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov). Перед выделением ДНК заспиртованный материал сушили при комнатной температуре. Суммарную ДНК выделяли SDS-буфером (100 мМ трис-HCl, pH 9.0; 100 мМ ЭДТА; 1.0 % SDS) по разработанному нами протоколу (Алпатьева и др., 2019). Секвенирование фрагментов митохондриального гена ND4 проводили на приборе Illumina MiSeq (Illumina, США) с помощью набора реактивов MiSeq® ReagentKit v3 (600 cycle) с двусторонним чтением ( $2 \times 300$  п. н.). Работа выполнялась с использованием оборудования ЦКП «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» Всероссийского научно-исследовательского института сельскохозяйственной микробиологии. Праймеры для амплификации фрагмента указаны в табл. 1. Данные, полученные в результате секвенирования образцов, обрабатывали с использованием пакетов программного обеспечения «Trimmomatic» (Bolger et al., 2014) и «QIIME» (Caporaso et al., 2010). На первом этапе проводили первичный анализ качества прочтения, отбор последовательностей на основе качества чтения отдельных оснований (basepairquality), объединение парно-концевых последовательностей с участком перекрытия не менее 35 оснований, а также удаление последовательностей, длина которых составляет менее 180 п. н. На втором этапе обработки из библиотек удаляли все служебные участки (праймеры), а также последовательности, содержащие протяженные гомополимерные повторы. Для получения таблицы частот уникальных последовательностей (ASV, Amplicon Sequence Variant) проводились процедуры денойзинга и удаления химер с помощью программного пакета dada2 (Callahan et al., 2016).

Последовательности идентифицировали с помощью международной базы нуклеотидных последовательностей NCBI GenBank и поисковой системы BLAST (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi). Варианты, которые встречались с низкой (менее 1 %) частотой, исключались из анализа. Выравнивание и кластерный анализ последовательностей проводили с помощью программы MEGA7 (Китаг et al., 2016). В качестве референсных использовали последовательности гена ND4 из аннотированных митохондриальных геномов насекомых: KX447142.1 (A. craccivora), KJ742384.1 (S. avenae), КТ447631.1 (Rh. padi) и AY531391.1 (Sch. graminum). Для трансляции использовали код 5.

Попарное сравнение последовательностей по числу нуклеотидных замен на каждый сайт проводили с помощью метода *максимального* комбинированного правдоподобия (*maximum composite likelihood* method) (Tamura et al., 2004) в программе MEGA7 (Kumar et al., 2016).

Таблица 1. Последовательности олигонуклеотидов, разработанные для амплификации фрагментов ND4 у Aphis craccivora C. L. Koch, Sitobion avenae (F.), Rhopalosiphum padi (L.) u Schizaphis graminum (Rondani)

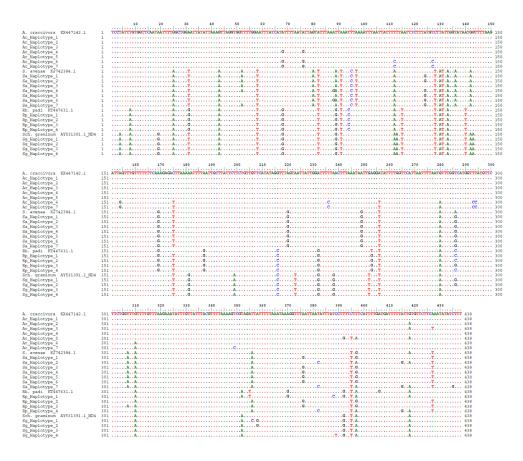
Вид тли	Праймер	Последовательность прямого праймера F $5'  ightarrow 3'$	Последовательность обратного праймера R $5'  oup 3'$
A. craccivora	AcND4	ACCAAAAGCTCATGTTGAAGC	CCAAATAAATTAAAAGAAGGAGA
S. avenae	SaND4	ACCTAAGGCTCATGTTGAAGC	CCAAATAAATTTAAAGAAGGAGGA
Rh. padi	RpND4	TCCAAAGGCTCATGTTGAGGC	CCAAATAAATTTAAAGATGGGGA
Sch. graminum	SgND4	TCCAAAAGCTCATGTTGAAGC	CCAAATAAATTTAAAGAGGGAGGA

Примечания видов равна 483 п. н.

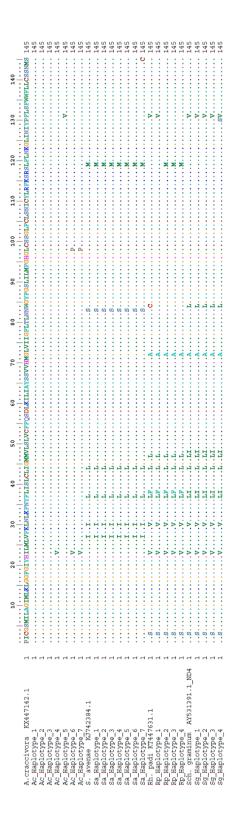
Таблица 2. Анализ полиморфизма фрагмента гена ND4 в выборках Aphis craccivora C. L. Koch, Sitobion avenae (F.), Rhopalosiphum padi (L.) и Schizaphis graminum (Rondani)

Число несиноними-	5	1	7	1	
Число синоними- ческих замен		11	8	12	7
H	1	22.2	28.6	50.0	25.0
IbIX	Σ	4	7	7	1
сий в разн идах	3-й	3	_	5	1
Число трансверсий в разных нуклеотидах	2-й	0	-	0	0
	1-й	-	0	2	0
×	Σ	14	7	7	3
сло транзиций в разных нуклеотидах	3-й	6	7	7	П
	2-й	1	0	0	0
Числ	1-й	4	0	0	2
Число выявленных гаплотипов		7	7	4	4
Вид тли		A. craccivora	S. avenae	Rh. padi	Sch. graminum

С помощью высокопроизводительного секвенирования (NGS) в пяти суммарных пробах ДНК *А. craccivora*, *S. avenae*, *Rh. padi* и *Sch. graminum* было получено более 50 000 последовательностей. После удаления праймеров, используемых для ПЦР, длина «полезного» фрагмента *ND4* составила 438 п. н. Однонуклеотидный (SNP) полиморфизм, обнаруженный в изученных образцах, позволил идентифицировать гаплотипы по гену *ND4*. Так, в анализируемых последовательностях *А. craccivora* найдено 18 полиморфных сайтов, которые позволили идентифицировать 7 гаплотипов *ND4*, в выборках *S. avenae* – 9 полиморфных сайтов и 7 гаплотипов, *Rh. padi* – 14 полиморфных сайтов и 4 гаплотипа, в двух образцах *Sch. graminum* – 4 полиморфных сайта и 4 гаплотипа (рис. 1). В кодируемых белковых последовательностях были найдены точечные замены (рис. 2). Две субпопуляции *Sch. graminum*, сформировавшиеся на разных сортах сорго, различались по соотношению гаплотипов Sg1–Sg3, а на уме-



**Рис. 1.** Выравнивание нуклеотидных последовательностей фрагмента *ND4*, выявленных в популяциях *Aphis craccivora* С. L. Koch, *Sitobion avenae* (F.), *Rhopalosiphum padi* (L.) и *Schizaphis graminum* (Rondani). Для сравнения приведены сиквенсы KX447142.1, KJ742384.1, KT447631.1 и AY531391.1 из международной базы последовательностей BLAST (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi).

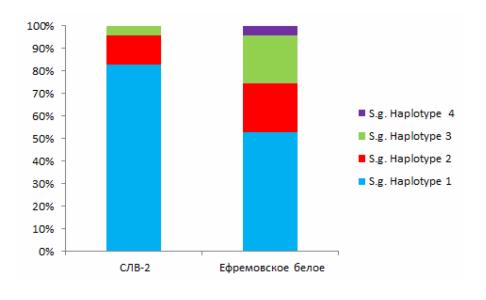


**Рис. 2.** Выравнивание кодируемых фрагментом ND4 аминокислотных последовательностей, выявленных в популяциях Aphis craccivora C. L. Roch, Sitobion avenae (F.), Rhopalosiphum padi (L.) и Schizaphis graminum (Rondani). Для сравнения приведены сиквенсы AOR53753.1, AII03065.1, АМV74158.1 и AAS00822.1 из международной базы последовагельностей BLAST (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi). Нумерация аминокислот соответствует последовательности AOR53753.1(A. craccivora).

ренно устойчивом образце Ефремовское белое выявлен уникальный гаплотип Sg4. Соотношение идентифицированных в субпопуляциях *Sch. graminum* гаплотипов представлено на рис. 3. Все полученные последовательности сходны с референсными KX447142.1 (*A. craccivora*), KJ742384.1 (*S. avenae*), KT447631.1 (*Rh. padi*) и AY531391.1 (*Sch. graminum*) на 96–100 %.

В пределах изученных выборок изменчивость фрагментов (рассчитанная по числу замен на каждый сайт последовательности и выраженная в процентах) варьировала в диапазоне 0.2–4.0 % у A. craccivora, 0.2–1.9 % – у S. avenae, 0.9–3.3 % – у Rh. padi, и 0.2-0.9 % - y Sch. graminum. Идентифицированные варианты различались точечными мутациями разных типов (транзиции и трансверсии). Транзиции – замены одного пуринового (аденин или гуанин) (А + G) либо пиримидинового (цитозин или тимин) (С → Т) основания на другое. Трансверсии – это замены между пуринами и пиримидинами ( $A \leftrightarrow T$ ,  $A \leftrightarrow C$ ,  $G \leftrightarrow T$ ,  $G \leftrightarrow C$ ). Следовательно, ожидаемым отношением числа транзиций к числу трансверсий является 1 : 2 (если предположить, что все замены одинаково вероятны). Однако показано, что скорость таких мутаций варьирует у разных организмов (Keller et al., 2006). Оба типа мутаций могут приводить к заменам аминокислот (смысловые замены) или, напротив, вследствие вырожденности генетического кода могут быть синонимическими (не приводить к аминокислотным заменам). В каждой изученной нами выборке насекомых были обнаружены как смысловые, так и синонимические замены в кодирующих триплетах. В табл. 2 приведена характеристика обнаруженных в выборках замен.

У *А. craccivora* выявлено 18 полиморфных сайтов, среди которых 14 транзиций: пять  $G \leftrightarrow A$  и четыре  $T \leftrightarrow C$  в третьем положении кодонов, одна транзиция  $G \leftrightarrow A$  в первом положении, три  $T \leftrightarrow C$  – в первом и одна  $T \leftrightarrow C$  – во втором, а также 4 транс-



**Рис. 3.** Соотношение гаплотипов фрагмента гена *ND4* (%) в субпопуляциях *Schizaphis graminum* (Rondani), собранных одновременно на образцах сорго СЛВ-2 и Ефремовское белое.

версии: три  $A \leftrightarrow T$  находятся в третьем положении, а одна  $T \leftrightarrow G - в$  первом. В пяти случаях нуклеотидные замены приводят к аминокислотным, т. е. являются смысловыми. Все они относятся к консервативным заменам и обусловливают функционально эквивалентную замену аминокислот. Например, в позиции 211 предполагаемой аминокислотной последовательности белка ND4 замена изолейцина на валин происходит благодаря транзиции  $A \leftrightarrow G$  первого нуклеотида в соответствующем кодоне, а для аминокислоты в позиции 286  $T \leftrightarrow C$  замены нуклеотидов в первом и втором положениях кодона приводят к замещению лейцин/пролин (см. рис. 2). Все смысловые замены в вариантах ND4, выявленных у A. craccivora, связаны с взаимным обменом незаряженных гидрофобных аминокислот, что не приводит к существенным изменениям физико-химических свойств белка.

В выборке из популяции S. avenae обнаружено 9 полиморфных сайтов. Среди них — 7 транзиций (шесть  $G \leftrightarrow A$  и одна  $T \leftrightarrow C$  в третьем положении кодонов), а также две трансверсии ( $A \leftrightarrow T$  находится в третьем положении кодонов и  $C \leftrightarrow G$  — во втором). Последняя замена является смысловой и приводит к смене полярных незаряженных аминокислот: серин  $\leftrightarrow$  цистеин (позиция 333) (см. рис. 2).

В выборке из популяции Rh. padi найдено 14 полиморфных сайтов: 7 транзиций (пять  $G \leftrightarrow A$  и две  $T \leftrightarrow C$  в третьем положении кодонов) и 7 трансверсий (четыре  $A \leftrightarrow T$  и одна  $C \leftrightarrow G$  находятся в третьем положении кодонов, а одна  $A \leftrightarrow T$  и одна  $T \leftrightarrow G -$  в первом). Две транзиции в первом кодоне привели к смене неполярных гидрофобных лейцина и метионина в позиции 307, а также валина и фенилаланина — в позиции 319 предполагаемой белковой последовательности фрагмента гена ND4 (см. рис. 2).

В субпопуляциях *Sch. graminum* обнаружено 4 полиморфных сайта, среди которых 3 транзиции ( $G \leftrightarrow A$  в третьем положении кодонов и две  $T \leftrightarrow C - в$  первом) и одна  $A \leftrightarrow T$  трансверсия в третьем положении кодона. У варианта Sg4 одна из  $T \leftrightarrow C$  трансверсий в первом кодоне привела к кардинальной замене полярной незаряженной аминокислоты серин на неполярный, гидрофобный фенилаланин в позиции 318 (см. рис. 2). Такой вариант замены с частотой 4.1 % обнаружен только в субпопуляции *Sch. graminum*, питавшейся на сорте Ефремовское белое (см. рис. 3).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Доля нуклеотидных замен в исследованных выборках тлей составила 0.2–3.3 %, что позволило идентифицировать у разных видов от 4 до 7 митохондриальных гаплотипов. По литературным данным, сходные результаты были получены и для фрагмента митохондриального гена *CO1*, уровень полиморфизма которого варьировал от 0.2 до 2.7 % при исследовании люцерновой тли в Таиланде и достигал 1.04 % в популяциях *A. craccivora*, *Aphis fabae* Scopoli, *A. gossypii* Glover, *Acyrthosiphon pisum* (Harris), *Brevicoryne brassicae* (L.), *Lipaphis pseudobrassicae* (Davis) и *Myzus persicae* (Sulzer) в Кении (Kinyanjui et al., 2016; Wongsa et al., 2017). Большинство выявленных нами замен – синонимические (не приводят к смене аминокислот), что также согласуется с результатами предыдущих исследований (Song et al., 2016).

Соотношение числа транзиций и трансверсий — важный показатель, который характеризует изменчивость популяций, в нашем исследовании оказался вариабельным (см. табл. 2). Считается, что полиморфизм кодирующих участков генома определяется пре-имущественно транзициями. Так, у трех видов рода  $Drosophila\ Fall\'en-D.\ melanogaster$ 

Меідеп (изучен полиморфизм 24 локусов), *D. simulans* Sturtevant (12 локусов) и *D. pseudoobscura* Frolova (5 локусов) — число транзиций превышало число трансверсий вдвое (Moriyama, Powell, 1996). Широко изученный в популяциях насекомых полиморфизм гена *CO1* определялся преимущественно трансверсиями (Karthika et al., 2016; Wongsa et al., 2017). При исследовании выборки *Rh. padi* частоты двух типов мутаций были тождественны, в то время как в выборках *A. craccivora*, *Sch. graminum* и *S. avenae* преобладали транзиции.

Нами выявлено существенное различие между образцами, собранными одновременно на различающихся по устойчивости к *Sch. graminum* сортах сорго, по соотношению гаплотипов Sg1–Sg3, а на умеренно устойчивом образце Ефремовское белое обнаружен уникальный гаплотип Sg4 (см. рис. 3). Ранее при изучении северокавказских (краснодарской и дагестанской) популяций *Sch. graminum* мы выявили 16 вариантов последовательностей гена *ND4*, причем подавляющее число замен относилось к транзициям. В краснодарской популяции по соотношению гаплотипов различались выборки клонов тли, собранные как одновременно на восприимчивом и умеренно устойчивом к фитофагу генотипах сорго, так и в разные периоды вегетации на одном образце растения-хозяина (Radchenko et al., 2019). Выявленный нами значительный однонуклеотидный полиморфизм фрагмента гена *ND4* может быть использован при изучении структуры популяций тлей.

Доля полиморфных сайтов в последовательности гена ND4 у разных видов тлей оказалась выше (4.5–10.4 %), чем у образцов одного вида (до 4.0 %).

Некоторые сайты, вариабельные у одного вида, оказались мономорфными у другого. Например, только у A. craccivora встречались замены, которые вызывали синонимические и смысловые замены аминокислот в позициях 211, 213, 225, 230, 239, 267, 273, 281, 286, 291, 304, у S. avenae – в позициях 205 и 333, у Rh. padi – 390, 305, 306, 311, 317 и 323, у S. graminum – 318. В исследованных выборках сочетание 38 замен в 30 кодирующих триплетах было уникально для изученных видов, что согласуется с результатами кластерного анализа. На кладограмме (рис. 4) все найденные нуклеотидные последовательности образуют 4 четко различимые группы, соответствующие изученным видам A. craccivora, S. avenae, Rh. padi и Sch. graminum. Около 30 % замен являются смысловыми и обусловливают 10 видоспецифичных замен аминокислот в последовательности белка. Таким образом, как нуклеотидные, так и аминокислотные последовательности ND4 позволяют определить видовую принадлежность любого гаплотипа. При попарном сравнении видов соотношение типов замен (транзиций и трансверсий) было примерно одинаковым. Лишь A. craccivora отличался от Sch. graminum большим числом трансверсий по сравнению с транзициями. Возможно, не только SNP, но и тип замены в последовательности гена ND4 является видоспецифичным признаком.

Значительный полиморфизм и особенности нуклеотидных замен характеризуют фрагмент митохондриального гена ND4 не только как эффективный маркер для видовой идентификации, но также и как инструмент для изучения внутрипопуляционной изменчивости разных видов тлей при воздействии биотических и абиотических факторов среды.

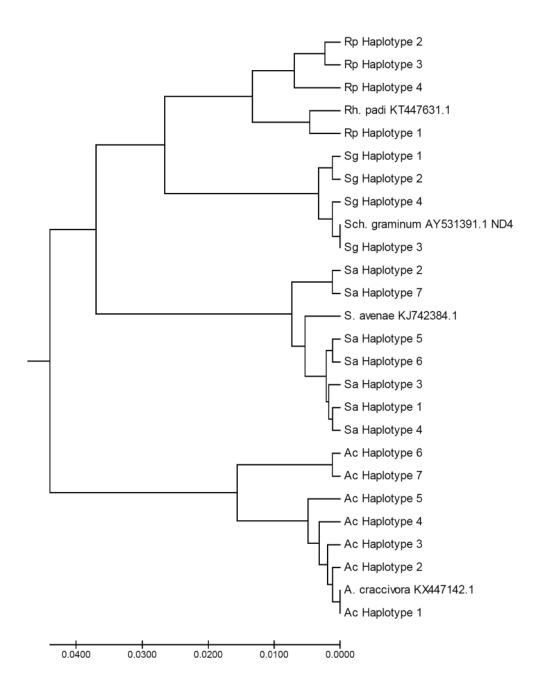


Рис. 4. Степень сходства нуклеотидной последовательности фрагмента ND4 длиной 438 п. н. у Aphis craccivora C. L. Koch, Sitobion avenae (F.), Rhopalosiphum padi (L.) и Schizaphis graminum (Rondani). Кладограмма построена в программе MEGA7 (Кишаг et al., 2016) с помощью алгоритма UPGMA (метод невзвешенной попарной группировки с усреднением – unweighted pair group method using arithmetic averages) (Sneath, Sokal, 1973).

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0481-2022-0001 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве» и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-016-00048).

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алпатьева Н. В., Антонова О. Ю., Радченко Е. Е., Абдуллаев Р. А., Карабицина Ю. И., Анисимова И. Н. 2019. ПЦР-диагностика вредных организмов гуара. Методические указания. СПб.: ВИР, 36 с. https://doi.org/10.30901/978-5-907145-44-3
- Жученко А. А. 2012. Роль мобилизации генетических ресурсов цветковых растений, их идентификации и систематизации в формировании адаптивно-интегрированной системы защиты агроценозов, агроэкосистем и агроландшафтов. Саратов: ГНУ НИИ сельского хозяйства Юго-Востока, 527 с.
- Шапошников Г. Х. 1964. Подотряд Aphidinea тли. 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. 489–616.
- Aikhionbare F. O., Mayo Z. B. 2000. Mitochondrial DNA sequences of greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes. Biomolecular Engineering 16 (6): 199–205. https://doi.org/10.1016/S1389-0344(99)00054-4
- Bolger A. M., Lohse M., Usadel B. 2014. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. Bioinformatics 30 (15): 2114–2120. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu170
- Callahan B. J., McMurdie P. J., Rosen M. J., Han A. W., Johnson A. J. A., Holmes S. P. 2016. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. Nature Methods 13 (7): 581–583. https://doi.org/10.1038/nmeth.3869
- Caporaso J. G., Kuczynski J., Stombaugh J., Bittinger K., Bushman F. D., Costello E. K., Fierer N., Peña A. G., Goodrich J.K., Gordon J. I., Huttley G. A., Kelley S. T., Knights D., Koenig J. E., Ley R. E., Lozupone C. A., McDonald D., Muegge B. D., Pirrung M., Reeder J., Sevinsky J. R., Turnbaugh P. J., Walters W. A., Widmann J., Yatsunenko T., Zaneveld J., Knight R. 2010. QIIME allows analysis of high throughput community sequencing data. Nature Methods 7 (5): 335–336. https://doi.org/10.1038/nmeth.f.303
- Karthika P., Krishnaveni N., Vadivalagan C., Murugan K., Nicoletti M., Benelli G. 2016. DNA barcoding and evolutionary lineage of 15 insect pests of horticultural crops in South India. Karbala International Journal of Modern Science 2 (3): 156–168. https://doi.org/10.1016/j.kijoms.2016.03.006
- Keller I., Bensasson D., Nichols R. A. 2007. Transition-transversion bias is not universal: a counter example from grasshopper pseudogenes. 2007. PLoS Genetics 3 (2): e22. https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0030022
- Kinyanjui G., Khamis F. M., Mohamed S., Ombura L. O., Warigia M., Ekesi S. 2016. Identification of aphid (Hemiptera: Aphididae) species of economic importance in Kenya using DNA barcodes and PCR-RFLP-based approach. Bulletin of Entomological Research 106 (1): 63–72. https://doi.org/10.1017/S0007485315000796
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. Molecular Biology and Evolution 33 (7): 1870–1874. https://doi.org/10.1093/molbev/msw054
- Marquina D., Andersson A. F., Ronquist F. 2019. New mitochondrial primers for metabarcoding of insects, designed and evaluated using in silico methods. Molecular Ecology Resources 19 (1): 90–104. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12942
- Martinez-Torres D., Moya A., Hebert P. D. N., Simon J.-C. 1997. Geographic distribution and seasonal variation of mitochondrial DNA haplotypes in the aphid *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae). Bulletin of Entomological Research 87 (2): 161–167. https://doi.org/10.1017/S0007485300027309
- Mittal S., Dahleen L. S., Mornhinweg D. 2008. Locations of quantitative trait loci conferring Russian wheat aphid resistance in barley germplasm STARS-9301B. Crop Science 48 (4): 1452–1458. https://doi.org/10.2135/cropsci2007.11.0651
- Moriyama E. N., Powell J. R. 1996. Intraspecific nuclear DNA variation in *Drosophila*. Molecular Biology and Evolution 13 (1): 261–277. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025563

- Ponce P., Muñoz-Tobar S., Carrazco-Montalvo A., Villota S. D., Coloma J., Wang C., Holechek S., Cevallos V. 2021. Two haplotypes of *Aedes aegypti* detected by ND4 mitochondrial marker in three regions of Ecuador. Insects 12: 200.
  - https://doi.org/10.3390/insects12030200
- Radchenko E. E., Alpatieva N. V., Chumakov M. A., Abdullaev R. A. 2019. Variability of the North Caucasian populations of the greenbug for host virulence and discovered by molecular markers. Russian Journal of Genetics 55 (11): 1417–1425. https://doi.org/10.1134/S1022795419110127
- Radchenko E. E., Kuznetsova T. L., Zubov A. A. 2012. Longterm seasonal polymorphism of the Krasnodar greenbug population for virulence to sorghum varieties carrying different resistance genes. Russian Journal of Ecology 43 (3): 204–209. https://doi.org/10.1134/S1067413612030137
- Ratnasingham S., Hebert D. N. 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System (www.barcodinglife.org). Molecular Ecology Notes 7 (3): 355–364. https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x
- Sneath P. H. A., Sokal R. R. 1973. Numerical Taxonomy: the Principles and Practice of Numerical Classification. San Francisco: Freeman, 573 p.
- Song N., Zhang H., Li H., Cai W. 2016. All 37 Mitochondrial genes of aphid Aphis craccivora obtained from transcriptome sequencing: implications for the evolution of aphids. PLoS One 11 (6): e0157857. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157857
- Tamura K., Nei M., Kumar S. 2004. Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101 (30): 11030–11035.
  - https://doi.org/10.1073/pnas.0404206101
- Toju H., Baba Y. G. 2018. DNA metabarcoding of spiders, insects, and springtails for exploring potential linkage between above- and below-ground food webs. Zoological Letters 4 (4): 1–12. https://doi.org/10.1186/s40851-018-0088-9
- Wongsa K., Duangphakdee O., Rattanawannee A. 2017. Genetic structure of the Aphis craccivora (Hemiptera: Aphididae) from Thailand inferred from mitochondrial COI gene sequence. Journal of Insect Science 17 (4): 84.

https://doi.org/10.1093/jisesa/iex058

# MITOCHONDRIAL ND4 GENE AS A MARKER TRAIT FOR STUDYING STRUCTURE AND DYNAMICS OF APHID (HEMIPTERA, APHIDIDAE) POPULATIONS

N. V. Alpatieva, I. N. Anisimova, E. E. Radchenko

Key words: Aphididae, populations, gene ND4, nucleotide substitutions, transitions, transversions.

#### SUMMARY

The polymorphism in a fragment of the gene *ND4* encoding NADH dehydrogenase subunit 4 was investigated using next-generation sequencing (NGS) technology. The spectrum of point substitutions was evaluated in the populations of alfalfa (*Aphis craccivora* C. L. Koch), English grain (*Sitobion avenae* Fabricius), bird cherry-oat (*Rhopalosiphum padi* L.) aphids and greenbug (*Schizaphis graminum* Rondani) collected in Krasnodar Territory and in the Russian North-West. The mitochondrial haplotypes have been identified, whose nucleotide sequences coincided with the reference ones by 96–100%. The level of intraspecific polymorphism of the gene *ND4* was 0.2–4.0% in *A. craccivora*, 0.2–1.9% in *S. avenae*, 0.9–3.3% in *Rh. padi*, and 0.2–0.9% in *Sch. graminum*. The proportion of polymorphic sites in the *ND4* gene sequences among different aphid species was higher than within one species. The analysis of the ratio of mitochondrial haplotypes makes it possible investigating the influence of various factors (for example, the resistance of the host plant) on the structure of insect populations. A significant difference in the ratio of Sg1–Sg3 haplotypes was revealed between the samples collected simultaneously on sorghum cultivars differing in resistance to *Sch. graminum*, and a unique Sg4 haplotype was found on a moderately resistant sample of Efremovskoe white.

УДК 595.789:574.3:57.084.2

# РАЗМЕЩЕНИЕ И РАССЕЛЕНИЕ ИМАГО В ПОПУЛЯЦИИ ПЕРЛАМУТРОВКИ *CLOSSIANA FREIJA* (THUNBERG) (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) В СРЕДНЕТАЕЖНОМ ЛАНДШАФТЕ

# © 2022 г. В. В. Горбач, 1\* Н. А. Нечепаренко<sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Петрозаводский государственный университет пр. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910 Россия \*e-mail: gorbach@psu.karelia.ru <sup>2</sup> Новосибирский государственный университет ул. Пирогова, 2, Новосибирск, 630090 Россия \*\*e-mail: n.necheparenko@g.nsu.ru

Поступила в редакцию 11.10.2021 г. После доработки 12.09.2022 г. Принята к публикации 12.09.2022 г.

Популяцию Clossiana freija изучали в заповеднике «Кивач» (Республика Карелия), где вид населяет несколько сфагновых болот, предпочитая участки с хорошо развитыми кочками, покрытыми разреженной порослью кустарничков и трав. Наблюдениями над мечеными особями установлено, что бабочки достаточно подвижны, — средний размер области оседлости биотопической группировки по экспоненциальной модели локальных перемещений составил около 0.4 км в диаметре, среднее расстояние между точками отловов самцов оценено в 0.145, самок — в 0.084 км. Перекрывание областей, очерченных для топографически разобщенных выделов, позволило объединить ряд группировок, — в итоге выделены три локальные популяции (субпопуляции), составляющие основу пространственной структурированности изучаемого населения. Половая дифференциация при расселении проявляется в преобладании среди мигрантов самцов в отношении 3.5 : 1. Средняя дистанция миграционных перемещений составила 0.714 км при максимуме в 2.8 км. Согласно экспоненциальной модели, миграционные перемещения бабочек достигают 3 км, такая дальность разлета обеспечивает интегрированность всех субпопуляций на исследованной территории и возможность расселения вида за ее пределы.

*Ключевые слова*: чешуекрылые, пространственная организованность популяции, метапопуляция, субпопуляция, подвижность имаго, область оседлости, локальная и миграционная активность.

# DOI: 10.31857/S0367144522030030, EDN: HNURFW

Перламутровка *Clossiana freija* (Thunberg, 1791) — типичный обитатель кустарниковых тундр и лесотундр Голарктики. Южнее вид представлен реликтовыми популяциями, сохранившимися со времен последнего оледенения в горных тундрах на высотах до 3000 м над ур. м. и на сфагновых болотах лесной зоны (Scott, 1986; Коршунов, 2002; Львовский, Моргун, 2007). На болотах средней тайги Европы бабочки летают

3–4 недели в период с середины мая по конец июня, питаясь на всех цветущих в это время болотных растениях. Гусеницы встречаются, начиная с последней декады июня, на морошке (*Rubus chamaemorus*) и голубике (*Vaccinium uliginosum*). Достигнув к середине августа – сентябрю четвертого возраста, они перестают питаться и уходят на зимовку в мох. После схода снежного покрова гусеницы заканчивают развитие и окукливаются, обычно в начале мая. Стадия куколки длится до двух недель (Martilla et al., 1991; Татаринов, Долгин, 1999; Eliasson et al., 2005).

Вид указан для всех регионов таежной зоны европейской России (Дубатолов и др., 2019), но распространение известно по немногим локальным популяциям, часть из которых к настоящему времени вымерла вследствие деградации местообитаний (Львовский, Моргун, 2007). Перламутровка С. freija внесена в списки охраняемых насекомых Европейского союза (Van Swaay et al., 2010) и ряда регионов Российской Федерации (ООПТ России, 2021), в Белоруссии находится на грани исчезновения (Кулак, Яковлев, 2018). В качестве основной причины вымирания обычно рассматривают антропогенное изменение гидрологического режима болотных массивов. В последние десятилетия опасность усугубляют макроклиматические тренды. По данным мониторинга, частота встреч вида в Финляндии была максимальной в 1990-е годы и в нынешнем столетии постепенно снижается (Saarinen, Jantunen, 2013). Подобную динамику имеют все ледниковые реликты, связанные в местных условиях со сфагновыми болотами. Примечательно, что процессы сокращения встречаемости и численности таких видов происходят на общем фоне экспансии южных форм (Heikkinen et al., 2010). Первостепенной задачей в сложившихся условиях становится оценка жизнеспособности популяций вида.

Тесная связь вида со сфагновыми болотами, которые в лесных ландшафтах характеризуются островным распределением, обусловливает резкую пространственную разобщенность его биотопических группировок (Nekola, Kraft, 2002). Такие группировки особей в отдельных местообитаниях называют локальными популяциями или субпопуляциями, а совокупность субпопуляций, связанных в единую систему потоками расселяющихся особей, метапопуляцией (Гилпин, 1989; Хански, 2010), подчеркивая этим термином описанную особенность пространственной организованности популяции. Успешность воспроизводства, а, следовательно, и устойчивость таких популяций определяются размером и половым составом субпопуляций, особенностями размещения и расселения имаго. Обмен особями повышает жизнеспособность субпопуляций, а в случае исчезновения некоторых из них обеспечивает возможность повторного заселения местообитаний и, тем самым, существование всей популяции в течение длительного времени. Метапопуляционная модель, используемая в генетике, предполагает, что интенсивность потоков не должна быть высокой, - для поддержания приемлемого уровня гетерозиготности вполне достаточно одного эффективного иммигранта (особи, оставившей потомство в новом местообитании) в каждом поколении. Результаты моделирования показывают, что небольшая по численности метапопуляция может сохранять такой же уровень генетического разнообразия, как и полноценная панмиктическая популяция (Хедрик, 2003). Общее богатство генофонда поддерживается автономностью генетических процессов, протекающих в субпопуляциях. Активный обмен особями «стирает» их генетическое своеобразие, понижая уровень общей гетерозиготности.

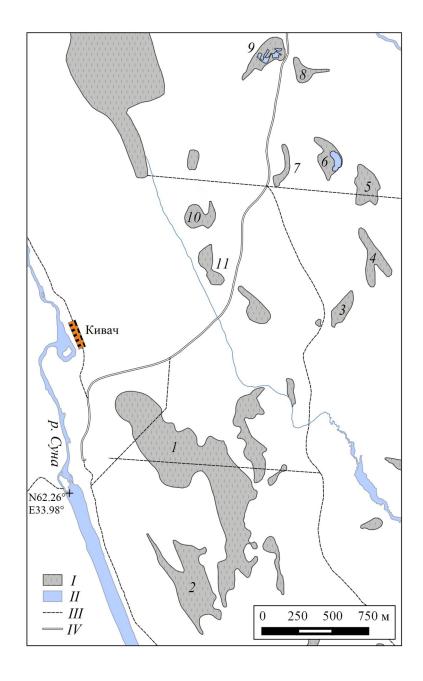
Объектом изучения стала популяция перламутровки *C. freija* из заповедника «Кивач» (Республика Карелия). Исследовали два ключевых аспекта популяционной экологии вида – пространственное размещение и перемещения имаго – с целью выявить пространственную организованность населения бабочки на данной территории. Мы предположили, что 1) все биотопические группировки перламутровки *C. freija* на исследуемой территории связаны перемещениями особей и составляют единую популяцию, 2) перемещения между отдельными топографически обособленными местообитаниями могут быть настолько частыми, что группировки бабочек в их границах следует рассматривать в качестве единой субпопуляции.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в мае и июне 1995–1997 и 2013–2018 гг. в заповеднике «Кивач» (Республика Карелия, Кондопожский р-н). Указанную территорию (рис. 1) обследовали ежегодно. Вид в разное время встречали на 11 сфагновых болотах, каждый год – на четырех из них (Близком, Касандровом, Чудесном и болоте № 10). Общее число встреч имаго в течение сезона обычно не превышало 30. Лишь в 1996 и 2016 гг. плотность населения была достаточной, а погодные условия благоприятными для проведения исследований с мечением особей. Размещение и расселение бабочек изучали методом мечения с повторными отловами по схеме Джолли-Себера (Горбач, 2013). В 1996 г. группировки вида исследовали на болотах Близкое и Осоковое; в течение лёта имаго - с 29 мая по 23 июня - провели 21 отлов. В 2016 г. в исследование включили все 11 болот; в период с 23 мая по 3 июня каждое удалось посетить от 9 до 11 раз. Отловленных особей метили индивидуальными номерами и сразу же освобождали. Метки наносили нетоксичным перманентным маркером (Pilot SCA) на нижнюю поверхность заднего правого крыла. В 1996 г. для привязки точек отловов на местности использовали масштабированную картусхему исследуемого выдела с нанесенной сетью из 223 учетных площадок - квадратов размером  $50 \times 50$  м, каждый из которых был позиционирован в соответствии с имевшимися и установленными на местности ориентирами. В 2016 г. координаты точек определяли с помощью спутникового навигатора Garmin eTrex 20, географическую информацию обрабатывали средствами настольной картографии в средах Google Earth Pro и QGIS 2.4 (Коросов, Зорина, 2016).

Размещение особей изучали по картам-схемам с нанесенными точками отловов. Пространственные отношения в пределах одного местообитания рассматривали на примере сообщающихся болот Близкое и Осоковое, которые вместе образуют наиболее крупный и неоднородный в биоценотическом отношении выдел. Основой для анализа послужило распределение точек по 223 учетным площадкам. В качестве меры агрегированности использовали коэффициент вариации  $S^2/M$ , где  $S^2$  – дисперсия и M – среднее число отловов на площадке. Значение индекса  $S^2/M \approx 1$  (0.8÷1.2), адекватное распределению Пуассона, указывает на случайное размещение особей;  $S^2/M < 1$  интерпретируют как равномерное, а  $S^2/M > 1$  – как групповое размещение. Половую и сезонную изменчивость в размещении особей изучали методом главных компонент. По результатам анализа выделены участки, определяющие пространственную конфигурацию населения в этих местообитаниях.

Подвижность бабочек оценивали по дистанциям между точками отловов особи (d) и числу дней между этими отловами (T). Если меченую особь отлавливали несколько раз в течение дня, то в выборку включали лишь одно, наибольшее значение d. Расстояния в 1996 г. измеряли линейкой по карте-схеме с нанесенными точками отловов, в 2016 г. – с помощью инструмента, встроенного в среду QGIS. Диапазон варьирования переменных определяли простым непараметрическим бутстрепом. Доверительные интервалы устанавливали методом процентилей с числом итераций (B=1000), достаточным для уровня вероятности P=0.95 (Шитиков, Розенберг, 2013). Отличия статистических показателей оценивали методом рандомизации (МСК — Monte Carlo Randomization) с тем же числом испытаний B. Значимость отличий p при таком подходе представляет собой скорректированную долю нуль-модельных комбинаций (эмпири-



**Рис. 1.** Территория исследования и места находок имаго *Clossiana freija* (Thunberg) (арабские цифры) в заповеднике «Кивач».

I – болота; II – водоемы; III – грунтовые дороги, тропы, квартальные просеки и линии ЛЭП; IV – шоссейная дорога «Водопад Кивач – Сопоха».

Болота I – Близкое (77 га), 2 – Осоковое (22 га), 3 – № 3 (3 га), 4 – Голубичное (6 га), 5 – Касандровое (6 га), 6 – Чудесное (4 га), 7 – Придорожное (2 га), 8 – Пограничное (3 га), 9 – Сухая ламба (6 га), 10 – № 10 (4 га), 11 – № 11 (5 га).

ческая разность не больше рандомизированной,  $|D_{\rm obs}| \leq |D_{\rm ran}|$ ) от общего числа испытаний B. Критической величиной для p принято стандартное значение  $\alpha=0.05$ . Предположение о росте расстояния d со временем между отловами T проверяли, используя формулу корреляции Пирсона, значимость полученных коэффициентов r устанавливали методом MCR с нуль-моделью  $r_{\rm obs} \leq r_{\rm ran}$ .

Распределение дистанций d сравнивали с помощью критерия Пирсона ( $\chi^2$ ). Обобщенные частоты проверяли на соответствие экспоненциальному распределению. Локальные перемещения имаго изучали на примере болота Близкое, выделяя их из общей выборки путем пошагового исключения частотных классов с наибольшими значениями д. Максимальный размах таких перемещений ( $d_{max}$ ) определяли по наименьшей значимости отличий между эмпирическим и теоретическим распределениями (Горбач, Кабанен, 2009). Выбор этого местообитания в качестве модельного обусловлен двумя обстоятельствами – объемом имеющейся выборки и его наибольшей площадью, обеспечившей возможность фиксации максимальных для данных условий дистанций локальных перемещений особей и, следовательно, оценок  $d_{max}$ . Все варианты, значения которых больше, чем  $d_{max}$ , относили к миграционным перемещениям, рассматривали как расселение имаго и анализировали отдельно, используя обобщенные данные по всем этим дистанциям на исследуемой территории. Зависимость частоты перемещений от расстояния описывали уравнением  $A = b \exp(-a d)$ , в котором коэффициент a связан с единственным параметром экспоненциального распределения  $\lambda$ , отношением  $a = \lambda = 1/M$ , где M – средняя дистанция d. Модели для локальных и миграционных перемещений настраивали по полученным теоретическим распределениям, используя процедуру подгонки коэффициентов, их адекватность эмпирическим данным оценивали с помощью дисперсионного анализа линейной регрессии.

Данные обрабатывали в среде MS Excel и R 4.1.0 (R Core Team, 2020) с использованием базовых функций и функций пакета boot (Canty, Ripley, 2021, Davison, Hinkley, 1997).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе исследований, проведенных в 1996 и 2016 гг., отловили и пометили 341 бабочку, 151 из них после мечения попадалась от одного до пяти раз. Между первым и последним отловом особи проходило от 1 до 8 дней (табл. 1). В 2016 г. имаго встречались во всех известных местообитаниях, кроме болота Осоковое. Общее число особей, отловленных на всей исследуемой территории, было меньше, чем их число на болотах Близкое и Осоковое в 1996 г. Частоты отловов в целом были пропорциональны многолетним оценкам обилия вида в исследованных местообитаниях. Исключение составило лишь болото Чудесное, где число встреч в 2016 г. оказалось необычно низким.

Особи в наиболее крупном выделе, включающем болота Близкое и Осоковое, отловлены менее чем на четверти учетных площадок (табл. 2). Число бабочек, зарегистрированных на одной площадке, в 1996 г. достигало 28, в 2016 г. – 12. Частоты отловов самцов и самок в обоих случаях резко отличаются от распределения Пуассона ( $\chi^2 > 127.13$ , df = 2, p < 0.001). На высокую степень агрегированности населения указывают значения индекса  $S^2/M$ , существенно превышающие единицу, половые и сезонные различия случайны (МСR-тест: p > 0.152). Компонентный анализ выявил две значимые главные компоненты, которые учли более 90 % общей изменчивости (см. табл. 2). По первой компоненте все признаки получили сходные факторные нагрузки, что указывает на сильную половую и сезонную сопряженность в размещении особей. 37 учетных площадок, имеющих положительные значения этой компоненты, обобщены в три кластера (рис. 2: A, B и C), которые определены нами в качестве ключевых участков по их роли в формировании пространственной структуры населения рассматриваемого выдела. На долю этих участков, занимающих менее 17 % площади

**Таблица 1.** Частота отловов и подвижность имаго *Clossiana freija* (Thunberg)

Показатель		199	96 г.	2016 г.		
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	
$n_{_m}$		109	74	93	65	
$n_{r}$		48	32	40	31	
$n_{_i}$		60	35	65	47	
d	$x_{max}$ 1.00		0.55	1.49	2.78	
	M	0.21 (0.16÷0.27)	0.11 (0.07÷0.16)	0.22 (0.16÷0.28)	0.19 (0.10÷0.33)	
	S	0.23 (0.16÷0.29)	0.13 (0.06÷0.17)	0.24 (0.15÷0.34)	0.42 (0.11÷0.69)	
	Ме	0.12 (0.09÷0.14)	0.07 (0.05÷0.09)	0.13 (0.08÷0.22)	0.07 (0.05÷0.09)	
T	$x_{max}$	7	8	5	6	
	M	2.8 (2.3÷3.2)	2.9 (2.2÷3.6)	1.8 (1.5÷2.1)	1.7 (1.4÷2.1)	
	S	1.8 (1.6÷2.0)	2.0 (1.5÷2.4)	1.1 (0.9÷1.2)	1.1 (0.7÷1.5)	
	Ме	2 (2÷3)	2 (2÷3)	1 (1÷2)	1 (1÷2)	

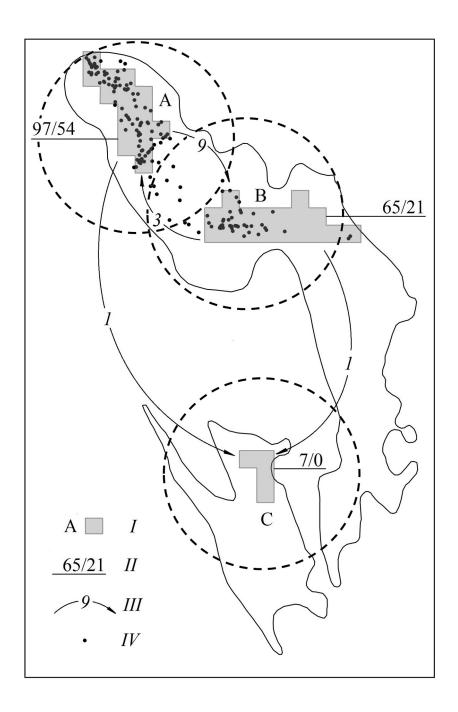
 $\Pi$  р и м е ч а н и е.  $n_{_{\! m}}$  — число меченых особей,  $n_{_{\! r}}$  — число повторно отловленных особей,  $n_{_{\! r}}$  — число повторных отловов, d — расстояние между точками отловов особи, T — время между отловами,  $x_{_{\! max}}$  — максимальные значения, M — средние арифметические, S — стандартные отклонения, Me — медианы. В скобках указаны доверительные интервалы показателей, полученные методом бутстрепа.

**Таблица 2.** Агрегированность и сходство в распределении самцов и самок *Clossiana freija* (Thunberg) по учетным площадкам на болотах Близкое и Осоковое в 1996 и 2016 гг.

Год Пол $n_{_{m}}$ $n_{_{i}}$ $P$ $S^{2}/M$						ГК-1	ГК-2
1996	Самцы	109	60	0.22	4.64 (2.62÷5.63)	0.526	0.430
Самки 74 35 0.16 4.99 (3.40÷5.82)						0.463	0.578
2016	Самцы	45	37	0.17	2.18 (1.78÷2.42)	0.515	-0.464
	Самки	33	20	0.13	2.94 (2.19÷3.34)	0.494	-0.516
Дисперсия						2.47	1.14
Доля общей дисперсии, %						61.8	28.5

 $\Pi$  р и м е ч а н и е.  $n_m$  – число меченых особей;  $n_i$  – число повторных отловов; P – доля учетных площадок, на которых попадались бабочки;  $S^2$  / M — индексы агрегированности и их доверительные интервалы, полученные методом бутстрепа,  $\Gamma K$ -1 и  $\Gamma K$ -2 — первая и вторая главные компоненты, указаны факторные нагрузки (выделены жирным шрифтом) и их дисперсии.

выдела, пришлось около 90 % всех отловов бабочек. Относительно высокая плотность точек отловов с суммарной их долей 75 % и значениями компоненты  $\geq 1$  отмечена для 23 учетных площадок (10 % общей площади), в число которых не попала ни одна площадка участка С. Во второй компоненте нашли отражение межгодовые различия: в 2016 г. по сравнению с 1996 г. частота отловов была меньше в 1.7 раза, сократилось



**Рис. 2.** Размещение и перемещения имаго *Clossiana freija* (Thunberg) *Clossiana freija* (Thunberg) на болотах Близкое и Осоковое.

I— участки сосредоточения бабочек, выделенные по результатам компонентного анализа всех точек отлова; II— число меченых особей и число повторных отловов в 1996 г.; III— направление и число перемещений бабочек между скоплениями в 1996 г.; IV— точки отлова имаго в 2016 г. Пунктирными линиями показаны области оседлости соответствующих группировок.

число занятых участков и произошло перераспределение частот между учетными площадками (см. рис. 2).

Повторные отловы меченых особей указывают на доминирование в поведении локальной активности, - до 90 % от общего числа наблюдений в 2016 г. составили перемещения бабочек в пределах одного болотного массива. Даже между пространственно разобщенными участками местообитания большой площади, каким является болото Близкое, потоки особей весьма ограничены, - в условиях высокой численности 1996 г. более 85 % бабочек оставались на тех же участках, где были помечены (рис. 2: участки А и В). Связанность этих участков оказалась такой же, как и для разделенных лесным массивом болот Касандровое и Чудесное (рис. 3). Перемещения из одного местообитания в другое случались довольно редко – лишь 18 раз. Среди расселяющихся особей преобладали самцы в отношении 3.5 : 1. Самое дальнее путешествие - на 2.8 км, между болотами Близкое и Сухая ламба, отмечено для самки. Многократное увеличение исследуемой территории в 2016 г. привело к смещению показателей подвижности в область более высоких значений, но сезонные и половые различия остались незначимыми (см. табл. 1, MCR-тест:  $p \ge 0.074$ ). Таким образом, все данные по подвижности особей могут быть обобщены следующим образом: среднее расстояние разлета имаго, M = 0.19 (0.15÷0.23); стандартное отклонение, S = 0.28 (0.17÷0.38); медианная дистанция,  $Me = 0.10 (0.07 \div 0.12)$  км.

Результаты анализа распределения дистанций d в отдельно взятом местообитании на болоте Близкое (рис. 4) – поддерживают вывод об отсутствии сезонных отличий (самцы:  $\chi^2 = 4.59$ , df = 4, p = 0.332; самки:  $\chi^2 = 2.96$ , df = 4, p = 0.564) и указывают на значимую половую дифференциацию ( $\chi^2 = 16.68$ , df = 4, p = 0.002): наблюдаемая активность большинства самок ограничена дистанциями до 0.1 км (75 против 41 % у самцов), тогда как для самцов более частыми были перемещения на расстояния от 0.1 до 0.4 км (47 против 16~% у самок). Анализ убывания частоты перемещений Aс расстоянием d показал (рис. 5), что эмпирические распределения наиболее адекватны экспоненциальному закону в диапазоне от 0 до 0.4 км и для самцов ( $\gamma^2 = 0.61$ , df = 3, p = 0.894), и для самок ( $\chi^2 = 5.41$ , df = 3, p = 0.144). Соответственно, значение  $d_{\text{max}} = 0.4$  км определили в качестве предела локальной активности бабочек. Экспоненциальная модель A = 84.6 exp (-6.9 d) вполне адекватно описывает мобильность самцов в этом интервале (F = 156.3, df = 1, 8,  $R^2 = 0.95$ , p < 0.001). Коэффициент  $b \approx 85$ , определяющий число перемещений, сопоставим с числом повторных отловов n=97. Скорость падения частот A с расстоянием, a = 6.9 (5.9÷8.1), предсказывает максимально возможный локальный разлет до 0.7 (0.6÷0.8) км, – самцы способны охватить своими перемещениями все занимаемые видом участки на болоте Близкое. У самок, согласно функции A = 114.6 exp (-11.9 d) (F = 46.3, df = 1, 4,  $R^2 = 0.92$ , p = 0.002), скорость  $a = 11.9 \ (9.6 \div 15.1)$  также хорошо аппроксимирует максимум наблюдаемой активности бабочек,  $d = 0.5 (0.3 \div 0.6)$  км, но это достигается чрезмерным завышением коэффициента  $b \approx 115$ . Согласно модели, только на расстояния менее 0.05 км должно приходиться около 60 перемещений, т. е. больше, чем вся исследованная выборка  $n_i = 55$ . Средние дистанции локальных перемещений, рассчитанные по модели как 1/a, составили 0.145 ( $0.123 \div 0.169$ ) км для самцов и 0.084 ( $0.066 \div 0.104$ ) км для самок.

Межполовые различия миграционных перемещений, — свыше 0.4 км, не значимы ( $\chi^2 = 3.51$ , df = 5, p = 0.621). Распределение дистанций в обобщенной выборке (рис. 6) не отличается существенно от экспоненциального распределения ( $\chi^2 = 8.11$ , df = 5,

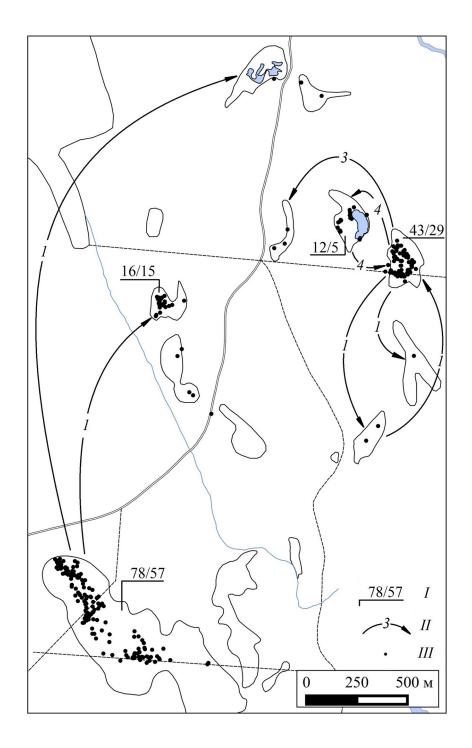
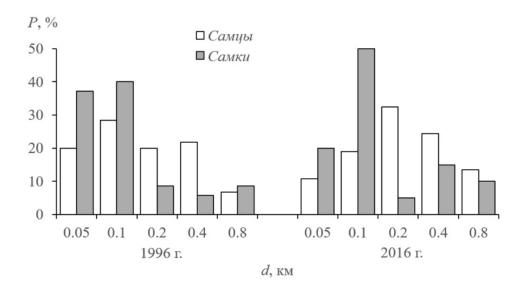


Рис. 3. Размещение и перемещения имаго Clossiana freija (Thunberg) в 2016 г.

I – число меченых особей и число повторных отловов,  $I\!I$  – направление и число перемещений бабочек между скоплениями,  $I\!I\!I$  – точки отлова имаго.



**Рис. 4.** Распределение дистанций перемещений имаго *Clossiana freija* (Thunberg) на болоте Близкое.

d – расстояние между точками отлова особи (верхняя граница классового интервала), P – доля от общего числа повторных отловов.

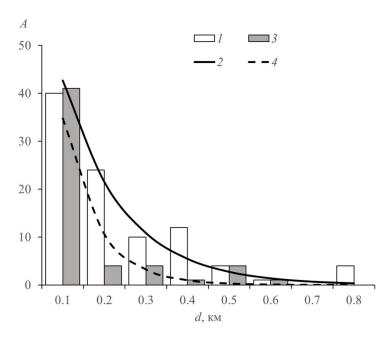
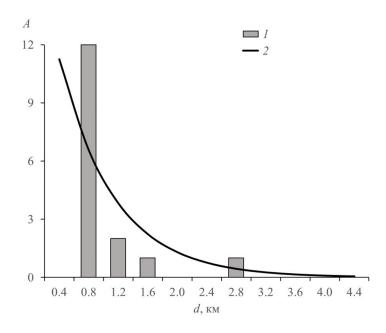


Рис. 5. Локальные перемещения имаго Clossiana freija (Thunberg) на болоте Близкое.

1, 2 – наблюдаемое распределение дистанций у самцов и линия тренда экспоненциальной модели, описывающая теоретические распределение частот; 3, 4 – то же у самок.

A – частота перемещений, остальные обозначения как на рис. 4.



**Рис. 6.** Миграционные перемещения имаго *Clossiana freija* (Thunberg).

1, 2 – наблюдаемое распределение дистанций перемещения и линия тренда экспоненциальной модели для всех имаго в 2016 г. Остальные обозначения как на рис. 5.

p=0.150). Модель расселения особей, A=19.3 exp  $(-1.4\ d)$ , адекватна эмпирическим данным  $(F=17.5,\ df=1,\ 5,\ R^2=0.78,\ p=0.009)$ . Снижение значения коэффициента аппроксимации  $R^2$  по сравнению с рассмотренными выше локальными перемещениями объясняется дискретностью возможных диапазонов разлета бабочек, заданных изначально взаиморасположением исследованных местообитаний. При скорости  $a=1.4\ (0.9\div1.9)$  средняя дистанция миграционных перемещений составляет  $0.714\ (0.526\div1.11)$  км, максимальная — около  $3\ (2\div4)$  км.

Корреляционные связи дистанций перемещений d со временем между отловами T в целом выявляются как слабые, и если у самцов наблюдается тенденция к росту локальных перемещений:  $r=0.255~(0.063\div0.450), p=0.004$ , то у самок достоверная связь отсутствует:  $r=0.034~(-0.125\div0.224), p=0.364$ . Дальность миграционных перемещений особей также не обнаруживает значимой зависимости от времени:  $r=0.198~(-0.187\div0.511), p=0.186$ . Диапазон изменчивости самих коэффициентов корреляции слишком широк, это не позволяет с уверенностью говорить о сопряженном варьирования даже в том случае, когда корреляция формально выявляется как значимая.

# ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемая территория — единственное известное из современных источников место обитания вида в Республике Карелия. Ранее перламутровка *С. freija* была отмечена для ряда среднетаежных районов как вид с умеренной численностью (Горбач, 2016). Недостаток знаний объясняется слабой изученностью региона в энтомологиче-

ском отношении (Полевой и др., 2009) и особенностями лёта имаго, — бабочки появляются рано, летают недолго, сроки массового лёта сильно зависят от весенней погоды и поэтому могут смещаться на две недели и более. Подобные виды, как правило, трудно выявляются при эпизодических экспедиционных обследованиях. Фенологическим индикатором может служить хамедафна болотная (*Chamaedaphne calyculata*), с цветением которой совпадает вылет имаго в местных условиях.

Бабочки регулярно встречались только на четырех болотах рассматриваемой территории, на остальных вид не найден или зарегистрированы единичные экземпляры. Причины такого распределения особей не вполне ясны, поскольку на всех сфагновых болотах в достаточном числе имеются кормовые растения гусениц (чаще и морошка, и голубика) и источники нектара для имаго. Населенные видом болота Близкое, Касандровое, Чудесное и № 10 отличаются от других структурой растительности, и прежде всего наличием хорошо развитых кочек, сложенных сфагновыми мхами, в частности бурым сфагнумом (Sphagnum fuscum), и покрытых разреженной порослью кустарничков и трав. Лучше всего кочки выражены в северной части болота Близкое. Высота кочек достигает здесь полуметра, площадь – нескольких квадратных метров. На их поверхности в разных соотношениях присутствуют кормовые растения гусениц (морошка и голубика) и источники нектара для имаго (хамедафне, морошка, подбел Andromeda polifolia, и багульник Ledum palustre). Морошка и голубика чаще низкорослые, что позволяет гусеницам питаться, не взбираясь высоко по стеблю или прямо с поверхности кочки. Выживанию и успешному завершению жизненного цикла могут способствовать специфические водный и температурный режимы. Весной, по мере схода снежного покрова, кочки первыми освобождаются от снежного покрова и быстро обсыхают, даже при быстром таянии снега, вода скапливается в понижениях между ними, оставляя относительно сухими верхние горизонты. Отсутствие долговременной обводненности снижает риск гибели зимующих гусениц. Темная окраска бурого сфагнума, обеспечивающая дополнительный прогрев и поддержание относительно высоких температур, способствует более раннему возобновлению их активности. Все это делает возможным завершение развития гусениц уже в мае даже на фоне неустойчивой погоды. На других болотах кочки либо слабо развиты, либо чрезмерно затенены древесной растительностью и разросшимися кустарничками.

Анализ распределения точек отловов бабочек по учетным площадкам болот Близкое и Осоковое позволил определить размещение особей как стабильное. Показанные смещения в значительной мере субъективны, - связаны с отличиями способов определения координат точек и обработки географической информации. Более широкий охват площадей в сезон 1996 г. и образование более крупных скоплений, на что указывают индексы агрегированности (см. табл. 2), объясняются высокой численностью бабочек. Сосредоточение большинства особей на участке А (см. рис. 2), по-видимому, является следствием высокого качества среды, которое выражается в совмещении благоприятных условий для жизни гусениц (наличие хорошо развитых кочек с кормовыми растениями) и имаго (достаточное число разнообразных источников нектара). В подобных местах бабочки задерживаются долго, и поэтому вероятность их отлова здесь возрастает. Обратная связь между плотностью населения и расселением показана для ряда видов нимфалид (Горбач, 2011; Konvicka et al., 2012). Эти результаты не отвергают общепринятого взгляда на роль плотности в регуляции популяционных явлений, численность бабочек не бывает настолько высокой, чтобы вызвать массовый исход, плотность выявляется здесь скорее как показатель качества местообитания. На других участках, в целом подходящих для жизни бабочек, плотность населения может быть относительно низкой, поскольку имаго концентрируются на площадках с лучшими условиями. В ряде исследований показано, что бабочки не задерживаются надолго в субоптимальных местообитаниях (Kuussaari et al., 1996; Menendez et al., 2002; Cozzi et al., 2008; Горбач, Кабанен, 2009).

Более высокая активность самцов, проявившаяся в смещении частотных классов в сторону увеличения дистанций (см. рис. 4) и меньшей, чем у самок, скорости убывания частоты локальных перемещений с расстоянием, есть отражение специфического поведения, - значительную часть жизни самцы проводят в поисках неоплодотворенных самок и поэтому вынуждены постоянно обследовать достаточно большие участки. Основная причина локальной активности самок – потребность в нектаре. Известно, что дополнительное питание у нимфалид важно для поддержания энергетического баланса организма и успешного завершения жизненного цикла. Самки выходят из куколки с вполне сформировавшимися яйцами, готовыми к оплодотворению и откладке, но следующие партии нуждаются в питательных веществах, - опыты с изотопными метками показали, что доля глюкозы и аминокислот, полученных из нектара, возрастает в яйцах к концу жизни имаго (Boggs, Nieminen, 2004; Хански, 2010). Небольшой диапазон перемещений самок в нашем случае объясняется изобилием растений – источников нектара. Выбор особями мест с доступными пищевыми ресурсами имеет адаптивное значение, - в условиях, когда распределение кормовых растений для гусениц и имаго совпадают или широко перекрывается, показана тенденция к увеличению плодовитости самок (Turlure et al., 2010).

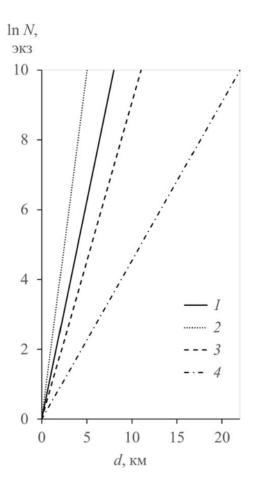
Половые различия дистанций перемещения у близкородственных, сходных по размеру бабочек, по-видимому, всегда более существенны, чем межвидовые (Fric et al., 2010). Даже когда из-за сосредоточения источника нектара в немногих местах, как в случае с другим видом – перламутровкой *Boloria aquilonaris* (Stichel) на болотах Близкое и Осоковое, – самки вынуждены перемещаться на большие расстояния, мобильность самцов выше (Горбач, 2011). Меньшая индивидуальная активность объясняет и более низкую частоту отловов самок, поскольку для исследователя уменьшается вероятность их визуального обнаружения. Экспоненциальная модель локальных перемещений также предсказывает, что число самок должно быть больше, чем нам удалось отловить и пометить.

Значение коэффициента *а* в экспоненциальных моделях, описывающих перемещения имаго на болоте Близкое, есть мера оседлости бабочек, пределов их локальной активности, по которой можно судить о степени интегрированности описанных скоплений. Опираясь на результаты анализа распределений частот, можно полагать, что размер области оседлости составляет около 0.4 км в диаметре, при этом локальные перемещения самцов могут достигать 0.8 км, а самок − 0.6 км. Перекрывание областей, очерченных для участков А и В (см. рис. 2), указывает на слабую пространственную дифференциацию их населения. Результаты моделирования поддерживают данные о перемещениях меченых особей между этими участками, позволяя рассматривать соответствующие группировки в качестве единой субпопуляции. Наложение смоделированной для болота Близкое области оседлости бабочек на другие выделы обобщает население болот Касандровое и Чудесное, – местообитания здесь разобщены, по-видимому, лишь топографически. Это вторая субпопуляция, третья субпопуляция занимает болото № 10. Несмотря на то, что в ходе наблюдений удалось зареги-

стрировать только одно перемещение между субпопуляциями (см. рис. 2: с болота Близкое на болото № 10), размах миграционных дистанций не оставляет сомнений в том, что все субпопуляции связаны потоками расселяющихся особей. Кроме того, установлено, что болота Придорожное, Голубичное и № 3 связаны потоками особей с Касандровым и Чудесным.

Результаты изучения характера перемещений имаго (Baguette, Van Dyck, 2007; Schtickzelle et al., 2007) указывают на принципиальные различия между локальной и миграционной активностью, - локальные перемещения всегда хаотичны, тогда как расселяющиеся бабочки движутся быстро и направленно. Стабильной зависимости дальности перемещений от времени не выявляется, - повторный отлов меченой особи в том же самом месте может случиться только через несколько дней, а в наиболее удаленной точке – уже при ближайшем обследовании. Способствуют расселению природные коридоры, представленные в нашем случае квартальными просеками и открытыми биотопами, тянущимися узкими полосами вдоль ручья и шоссейной дороги. Важность подобных ландшафтных элементов для бабочек обоснована в ряде работ (Sutcliffe, Thomas, 1996; Haddad, 1999). Существенных половых различий в распределении миграционных дистанций не выявлено, но самцы чаще попадались за пределами исходных выделов. Функциональная значимость их расселения состоит в обеспечении связности существующих субпопуляций. Самки же по выходе из куколок вынуждены вести оседлый образ жизни, становясь более подвижными лишь после того, как отложат часть яиц. Только самки, расселяясь, способны колонизировать новые или освободившиеся в результате локального вымирания вида местообитания. Причины, вынуждающие особей покидать исходные местообитания, могут быть самыми разнообразными, – это и недостаток ресурсов, и слишком высокая или слишком низкая плотность населения, и снижение качества местообитания, и иные (Хански, 2010), но ведущим фактором, по-видимому, является генетически обусловленная склонность имаго к расселению (Niitepõld, Saastamoinen, 2017).

Анализ мобильности 32 видов бабочек (Stevens et al., 2010) выявил широкую изменчивость индикаторов расселения. В частности, параметр экспоненциального распределения  $\lambda$  (часто обозначается как  $1/\alpha$ ), рассчитанный по опубликованным данным о средних дистанциях, варьирует от 0.76 до 24.25. Из-за резкой неоднородности условий исследовааний межвидовых различий показать не удалось, - как известно, динамика активности особей во многом определяется биотопической структурой ландшафта, размером и конфигурацией местообитаний (Dover, Settele, 2009; Хански, 2010). Это важная, но не единственная причина варьирования, - существенный, а может быть, даже решающий вклад в изменчивость оценок вносит изначальная суперпозиция распределений частот в выборках. В простом случае частоты хорошо аппроксимируются единственным распределением, характеризующим локальные перемещения бабочек (Горбач, 2011). Из других выборок извлекаются два распределения, – одно описывает локальные перемещения, другое – расселение (Горбач, Кабанен, 2009). Если населенные участки сильно отличаются по размеру, то можно ожидать и большего числа частотных характеристик локальной активности. Увеличение исследуемой территории более чем на порядок в нашем случае не дало существенного прироста средних дистанций (см. табл. 1). Параметр  $\lambda$ , рассчитанный по этим переменным (4.5÷9.9), более адекватен локальной активности, чем расселению. Для оценки дальности разлета бабочек лучше подошла модель миграционных перемещений, вычлененная посредством декомпозиции общей выборки. Для большинства бабочек, сходных по размеру с изу-



**Рис. 7.** Модельные показатели максимальной дальности перемещения бабочек *Clossiana freija* (Thunberg) в зависимости от параметра  $\lambda$  и числа расселяющихся имаго (аппроксимация экспоненциальной модели линейными зависимостями).

I – наблюдаемое расселение перламутровки C. freija  $\lambda = 1.4$  ( $d = 0.8 \cdot \ln N$ ), далее гипотетические варианты  $2 - \lambda = 2.0$  ( $d = 0.5 \cdot \ln N$ ),  $3 - \lambda = 1$  ( $d = 1.1 \cdot \ln N$ ),  $4 - \lambda = 0.5$  ( $d = 2.2 \cdot \ln N$ ).

чаемым видом, значение  $\lambda$ , по-видимому, заключено в интервале от 1 до 2, предсказывая разлет имаго до нескольких километров (рис. 7). Это наименьшая скорость расселения, значимая лишь для обеспечения интегрированности пространственно разобщенных биотопических группировок вида на уровне ландшафта. Известные оценки почти всегда ограничены размером исследуемой территории, а это значит, что расселяясь, имаго способны преодолевать большие расстояния, — дальность перемещения особи в экспериментах с мечением доходила до полутора десятков километров, а установленная генетическими методами — до сотни километров (Stevens et al., 2010). Крупные виды более подвижны, например, у ленточника *Limenitis populi* (L.) локальные перемещения самцов характеризует параметр  $\lambda$ , близкий к единице (Горбач и др., 2010).

Таким образом, в результате исследования установлено, что биотопические группировки перламутровки *С. freija* на отдельных сфагновых болотах выявляются как более или менее автономные субпопуляции. Размер их областей оседлости определен, исходя из размаха и интенсивности локальных перемещений имаго. Перекрывание таких областей указывает на общность группировок, формирующих единую субпопуляцию в пространственно разобщенных выделах. Локальная активность самцов выше, чем у самок, из-за различий в репродуктивном поведении. Половая дифференциация при расселении заключается лишь в преобладании самцов среди мигрантов, ни по частоте, ни по дальности перемещений значимых отличий не выявлено. Разлет бабочек, предсказанный по экспоненциальной модели, достигает 3 км, — тем самым обеспечивается интегрированность всех субпопуляций на исследованной территории, а принимая во внимание, что это минимальная оценка, близкая к наблюдавшейся максимальной дистанции перемещения меченой особи, можно предположить, что расселяющиеся имаго проникают далеко за ее пределы. Возможен и обратный процесс — проникновение на исследуемую территорию мигрантов из неизвестных мест обитания.

# БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны О. В. Фоминой и Н. Н. Кутенковой за гостеприимство и помощь в организации исследований в заповеднике «Кивач».

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гилпин М. 1989. Пространственная структура и жизнеспособность популяции. В кн.: М. М. Сулей (ред.). Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. М.: Мир, с. 158–172.
- Горбач В. В. 2011. Пространственная структура популяции и подвижность имаго перламутровки *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae). Экология **4**: 289–296. [Gorbach V. V. 2011. Spatial distribution and mobility of butterflies in a population of the Cranberry Frittilary *Boloria aquilonaris* (Lepidoptera, Nymphalidae). Russian Journal of Ecology **42** (4): 321–327. https://doi.org/10.1134/S1067413611040060].
- Горбач В. В. 2013. Изучение динамики численности методом Джолли–Себера на примере имаго булавоусых чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera: Hesprioidea et Papilionoidea). Принципы экологии **2**: 14–28. http://dx.doi.org/10.15393/j1.art.2013.2601
- Горбач В. В. 2016. Булавоусые чешуекрылые Карельского региона: II. Аннотированный список Nymphalidae. Ученые записки Петрозаводского государственного университета 6: 57–62.
- Горбач В. В., Кабанен Д. Н. 2009. Пространственная организованность популяции черного аполлона (*Parnassius mnemosyne*) в условиях Заонежья. Зоологический журнал **88** (12): 1493–1505. [Gorbach V. V., Kabanen D. N. 2010. Spatial organization of the clouded Apollo population (*Parnassius mnemosyne*) in Onega Lake basin. Entomological Review **90** (1): 11–22. https://doi.org/10.1134/S0013873810010021].
- Горбач В. В., Сааринен К., Резниченко Е. С. 2010. К экологии тополевого ленточника *Limenitis populi* (Lepidoptera, Nymphalidae) Восточной Фенноскандии. Зоологический журнал **89** (11): 1340–1349. [Gorbach V. V., Saarinen K., Reznichenko E. S. 2010. On the ecology of the poplar admiral (*Limenitis populi*, Lepidoptera, Nymphalidae) in Eastern Fennoscandia. Entomological Review **90** (8): 989–998. https://doi.org/10.1134/S0013873810080038].
- Дубатолов В. В., Львовский А. Л., Стрельцов А. Н. 2019. Nymphalidae. В кн.: С. Ю. Синёв (ред.). Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. СПб.: Зоологический институт РАН, с. 214–223. [URL: https://www.zin.ru/publications/books/Lepidoptera\_Russia/Catalogue\_of\_the\_Lepidoptera\_of\_Russia.pdf] (дата обращения: 23.08.2021).
- Коросов А. В., Зорина А. А. 2016. Экологические приложения Quantum GIS. Петрозаводск: Издательство ПетрГУ, 211 с. [URL: https://ecopri.ru/files/doppdf/6482.pdf] (дата обращения: 23.08.2021).
- Коршунов Ю. П. 2002. Булавоусые чешуекрылые Северной Азии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 424 с.

- Кулак А. В., Яковлев Р. В. 2018. Созологический анализ дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionoidea) верховых болот Беларуси. Ukrainian Journal of Ecology **8** (1): 174–193. http://dx.doi.org/10.15421/2018\_203
- Львовский А. Л., Моргун Д. В. 2007. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 443 с.
- ООПТ России [Электронный ресурс] 2021. Информационно-аналитическая система «Особо охраняемые природные территории России»: *Boloria freija* (Becklin in Thunberg, 1791). [URL: http://oopt.aari.ru/bio/57419/] (дата обращения: 23.08.2021).
- Полевой А. В., Хумала А. Э., Горбач В. В., Узенбаев С. Д. 2009. Изменения и дополнения к списку редких и уязвимых насекомых Карелии. Труды Карельского научного центра РАН 1: 90–97.
- Татаринов А. Г., Долгин М. М. 1999. Булавоусые чешуекрылые. Фауна европейского Северо-Востока. Т. 7, ч.1. СПб.: Наука, 183 с.
- Хански И. 2010. Ускользающий мир: экологические последствия утраты местообитаний. М.: Товарищество научных изданий КМК, 340 с.
- Хедрик Ф. 2003. Генетика популяций. М.: Техносфера, 592 с.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С. 2013. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 314 с. [URL: http://www.ievbras.ru/download/Random. pdf] (дата обращения: 23.08.2021).
- Baguette M., Van Dyck H. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. Landscape Ecology **22** (8): 1117–1129. https://doi.org/10.1007/s10980-007-9108-4
- Boggs C., Nieminen M. J. 2004. Checkerspot reproductive biology. In: P. R. Ehrlich, I. Hanski (eds). On the Wings of Checkerspots: A Model System for Population Biology. New York: Oxford University Press, p. 92–111.
- Canty A., Ripley B. D. 2021. boot: Bootstrap R (S-Plus) Functions. R package version 1.3-28. [Пакет R] URL: https://cran.r-project.org/web/packages/boot/boot.pdf (дата обращения: 23.08.2021).
- Cozzi G., Müller C. B., Krauss J. 2008. How do local habitat management and landscape structure at different spatial scales affect fritillary butterfly distribution on fragmented wetlands? Landscape Ecology **23** (3): 269–283. https://doi.org/10.1007/s10980-007-9178-3
- Davison A. C., Hinkley D. V. 1997. Bootstrap Methods and Their Applications. Cambridge: Cambridge University Press, ISBN 0-521-57391-2, 582 p. [URL: http://statwww.epfl.ch/davison/BMA/].
- Dover J., Settele J., 2009. The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. Journal of Insect Conservation 3 (1): 3–27. https://doi.org/10.1007/s10841-008-9135-8
- Eliasson C. U., Ryrholm N., Holmer M., Jilg K., Gardenfors U. 2005. Fjarilar: Dagfjarilar. Hesperiidae–Nymphalidae. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Uppsala: ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet, 407 p.
- Fric Z., Hula V., Klimova M., Zimmermann K., Konvicka M. 2010. Dispersal of four fritillary butterflies within identical landscape. Ecological Research 25 (3): 543–552. https://doi.org/10.1007/s11284-009-0684-4
- Haddad N. M. 1999. Corridor and distance effects on interpatch movements: a landscape experiment with butterflies. Ecological Applications 9 (2): 612–622.
- Heikkinen R.K., Luoto M., Leikola N., Pöyry J., Settele J., Kudrna O., Marmion M., Fronzek S., Thuiller W. 2010. Assessing the vulnerability of European butterflies to climate change using multiple criteria. Biodiversity and Conservation 19 (3): 695–723. https://dx.doi.org/10.1007/s10531-009-9728-x
- Konvicka M., Zimmermann K., Klimova M., Hula V., Fric Z. 2012. Inverse link between density and dispersal distance in butterflies: field evidence from six co-occurring species. Population Ecology 54 (1): 91–101. https://doi.org/10.1007/s10144-011-0277-2
- Kuussaari M., Nieminen M., Hanski I. 1996. An experimental study of migration in the Glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia*. Journal of Animal Ecology **65** (6): 791–801.
- Marttila O., Aarnio H., Haahtela T., Ojalainen P. 1991. Suomen päiväperhoset. Toinen, täydennetty pianos. Helsinki: Kirjayhtymä, 362 p.
- Menendez R., Gutierrez D., Thomas C. D. 2002. Migration and Allee effects in the six-spot burnet moth *Zygaena filipendulae*. Ecological Entomology **27** (3): 317–325. https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00404.x
- Nekola J. C., Kraft C. E. 2002. Spatial constraint of peatland butterfly occurrences within a heterogeneous landscape. Oecologia 130 (1): 53–61. https://doi.org/10.1007/s004420100782
- Niitepõld K., Saastamoinen M. 2017. A candidate gene in an ecological model species: Phosphoglucose isomerase (*Pgi*) in the Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*). Annales Zoologici Fennici **54** (1–4): 259–273. https://doi.org/10.5735/086.054.0122

- R Core Team [Электронный ресурс]. 2020. R: a language and environment for statistical computing. R version 4.0.1. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. [URL: http://www.r-project.org/] (дата обращения: 2020-06-06).
- Saarinen K., Jantunen J. 2013. Paivaperhoset matkalla pohjoiseen. Tuloksia paivaperhosseuranta 1991–2012 ja ennustuksia tulevasta. Helsinki: Tibiale, 248 p.
- Schtickzelle N., Joiris A., Van Dyck H., Baguette M. 2007. Quantitative analysis of changes in movement behavior within and outside habitat in a specialist butterfly. BMC Evolutionary Biology 7 (4): 1–15. https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-4
- Scott J. A. 1986. The Butterflies of North America: A Natural History and Field Guide. Stanford: Stanford University Press, 584 p.
- Stevens V. M., Turlure C., Baguette M. 2010. A meta-analysis of dispersal in butterflies. Biological Reviews 85 (3): 625–642. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00119.x
- Sutcliffe O. L., Thomas C. D. 1996. Open corridors appear to facilitate dispersal by ringlet butterflies (*Aphantopus hyperantus*) between woodland clearings. Conservation Biology **10** (5): 1359–1365.
- Turlure C., Schtickzelle N., Baguette M. 2010. Resource grain scales mobility and adult morphology in butterflies. Landscape Ecology **25** (1): 95–108. https://doi.org/10.1007/s10980-009-9403-3
- Van Swaay C., Cuttelod A., Collins S., Maes D., López Munguira M., Šašić M., Settele J., Verovnik R., Verstrael T., Warren M., Wiemers M., Wynhof I. 2010. European Red List of Butterflies. Luxemburg: Publication Office of the European Union, 48 p. [URL: https://ec.europa.eu/environment/nature/conservation/species/redlist/downloads/European\_butterflies.pdf] (дата обращения: 23.08.2021).

# THE ADULT SPATIAL DISTRIBUTION AND RESETTLEMENT IN THE POPULATION OF THE FRITILLARY BUTTERFLY *CLOSSIANA FREIJA* (THUNBERG) (LEPIDOPTERA, NYMPHALIDAE) IN THE MIDDLE TAIGA LANDSCAPE

V. V. Gorbach, N. A. Necheparenko

*Key words*: butterflies, spatial organisation of the population, metapopulation, local populations, adult mobility, settled area, local and migratory activity.

# SUMMARY

The population of Frejya's fritillary was studied in the Kivach Nature Reserve (Republic of Karelia). The butterfly inhabits few sphagnum mires and prefers sites with well-developed hummocks, which are covered by sparse growth of shrublets and grasses. In the experiment with marked individuals, it was ascertained that butterflies are quite mobile, – the average size of local settled area according to an exponential model was about 0.4 km in diameter, the average distance between the capture points of males and females got estimate 0.145 and 0.084 km, respectively. An overlapping of the areas, which were outlined for topographic insulate sites, allowed integrating some groupings, – eventually three local populations (subpopulations) were identified as a key in the spatial structure of the population. The only sexual differentiation between migrants was that in the prevalence of males among migrants (3.5:1). The average migration distance was 0.714 km, the observed maximum being 2.8 km. The model estimates of the dispersal distance of butterflies from the habitats reach 3 km, which ensure the integration of all subpopulations in the studied area and the likelihood of the species spreading beyond its population boundaries.

УДК 635. 63: 632. 937. 12/. 938.1

# ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В СИСТЕМЕ ОГУРЕЦ – ПАУТИННЫЙ КЛЕЩ TETRANYCHUS URTICAE KOCH (ACARINA, TETRANYCHIDAE) – КЛЕЩЕЯДНАЯ ГАЛЛИЦА FELTIELLA LUBOVIAE FEDOTOVA ET KOZLOVA (DIPTERA, CECIDOMYIIDAE) НА ФОНЕ ПРИМЕНЕНИЯ ЭТИЛАРАХИДОНАТА

# © 2022 г. В. А. Раздобурдин, \* О. С. Кириллова, \*\* Е. Г. Козлова \*\*\*

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург—Пушкин, 196608 Россия \* e-mail: vrazdoburdin@mail.ru, \*\* e-mail:ol-yurchenko@yandex.ru (автор, ответственный за переписку), \*\*\*e-mail: kategen vizr@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2021 г. После доработки 27.05.2022 г. Принята к публикации 27.05.2022 г.

Исследования проводили на вегетирующих растениях в теплице с использованием Иммуноцитофита — препарата на основе этиларахидоната (этилового эфира арахидоновой кислоты). Оценивали влияние препарата на численность паутинного клеща и клещеядной галлицы, на рост и развитие огурца. Существенного воздействия Иммуноцитофита на численность фитофага и хищника не выявлено. Представлены данные о роли акарифага в межвидовых взаимоотношениях в системе триотрофа «огурец — паутинный клещ — клещеядная галлица», влияющих на результативность действия препарата, способного регулировать рост и развитие растений. Показано, что галлица Feltiella luboviae независимо от применения препарата эффективно снижала численность паутинного клеща и тем самым — поврежденность огурца вредителем, от которой зависело влияние Иммуноцитофита на образование и рост боковых побегов растений. В эксперименте действие препарата, стимулирующее морфогенез огурца, проявлялось при поврежденности вредителем листьев, не превышающей 25 % их поверхности, что обеспечивалось жизнелеятельностью хишника.

*Ключевые слова*: поведение акарифага, поврежденность растений вредителем, органогенез растений, Иммуноцитофит.

**DOI:** 10.31857/S0367144522030042, **EDN:** HOAPUV

Использование адаптационных возможностей растений – важное направление в защите сельскохозяйственных культур от вредных организмов. Технология выращивания сельскохозяйственных растений в настоящее время включает применение препаратов, которые, проявляя рострегулирующую активность, одновременно могут

выступать как активные антистрессоры (иммуномодуляторы) в отношении неблагоприятных воздействий абиотических и биотических факторов внешней среды, в том числе различных заболеваний. В связи с увеличением масштабов применения иммуномодулирующих препаратов актуальны исследования по оценке их влияния на комплексы вредных и полезных членистоногих в агробиоценозах, а также на консортные взаимоотношения в трофических системах.

Действующим веществом иммуномодуляторов могут выступать различные органические соединения и их комплексы: аминокислоты, олигосахариды, полиамины, фенолы, карбоновые кислоты и эфиры высших жирных кислот, в частности арахидоновой, которая активно изучается в иммунологии растений. Это гормоноподобное вещество, отсутствующее в растениях, но способное действовать на растительные ткани как сильный внешний раздражитель и, как элиситор, влиять на экспрессию генов, ответственных за активацию генов защиты, а также за дифференцировку, рост и развитие растений (Озерецковская и др., 2009). Известно, что арахидоновая кислота активирует в растениях каскад реакций, связанных с синтезом жасмоновой кислоты, которая в свою очередь индуцирует биохимические защитные механизмы, запускаемые при повреждении членистоногими с грызущим ротовым аппаратом и вредителями с колюще-сосущим ротовым аппаратом (трипсы, клещи), которые питаются содержимым клеток мезофилла листьев (Тютерев, 2014).

Эффективность арахидоновой кислоты и препаратов на основе ее производных в повышении устойчивости растений к вредным организмам особенно активно изучается в области фитопатологии. Содержащий этиларахидонат Иммуноцитофит, как первый зарегистрированный в России препарат сигнальной природы действия, испытан на основных сельскохозяйственных культурах в широком спектре агроэкологических условий и фитосанитарных ситуаций (Кульнев, Соколова, 1997). Показана способность этого препарата индуцировать устойчивость растений к различным болезням и абиотическим стрессорам, активизировать их рост и развитие (Коробейникова, Мерзлякова, 2019).

Работы по изучению влияния на членистоногих-фитофагов арахидоновой кислоты и препаратов на ее основе немногочисленны. В частности, показано, что Иммуноцитофит может влиять на поведение оранжерейной белокрылки (*Trialeurodes vaporariorum* Westw.) при выборе кормового растения и на развитие вредителя, но не оказывать воздействия на паутинного клеща (Кириллова, 2015). При обработке этим препаратом семядольных листьев огурца образующиеся в дальнейшем настоящие листья были менее привлекательны для имаго западного цветочного трипса (*Frankliniella occidentalis* Perg.), при этом численность его дочернего поколения на обработанных растениях была ниже, чем в контроле (Кириллова, 2016).

Способность препаратов-иммуномодуляторов повышать устойчивость растений к фитофагам, равно как и воздействовать на консортные взаимоотношения в агроэкосистемах, изучена недостаточно. В данном исследовании изучали влияние препарата Иммуноцитофит, содержащего этиларахидонат (производное арахидоновой кислоты) на консортные взаимодействия в системе триотрофа огурец — паутинный клещ *Tetranychus urticae* Koch — клещеядная галлица *Feltiella luboviae* Fedotova et Kozlova. Данный вид галлицы недавно обнаружен в окрестностях С.-Петербурга в колониях

*Т. urticae*. По морфометрическим, биологическим и молекулярно-генетическим признакам *F. luboviae* несколько отличается от близкого космополитного вида *F. acarisuga* Vallot, широко используемого в биологической защите различных культур от паутинного клеща в теплицах (Козлова, 2019; Федотова, Козлова, 2019). В связи с этим наше исследование направлено также на изучение экологических особенностей *F. luboviae* как агента борьбы с паутинным клещом.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в теплице на вегетирующих растениях партенокарпического гибрида огурца Гинга. Растения выращивали в теплице в вегетационных сосудах с объемом грунта 6 л. В опыте оценивали раздельное и совместное влияние препарата и акарифага на паутинного клеща и развитие растений. Эксперимент включал 4 варианта: без препарата и без галлицы, без препарата с галлицей, с препаратом без галлицы, с препаратом и галлицей. Число растений в каждом варианте – 10. Варианты с галлицей и без галлицы размещали на разных стеллажах, каждый из которых изолировали нетканым укрывным материалом (спанбондом). На стеллажах обработанные и не обработанные препаратом растения размещали рандомизированно.

Действующим веществом Иммуноцитофита выступает этиловый эфир арахидоновой кислоты (0.167 г/кг). Обработка огурца иммуномодулятором проводилась в соответствии с рекомендациями производителя препарата (ЗАО «Агропромышленная компания ГИНКГО») и включала предпосевное замачивание семян и опрыскивание вегетирующих растений. В вариантах без препарата семена замачивали в воде. Опрыскивание растений раствором препарата (в контроле водой) проводили в фазе двух настоящих листьев. Во всех вариантах после высыхания растений на второй настоящий лист кисточкой помещали по 20 самок паутинного клеща. Через двое суток в вариантах «с акарифагом» выпускали имаго галлицы из расчета 2 самки на растение. Хищник был получен из лаборатории биологической защиты растений ВИЗР. Самки галлицы имели возможность свободного выбора растений, обработанных и не обработанных Иммуноцитофитом.

Первый учет численности акарифага и молодых самок паутинного клеща (дочернего поколения), а также степени повреждения растений вредителем проводили через 16 суток после их заселения фитофагом. Второй учет проводили через 11 суток после первого, когда молодые самки клеща на растениях были представлены дочерними и внучатыми особями.

Через 16 (1-й учет), 27 (2-й учет) и 43 дня (3-й учет) после заселения огурца паутинным клещом проводили морфометрическую оценку растений. При проведении 1-го учета подсчитывали количество листьев на главном побеге (боковые побеги еще не сформировались); во 2-м учете определяли количество листьев на главном побеге, количество боковых побегов и количество листьев на этих побегах; в 3-м учете оценивали те же признаки, что и при 2-м, а также длину главного побега. Численность паутинного клеща на растении определяли по количеству взрослых самок вредителя, галлицы – по количеству личинок и куколок в коконах. Степень повреждения растений фитофагом оценивали по 5-балльной шкале: 0 баллов – повреждений листа нет; 1, 2 и 3 балла – повреждено соответственно до 25, 50 и до 75 % поверхности листа; 4 балла – повреждено более 75 % поверхности листа, но листовая пластинка еще зеленая; 5 баллов – повреждено более 75 % писта, листовая пластинка пожелтела. Биологическую эффективность галлицы в снижении численности паутинного клеща определяли по формуле Аббота: Э = 100 – В/А × 100, где Э – биологическая эффективность в %, В – численность вредителя в опыте, А – численность вредителя в контроле.

Статистическая обработка полученных данных проводилась по общепринятым методикам с использованием компьютерной программы Statistica 6.0.

Схема проведенного эксперимента позволяет оценить воздействие иммуномодулятора на функционирование двух систем: дитрофа огурец – паутинный клещ и триотрофа огурец – паутинный клещ – клещеядная галлица. Исследования показали, что в системе дитрофа обработка растений Иммуноцитофитом снижала численность дочерних самок паутинного клеща на 15-16 %, однако различие между контролем и опытом было достоверно только на уровне ошибки опыта. При этом поврежденность вредителем обработанных препаратом растений оказалась несколько выше, чем в контроле. В дальнейшем совокупная численность дочерних и внучатых самок клеща на обработанных и не обработанных Иммуноцитофитом растениях, как и их поврежденность вредителем, были фактически одинаковыми. В аналогичных вариантах триотрофа эти показатели вследствие деятельности галлицы были существенно ниже (по численности клеща – в 10 раз, по степени повреждения огурца – в 5 раз), но также одинаковые на обработанных и не обработанных препаратом растениях (табл. 1). Биологическая эффективность акарифага в снижении численности вредителя составляла: на первую дату учета на не обработанных препаратом растениях – 97.5 %, на обработанных -92.7 %; на вторую дату - соответственно 90.9 и 89.4 %.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа полученных данных показывают, что при ярко выраженном влиянии акарифага на численность паутинного клеща и степень повреждения им растений достоверное воздействие препарата на поврежденность огурца очевидно только при первом учете. На этом же этапе эксперимента отмечено совместное влияние препарата и акарифага на численность дочерних особей клеща (табл. 1).

Выраженного влияния препарата на численность личинок и куколок галлицы не выявлено. Суммарная численность личинок и куколок при первом учете на не обработанных препаратом растениях была несколько выше в сравнении с обработанными, однако различие было достоверно только на уровне ошибки опыта. Более достоверны отличия в количестве личинок, но вектор различий в разные даты учета оказался противоположным: на не обработанных Иммуноцитофитом растениях личинок акарифага при 1-м учете было достоверно больше в сравнении с обработанными, тогда как во 2-м учете, напротив, меньше (табл. 2).

В ходе эксперимента было обнаружено, что паутинный клещ и галлица по-разному заселяли опытные и контрольные растения. Несмотря на то, что в вариантах дитрофа существенного влияния препарата на ярусное распределение фитофага не наблюдалось, на обработанных растениях была отмечена миграция части клещей с листьев второго яруса, на которые были помещены первичные самки. Об этом свидетельствует снижение заселенности вредителем листовых пластинок второго яруса в варианте с препаратом в сравнении с контролем. Различие между этими вариантами достоверно на уровне ошибки опыта. Иммуноцитофит сильнее влияет на характер распределения галлицы по растению: доля ее особей от общего количества на растении существенно выше на обработанных препаратом листьях 1-го яруса, чем в контроле (табл. 3).

Высокая численность паутинного клеща на растениях в вариантах без галлицы и низкая его плотность в присутствии акарифага дают возможность оценить воздей-

**Таблица 1.** Влияние Иммуноцитофита и хищной галлицы *Feltiella luboviae* Fedotova et Kozlova на численность паутинного клеща и поврежденность им растений

			Пока	затель				
		Уче	г №1	Учет	. №2			
Вариан	ΗT	Число особей клеща на растении	Степень повреждения растения (в баллах)	Число особей клеща на растении	Степень повреждения растений (в баллах)			
Контроль (вода)	Без галлицы	$97.5 \pm 8.05$	$0.8\pm0.08$	$386.5 \pm 31.06$	$2.5 \pm 0.09$			
	С галлицей	$2.4 \pm 0.57$	$0.5 \pm 0.07$	$35.1 \pm 6.36$	$0.5 \pm 0.08$			
Опыт (препарат)	Без галлицы	$82 \pm 5.16$	$1 \pm 0.07$	$343.6 \pm 21.51$	$2.6 \pm 0.13$			
	С галлицей	$6 \pm 3.21$	$0.6 \pm 0.07$	$36.3 \pm 8.56$	$0.5 \pm 0.09$			
Бе	зотносительно	к обработке ра	стений Иммун	оцитофитом				
Без галлицы		$89.3 \pm 4.91$	$0.9\pm0.06$	$363.8 \pm 18.71$	$2.5 \pm 0.08$			
С галлицей		$4.3 \pm 1.74$	$4.3 \pm 1.74$   $0.5 \pm 0.05$   $35.7 \pm 5.26$   $0$					
	Безотно	осительно к вы	пуску акарифа	га				
Контроль		53.1 ± 13.34	$0.6\pm0.06$	$222.5 \pm 49.6$	$1.5 \pm 0.27$			
Обработка растений	препаратом	$46.2 \pm 9.95$	$46.2 \pm 9.95$ $0.8 \pm 0.07$ $198.9 \pm 40$					
	Результаты дву	ухфакторного д	цисперсионного	анализа				
Влияние препарата (	(1), F	1.3	3.48*	1.0	0.5			
Влияние акарифага	(2), F	265***	19.12***	257.8***	381.6***			
Совместное влияние акарифага (1 × 2)		3.3*	0.48	1.2	0.4			

 $\Pi$  р и м е ч а н и е. Приведены средние значения показателей  $\pm$  ст. ошибка; \*-  $p \le 0.1$ , \*\* -  $p \le 0.05$ , \*\*\* -  $p \le 0.01$ .

**Таблица 2.** Влияние обработки огурца Гинга Иммуноцитофитом на численность клещеядной галлицы *Feltiella luboviae* Fedotova et Kozlova

		Числ	о особей акарі	ифага на расто	ении	
Вариант		Учет № 1			Учет № 2	
1	Личинок	Куколок	Личинок + куколок	Личинок	Куколок	Личинок + куколок
Контроль	$1.3 \pm 0.36$	$6.4 \pm 0.72$	$7.7 \pm 0.89$	$0.1 \pm 0.14$	$3.1 \pm 1.28$	$3.3 \pm 1.36$
Препарат	$0.4 \pm 0.24$	$5.1 \pm 0.84$	$5.6 \pm 0.94$	$1.4\pm0.65$	$4.6 \pm 1.54$	$6 \pm 2.07$
	Результаты	і однофакто	рного дисперс	ионного анал	иза	
Влияние препарата, F	4.04*	1.32	2.6	3.02*	0.46	1.05

П р и м е ч а н и е. Приведены средние значения показателей  $\pm$  ст. ошибка; \*-  $p \le 0.1$ .

**Таблица 3.** Заселенность паутинным клещом и клещеядной галлицей *Feltiella luboviae* Fedotova et Kozlova листьев 1, 2 и 3-го ярусов на растении огурца (по данным учета № 1)

D	Доля особей на л	исте от их общего числ	а на растении, %			
Вариант	1-й ярус	2-й ярус	3-й ярус			
	Паутинны	й клещ				
Контроль (вода)	$3 \pm 2.32$	$83.1 \pm 5.45$	$6.5 \pm 2.75$			
Опыт (препарат)	$8.1\pm3.76$	$70.5 \pm 6.32$	$9.9 \pm 2.55$			
Влияние препарата, F	1.28	0.8				
	Галлица (личин	ки + куколки)				
Контроль (вода)	$1.8\pm1.79$	$69.6 \pm 6.74$	$18.6 \pm 5.95$			
Опыт (препарат)	$15.1 \pm 4.07$	$68.6 \pm 8.07$	$16.3 \pm 5.1$			
Влияние препарата, F	8.04**	0.01	0.09			

 $\Pi$  р и м е ч а н и е. Приведены средние значения показателей  $\pm$  ст. ошибка; \*\* –  $p \le 0.05$ .

ствие Иммуноцитофита на морфогенез растений, поврежденных вредителем в разной степени. Уже при первом учете в варианте «препарат без акарифага» число листьев на растениях, представленных только одним побегом, было меньше, чем в остальных трех вариантах. Дисперсионный анализ обнаружил достоверное влияние на этот показатель применения Иммуноцитофита, а также совместное влияние препарата и акарифага; наличие или отсутствие одного из данных условий (факторов) определяло степень повреждения растений (табл. 4).

Ко второму учету число листьев на главном побеге увеличилось в 2 раза, но отмеченная тенденция к различию в их количестве в вариантах опыта сохранялась. Статистический анализ показал, что при отсутствии непосредственного влияния на количество листьев на побеге как препарата, так и поврежденности клещом, очевидно совместное влияние этих факторов. Надо отметить, что в вариантах «без препарата» растения по архитектонике не различались, несмотря на их контрастное повреждение вредителем (0.5 и 2.5 балла при наличии и отсутствии хищника соответственно). Однако на обработанных препаратом растениях, в такой же мере контрастных по степени повреждения клещом (0.5 и 2.6 балла), значения показателей архитектоники были достоверно выше в варианте с галлицей, где поврежденность была минимальной (табл. 4). Анализ данных показывает, что при отсутствии влияния препарата на развитие боковых побегов огурца и существенном воздействии акарифага совместное влияние данных факторов высоко достоверно (см. табл. 4). На растениях с максимальной в опыте поврежденностью фитофагом (варианты дитрофа) наблюдается тенденция к негативному воздействию Иммуноцитофита на рост и развитие огурца: значения показателей архитектоники растений в варианте с препаратом несколько ниже таковых в варианте без него.

При третьем учете оценки архитектоники растений длина главного побега оказалась максимальной у растений в варианте «без препарата и без галлицы» (дитроф без препарата). Отличия данного варианта от трех других, в которых длина побега была прак-

Таблица 4. Морфометрические показатели архитектоники поврежденных паутинным клещом растений

					Номер учета	учета			
		1		7			3		
Вариант		Число листьев на главном побеге	Число листьев на главном побеге	Число боковых побегов,	Всего листьев на боковых побегах	Длина главного побега, см	Число листьев на главном побеге	Число боковых побегов	Всего листьев на боковых побегах
Контроль	Без акарифага	7 ± 0.27	$13.8 \pm 0.59$	$2.4 \pm 0.78$	$4.8 \pm 1.64$	192 ± 4.14	$15.6 \pm 0.32$	$3.5 \pm 1.28$	$10.3 \pm 3.24$
	С акарифагом	$6.9 \pm 0.14$	$13.1\pm0.51$	$2.4 \pm 0.43$	$4.6\pm0.87$	$177.6 \pm 4.89$	$17.6 \pm 0.61$	$6.7 \pm 0.57$	$22.9\pm2.59$
Обработка Имму-	Без акарифага	$6.3\pm0.17$	$12.9\pm0.35$	$1.2\pm0.46$	$2.3 \pm 1.04$	$177.2 \pm 9.15$	$14.8 \pm 0.83$	$2.2 \pm 0.43$	$6\pm1.91$
ноцитофитом	С акарифагом	$6.9 \pm 0.11$	$14.3 \pm 0.45$	$3.8 \pm 0.31$	$6.5 \pm 0.78$	$180.3 \pm 3.89$	$18.3 \pm 0.41$	7 ± 0.6	$27.1\pm2.13$
		Безот	носительно к с	бработке ра	Безотносительно к обработке растений Иммуноцитофитом	цитофитом			
Без акарифага		$6.6\pm0.17$	$13.3 \pm 0.34$	$1.8\pm0.45$	$3.5 \pm 0.97$	$184.2 \pm 5.39$	$15.2 \pm 0.46$	$2.8 \pm 0.64$	$8\pm1.85$
С акарифагом		$6.9 \pm 0.09$	$13.7 \pm 0.36$	$3.1 \pm 0.31$	$5.6 \pm 0.62$	$179 \pm 2.99$	$17.9 \pm 0.36$	$6.9 \pm 0.4$	$25.1\pm1.7$
			Безотноси	тельно к вы	Безотносительно к выпуску акарифага	ä			
Контроль		$6.9 \pm 0.15$	$13.5 \pm 0.39$	$2.4 \pm 0.45$	4.7 ± 0.93	185.3 ± 3.61	$16.5 \pm 0.41$	5 ± 0.83	$16.1\pm2.64$
Обработка Иммуноцитофитом	цитофитом	$6.6 \pm 0.12$	$13.5 \pm 0.32$	2.4 ± 0.42	4.3 ± 0.83	178.6 ± 5.04	16.4 ± 0.64	4.5 ± 0.69	$15.9 \pm 2.97$
		Pe	зультаты двухф	ракторного д	Результаты двухфакторного дисперсионного анализа	анализа			
Влияние препарата (1), F	(1), F	3.08*	0.07	0.03	0.05	0.92	0.02	0.39	0.00
Влияние акарифага (2), F	(2), F	1.3	0.62	5.91**	2.99*	0.82	20.23***	25.53***	45.57***
Совместное влияние препарата и акарифага $(1 \times 2)$ , $F$	е препарата и ), F	3.73*	4.24**	5.43**	3.55*	1.92	1.6	0.98	2.92*

 $\Pi$  р и м е ч а н и е. Приведены средние значения показателей  $\pm$  ст. ошибка; \*-  $p \le 0.1$ , \*\* -  $p \le 0.05$ , \*\*\* -  $p \le 0.01$ .

тически одинаковой, превышали пределы ошибки опыта. Количество листьев на главном побеге, а также количество боковых побегов и суммарное число листьев на них как у обработанных, так и у не обработанных препаратом растений были заметно больше в присутствии галлицы, чем при ее отсутствии. При этом различия между вариантами дитрофа, как и между вариантами триотрофа, были в пределах ошибки опыта (см. табл. 4). Результаты дисперсионного анализа не выявили непосредственного воздействия Иммуноцитофита на архитектонику растений в эксперименте. Однако влияние акарифага, эффективно снижающего численность вредителя и, тем самым, поврежденность растений, высоко достоверно в отношении всех изучаемых показателей морфологической структуры растения огурца, кроме длины главного побега. Совместное влияние препарата и акарифага при третьем учете достоверно выявлено только для показателя «суммарное количество листьев на боковых побегах».

Сопоставление морфологических показателей слабо поврежденных клещом растений, обработанных и не обработанных Иммуноцитофитом (варианты триотрофа), показывает, что воздействие препарата на морфогенез огурца длится лишь в течение определенного периода. Так, через 27 суток после начала опыта количество листьев на главном побеге, число боковых побегов и листьев на этих побегах в варианте с препаратом были достоверно больше, чем в варианте без препарата, а спустя 16 суток различия исчезли.

# ОБСУЖДЕНИЕ

Опубликованы данные о влиянии обработки растений химическими соединениями с элиситорной активностью на консументов второго порядка. Воздействие соединений-элиситоров зависит от их химической природы, вида растения и членистоногих консументов первого и второго порядков в триотрофах. Показано, что индуцированные защитные реакции могут способствовать привлечению к растениям энтомофагов и акарифагов и не оказывать существенного влияния на их хищническую или паразитарную активность (Gols et al., 1999; Shimoda et al., 2002; Thaler, 2002; Bruinsma et al., 2009). Однако возможны и негативные воздействия защитных реакций растений на развитие полезных членистоногих. Обработка растений жасмоновой кислотой, как показано на томате, снижала хищническую активность клеща Phytoseiulus longipes Evans и его плодовитость, тем самым оказывая положительное влияние на выживание потомства его жертвы, паутинного клеща (Ataide et al., 2016). Негативное влияние жасмоновой кислоты отмечено и на паразитоида *Hyposoter* exiguae Vier., особи которого в гусеницах Spodoptera exigua Hbn., выращенных на обработанных этой кислотой томатах, развивались медленнее и набирали меньшую массу, чем в гусеницах, питавшихся необработанными растениями (Thaler, 1999).

Исследования действия арахидоновой кислоты или содержащих ее препаратов на энтомофагов и акарифагов единичны. Так, установлено, что обработка огурца иммуномодулятором Хитозар Ф, содержащим в своем составе арахидоновую кислоту, не влияет на предпочтение растений хищным клопом ориусом (*Orius laevigatus* Fieber) при поиске жертвы (Юрченко и др., 2004). В нашем исследовании существенного воздействия Иммуноцитофита на поведение имаго галлицы при выборе растений для откладки яиц не выявлено. Тем не менее, в эксперименте первичные (исходные) самки акарифага в меньшей степени предпочитали для откладки яиц растения, обработанные

препаратом, тогда как в выборе растений дочерними самками хищника наблюдалась обратная тенденция (табл. 2). Такая неоднозначность поведения насекомого, по-видимому, обусловлена тем, что основным стимулом для откладки яиц дочерними имаго галлицы являлась плотность жертвы на растениях независимо от их обработки препаратом или водой. Способствование обработки растений Иммуноцитофитом заселению галлицей первого яруса листьев огурца проявлялось неотчетливо, что может быть связано с изменением пространственного размещения на них жертвы (паутинного клеща) вследствие воздействия препарата. Численность малоподвижных личинок галлицы (как и численность куколок) на листе в значительной мере определяется количеством отложенных на него яиц. Особи клеща могут размещаться на листовой пластинке с разной степенью агрегированности (Раздобурдин и др., 2014). Можно предположить, что на откладку яиц самками галлицы влияли не только численность клеща, но и характер размещения особей вредителя на листовой пластинке — их плотность в микроочагах.

Отсутствие в эксперименте вариантов с обработанными и не обработанными Иммуноцитофитом растениями, не заселенными вредителем, не позволяет в полном объеме определить влияние препарата на морфогенез огурца, однако результаты дают представление о воздействии на систему триотрофа Иммуноцитофита как регулятора роста и развития растений.

Известно, что в стрессовых условиях адаптационно-компенсаторные реакции растения, направленные на поддержание гомеостатического уровня обменных процессов, всегда связаны с дополнительными затратами энергии. Такие затраты энергии тем выше, чем больше экологическое несоответствие в системе «растение—среда» (Жученко, 2004). В нашем эксперименте растения были повреждены клещом, что предполагает развитие в них определенных ответных компенсаторно-восстановительных реакций, зависящих от степени повреждения вредителем. В вариантах с применением на огурце препарата ответ растений на повреждение паутинным клещом происходил на фоне реакций, вызванных обработкой растений иммуномодулятором. Согласно результатам эксперимента, при невысокой поврежденности огурца клещом препарат стимулировал рост и развитие боковых побегов; при сильном повреждении, напротив, препарат оказывал скорее негативное влияние (табл. 5).

Результаты исследования дают основание полагать, что обработка огурца Иммуноцитофитом вызывала каскад биохимических реакций, направленных на повышение устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды, в том числе и к фитофагам. Однако иммунизации растений препаратом было недостаточно для эффективной их самозащиты от паутинного клеща, она имела определенную энергетическую «цену». Поскольку дополнительный расход энергии на любую иммунную структуру или функцию идет в ущерб процессам роста и дифференцировки растительного организма, такие энергетические затраты огурца могут быть особенно значимы при его существенном повреждении вредителем. По-видимому, по этой причине в варианте дитрофа свойства препарата как стимулятора роста и развития растений не проявились.

**Таблица 5.** Воздействие препарата на архитектонику растений в системах дитрофа «огурец – паутинный клещ» и триотрофа «огурец – паутинный клещ – клещеядная галлица»

	1 1 71	. ,		•					
					Номер у	чета			
		1		2				3	
Вариант		Число листьев на главном побеге	Число листьев на главном побеге	Число боковых побегов	Всего листьев на боковых побегах	Длина главного побега, см	Число листьев на главном побеге	Число боковых побегов	Всего листьев на боковых побегах
Дитроф (поврежден- ность клещом – 2.5–2.6 балла)	Препарат	90 *	93.5	50	47.9	92.3 *	94.9	62.9	58.3
Триотроф (поврежденность клещом – 0.5 балла)	Растения обрасов работаны препаратом	100	109.2 *	158.3 *	141.3 *	101.5	104	104.5	118.3

 $\Pi$  р и м е ч а н и е. Данные приведены в процентах по отношению к контролю (обработка водой), \*– различия средних значений сравниваемых показателей превышают уровень ошибки опыта.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В консортной системе «огурец — *Tetranychus urticae* — *Feltiella luboviae*» существенного влияния препарата-иммуномодулятора Иммуноцитофит на развитие и рост численности консументов первого и второго порядков не выявлено. Полученные данные позволяют предполагать, что Иммуноцитофит может влиять на поведение особей вредителя при поиске места питания и на их размещение на растении, и тем самым на поведение акарифага при откладке яиц.

Деятельность хищника может определять результативность действия препарата как регулятора роста и развития растений. На заселенном паутинным клещом растении огурца функционирование систем регуляции и интеграции, обеспечивающих процессы морфогенеза растения, зависит от степени его повреждения вредителем. Значительная поврежденность растений (до 50–75 % ассимиляционной поверхности) фитофагом при его высокой численности негативно влияла на образование и рост боковых побегов. От интенсивности повреждений зависит также действие препарата, способного стимулировать рост и развитие огурца. Акарифаг, независимо от действия препарата на растения, эффективно снижал численность вредителя и, соответственно, поврежденность листьев, которая не превышала 25 % их поверхности. Только в этих условиях проявлялось стимулирующее морфогенез огурца действие Иммуноцитофита – ускорение образования и роста боковых побегов.

Можно полагать, что применение на огурцах препаратов на основе арахидоновой кислоты или ее производных для повышения устойчивости растений к неблагоприятным абиотическим факторам, а также к фитопатогенам не будет отрицательно влиять на использование галлицы *F. luboviae* в биологической защите растений от паутинного клеща. На это указывают выявленные нами близкие значения биологической эффективности хищника на растениях, обработанных и не обработанных Иммуноцитофитом.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жученко А. А. 2004. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика). Монография в двух томах. Т. 1. М.: «Издательство Агрорус», 690 с.
- Кириллова О. С. 2015. Семиохимические взаимодействия и индуцированные защитные реакции в растениях огурца при повреждении фитофагами. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб.—Пушкин: Всероссийский НИИ защиты растений (ВИЗР), 22 с.
- Кириллова О. С. 2016. Особенности действия Иммуноцитофита на западного цветочного трипса при обработке огурца посевного. Вестник защиты растений **89** (3): 81–82.
- Козлова Е. Г. [Интернет документ]. 2019. Опыт применения клещеядной галлицы нового вида Feltiella sp. (Diptera, Cecidomyiidae) для защиты культуры огурца от паутинного клеща. В кн.: Фитосанитарные технологии в обеспечении независимости и конкурентоспособности АПК России: материалы IV Всероссийского Съезда по защите растений, СПб., 9–11 сентября 2019 г. СПб., с. 296. [URL: https://drive.google.com/file/d/116kMQGmtKKrbPzLetKG2bmrNPf5j6V7j/view] (дата обращения:
- 26.10.2021 г.) Коробейникова О. В., Мерзлякова В. М. 2019. Иммуноцитофит на томатах открытого грунта. Картофель и овощи **2**: 21–22.
- овощи **2**: 21–22. https://doi.org/10.25630/PAV.2019.16.2.003
- Кульнев А. И., Соколова Е. А. 1997. Многоцелевые стимуляторы защитных реакций, роста и развития растений (на примере препарата Иммуноцитофит). Пущино: ОНТИ ПНЦ РАИ, 100 с.
- Озерецковская О. Л., Васюкова Н. И., Чаленко Г. И. 2009. Процесс раневой репарации и индуцирования устойчивости клубней картофеля. Прикладная биохимия и микробиология **45** (2): 220–224.
- Раздобурдин В. А., Сергеев Г. Е., Васильев С. В. 2014. Размещение паутинного клеща *Tetranychus urticae* Koch (Acarina, Tetranychidae) на листовых пластинках различных сортообразцов огурца. Энтомологическое обозрение **93** (1): 30–42.
- Тютерев С. Л. 2014. Природные и синтетические индукторы устойчивости растений к болезням. СПб.: ВИЗР, 212 с.
- Федотова З. А., Козлова Е. Г. 2019. Галлицы рода *Feltiella* Rübsaamen (Diptera, Cecidomyiidae) на северозападе России (с описанием нового вида). Энтомологическое обозрение **98** (4): 843–869. https://doi.org/10.1134/S0367144519040038
- Юрченко О. С., Селицкая О. Г., Буров В. Н., Тютерев С. Л. 2004. Влияние обработок всходов огурца хитозансодержащими индукторами болезнеустойчивости на ольфакторные реакции калифорнийского трипса *Frankliniella occidentalis* Pergande (Thysanoptera, Thripidae) и хищного клопа *Orius laevigatus* (Fieber) (Heteroptera, Anthocoridae). Энтомологическое обозрение **83** (4): 808–815.
- Ataide L. M. S., Pappas M. L., Schimmel B. C. J., Lopez-Orenes A., Alba J. M., Duarte M. V. A., Pallini A., Schuurink R. C., Kant M. R. 2016. Induced plant-defenses suppress herbivore reproduction but also constrain predation of their offspring. Plant Science 252: 300–310. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.08.004
- Bruinsma M., Posthumus M. A., Mumm R., Mueller M. J., van Loon J. J. A., Dicke M. 2009. Jasmonic acid-induced volatiles of *Brassica oleracea* attract parasitoids: effects of time and dose, and comparison with induction by herbivores. Journal of Experimental Botany **60** (9): 2575–2587. https://doi.org/10.1093/jxb/erp101
- Gols R., Posthumus M. A., Dicke M. 1999. Jasmonic acid induces the production of gerbera volatiles that attract the biological control agent *Phytoseiulus persimilis*. Entomologia Experimentalis et Applicata 93: 77–86. https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00564.x
- Shimoda T., Ozawa R., Arimura G., Takabayashi J., Nishioka T. 2002. Olfactory responses of two specialist insect predators of spider mites toward plant volatiles from lima bean leaves induced by jasmonic acid and/or methyl salicylate. Applied Entomology and Zoology 37 (4): 535–541. https://doi.org/10.1303/aez.2002.535

Thaler J. S. 1999. Jasmonate-inducible plant defenses cause increased parasitism of herbivores. Nature **399**: 686–688.

Thaler J. S. 2002. Effect of jasmonate-induced plant responses on the natural enemies of herbivores. Journal of Animal Ecology **71** (1): 141–150.

https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00586.x

INTERACTIONS IN THE SYSTEM HOST-PLANT CUCUMBER – THE SPIDER MITE TETRANYCHUS URTICAE KOCH (ACARINA, TETRANYCHIDAE) – THE PREDATORY MIDGE FELTIELLA LUBOVIAE FEDOTOVA ET KOZLOVA (DIPTERA, CECIDOMYIIDAE) WHEN APPLYING ETHYL ARACHIDONATE

V. A. Razdoburdin, O. S. Kirillova, E. G. Kozlova

Key words: acariphage behaviour, pest injury to plant, plant organogenesis, Immunocytophyte.

## SUMMARY

Investigation was carried out on vegetating plants in a greenhouse applying Immunocytophyte, a derivative of ethyl arachydonate (Arachidonic acid ethyl ester). Effect of the preparation on the numbers of the twospotted spider mite and a predatory midge, *Feltiella luboviae*, and also on the growth and development of the cucumber plants was investigated. No considerable impact on the phytophage and its predator was found. Data were received on the role of the acariphage in the intraspecific interactions in the triotroph cucumber – twospotted spider mite – predatory midge, influencing the effectiveness of the preparation capable of regulating the plants growth and development. The midge *Feltiella luboviae*, irrespective of the preparation use, effectively decreased the spider mite abundance and, consequently, damage to the cucumber plant by the pest, on which the Immunocytophyte influence on the formation and growth of the lateral shots of the cucumber plants depended. Immunocytophyte effect stimulating the cucumber plant morphogenesis was noticeable at the damage to leaves not exceeding 25% of their surface, which was a result of the predator activity.

УДК 595.763 (470.21 + 470.23-25)

# ВЕРОЯТНОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЯСЕНЕВОЙ ИЗУМРУДНОЙ УЗКОТЕЛОЙ ЗЛАТКИ AGRILUS PLANIPENNIS FAIRMAIRE (COLEOPTERA, BUPRESTIDAE) ПО ЗЕЛЕНЫМ НАСАЖДЕНИЯМ ВДОЛЬ ТРАССЫ М10 ОТ МОСКВЫ ДО САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

© 2022 г. А. А. Егоров,<sup>1,2\*</sup> А. Н. Афонин,<sup>1\*\*</sup> К. И. Скворцов,<sup>3\*\*\*</sup> Е. А. Милютина<sup>1\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034 Россия <sup>2</sup>Институт лесоведения РАН

Ул. Советская, 21, п/о Успенское, Московская обл., 143030 Россия \*e-mail: egorovfta@yandex.ru, \*\*e-mail: acer737@yandex.ru, \*\*\*\*e-mail: katya17\_10@mail.ru (автор, ответственный за переписку) 

<sup>3</sup>Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН ул. Профессора Попова, 2, С.-Петербург, 197376 Россия \*\*\*e-mail: k.i.skvortsov@yandex.ru

Поступила в редакцию 7.06.2022 г. После доработки 14.07.2022 г. Принята к публикации 09.09.2022 г.

Ясеневая изумрудная узкотелая златка (Agrilus planipennis Fairmaire) была занесена в Москву, где дала вспышку размножения и с середины первого десятилетия ХХІ в. начала быстро распространяться радиально, продвинувшись в северных направлениях намного меньше, чем в южных. Agrilus planipennis способен распространяться как естественным путем, так и с непреднамеренной помощью человека, используя транспорт (путешествуя непосредственно на нем или с перевозимыми грузами) и таким образом преодолевая большие расстояния. Для самостоятельного распространения A. planipennis необходима достаточная встречаемость растенийхозяев (ясеней) на его пути. Обнаруженный в 2020 г. в С.-Петербурге A. planipennis едва ли мог проникнуть в город естественным путем, так как на большей части пространства между Москвой и С.-Петербургом сплошные ясеневые древостои отсутствуют, а вдоль трассы М10, связывающей эти города, ясеневые насаждения редки и разделены большими промежутками. Зная характер распределения кормовой базы на предполагаемом естественном пути распространения A. planipennis, можно делать выводы о перспективах продвижения вида в том или ином направлении, давать прогнозы распространения и, возможно, в некоторых случаях бороться с локальным продвижением A. planipennis, создавая разрывы в цепи посадок растений-хозяев, например, в придорожных насаждениях.

*Ключевые слова:* ясеневая изумрудная узкотелая златка, инвазия, растение-хозяин *Fraxinus*, автомагистраль, зеленые насаждения, естественное распространение, распространение транспортом.

# DOI: 10.31857/S0367144522030054, EDN: HOAYAR

Проникновение восточноазиатской ясеневой изумрудной узкотелой златки (Agrilus planipennis Fairmaire) (Coleoptera: Buprestidae) в Европу было связано с ее первичным заносом в Москву предположительно в конце 1990-х гг. – первая находка была сделана в 2003 г. (Ижевский, 2007; Шанхиза, 2007). Размножение златки привело к массовой гибели ясеней в Москве, начиная с середины первого десятилетия XXI в. Дальнейшее радиальное распространение A. planipennis из Москвы поставило вопрос о возможностях ее расселения в Европе.

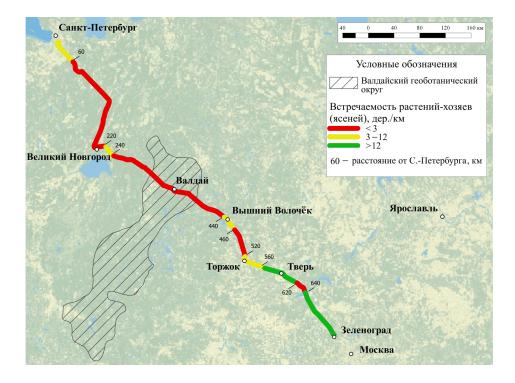
После заноса в Москву *А. planipennis* распространился примерно на 600 км к югу, достигнув территории Украины (Drogvalenko et al., 2019; Orlova-Bienkowskaja et al., 2020), и на 240 км на северо-восток, проникнув в Ярославль (Власов, 2020). До последнего времени было известно, что к северо-западу от Москвы *А. planipennis* продвинулся до Твери и ее ближайших окрестностей, где впервые был обнаружен в 2015 г. (Peregudova, 2019) и сохранился до настоящего времени (Musolin et al., 2021). Однако в 2020 г. в продолжение северо-западного направления от Твери *А. planipennis* был обнаружен в западных окрестностях С.-Петербурга (Волкович, Суслов, 2020) с отрывом в 490 км от основной части инвазионного ареала. Таким образом, в европейской части России наблюдается неравномерное распространение *А. planipennis* из места его первичного заноса (Москва).

В Северной Америке *А. planipennis* впервые был обнаружен в 2002 г. в Детройте и к настоящему времени распространился как на юг (до Джорджии), так и на северо-восток (до Квебека) на расстояние примерно 900 км. Была определена минимальная частота встречаемости ясеней, позволяющая *А. planipennis* распространяться естественным путем, – примерно 3–5 деревьев на 1 км дороги (МсКепney et al., 2012). Было также установлено, что максимальная дальность разлета одной генерации популяции *А. planipennis* во время вспышки составляет 20 км (Taylor et al., 2010). В Москве для развития поколения златки необходимы 2 сезона (Orlova-Bienkowskaja, Bieńkowski, 2016). Исходя из этого, можно предположить, что распространение *А. planipennis* естественным путем в европейской части лимитируется редкой встречаемостью ясеней и невысокой скоростью распространения златки – до 20 км за 2 года. Эти выводы совпадают с ранее подсчитанной средней скоростью распространения *А. planipennis* в Центральной России – 10 км/год (Баранчиков, Куртеев, 2012).

Анализ геоботанической литературы (Александрова и др., 1989) показал, что на территории между Тверью и С.-Петербургом распространены преимущественно еловые, сосновые и вторичные лиственные леса (рис. 1), и только для небольшого участка на Валдайской возвышенности в Валдайском геоботаническом округе с преобладанием вторичных осиновых и березовых лесов указаны редкие дубовые рощицы с участием ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*). Таким образом, можно предположить, что самостоятельное распространение *A. planipennis* по естественным насаждениям в направлении от Твери к С.-Петербургу невозможно.

Важную роль в распространении ясеневой изумрудной узкотелой златки играют линейные структуры, такие как железные дороги и автомагистрали (Selikhovkin et al.,

2017; Short et al., 2020). Исследования в 2013 (Волкович, Мозолевская, 2014), 2016 и 2018 гг. (Селиховкин и др., 2018) и в 2017 г. (Афонин и др., 2020) показали, что вдоль трассы М10 (Москва-Тверь-С.-Петербург) (рис. 1) встречаются посадки ясеня, в основном Fraxinus pennsylvanica. Посадки расположены мозаично, что создает препятствия для распространения A. planipennis от Москвы в сторону С.-Петербурга. Нами была выдвинута гипотеза о распространении A. planipennis от Твери в сторону С.-Петербурга двумя способами: на одних участках распространение может быть естественным по посадкам из ясеня вдоль трассы М10, а на других – происходить с участием человека, когда A. planipennis продвигается, по всей видимости, непосредственно на транспортных средствах или с перевозимыми грузами. Давно высказано предположение о том, что расширение ареала A. planipennis происходит за счет сочетания локального, естественного распространения на небольшие расстояния и расселения на дальние расстояния с помощью человека (Hengeveld, 1989; Muirhead et al., 2006). Таким образом, важно определить участки возможного распространения A. planipennis естественным путем и с участием транспорта для разработки наиболее эффективных региональных фитосанитарных и карантинных мероприятий для предотвращения широкого распространения вредителя на территории между Москвой и С.-Петербургом. Выделение таких участков может быть основано на анализе особенностей распространения насаждений ясеня вдоль трассы М10.



**Рис. 1.** Участок вдоль трассы М10 от С.-Петербурга до Зеленограда (пригород Москвы), на котором проведен поиск ясеней.

Исследования последних лет в зеленых насаждениях по трассе М10 между С.-Петербургом и Тверью (Волкович, Мозолевская, 2014; Селиховкин и др., 2018; Musolin et al., 2021), в том числе в городах Торжок и Вышний Волочёк (Перегудова, Мусолин, 2020), показали отсутствие в них заселения златкой ясеней. Хотя златка и была отмечена в Твери и С.-Петербурге соответственно в 2015 и 2020 гг., заселила она ясени в этих городах раньше. В Твери, как показал анализ древесины, заселение ясеней произошло еще в 2010 г. (Демидко и др., 2020). Ю. А. Баранчиков (2020), используя интернет-сервисы Яндекс-Панорамы и Google Street View, по наличию на фотографиях повреждений кроны ясеня пенсильванского предположил, что златка начала осваиваться в месте нынешнего очага в западном пригороде С.-Петербурга уже в 2014—2016 гг. Это означает, что заселение златкой ясеней между Тверью и западными окрестностями С.-Петербурга могло начаться с 2010 г., когда она появилась в Твери. Однако заселение ясеней златкой в С.-Петербурге могло произойти и из иного очага ее распространения.

Мы поставили целью уточнить методику оценки частоты встречаемости и пространственного распределения ясеней, а также выявить возможности распространения *А. planipennis* на протяжении трассы М10 Москва—С.-Петербург естественным путем с учетом частоты встречаемости ясеней и разобщенности их посадок.

# МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В октябре 2017 г. было проведено маршрутное исследование распространения вдоль трассы М10 Москва—С.-Петербург посадок ясеня (см. рис. 1), растения-хозяина *А. planipennis*. Участок исследования охватывал придорожные насаждения от юго-восточных пригородов С.-Петербурга до северо-западных пригородов Москвы с конечной точкой маршрута в г. Зеленоград. Были обследованы также старые участки дороги, которые в настоящее время заменили спрямленными участками трассы.

Из окна автомобиля на скорости 60–80 км/час велся учет ясеней по характерной осенней раскраске их крон на фоне других деревьев. При необходимости делались остановки для уточнения родовой принадлежности древесных пород и характеристик ясеней. Исходя из данных о максимальной дальности распространения златки на расстояние 20 км за каждую генерацию во время вспышки (Taylor et al., 2010; Musolin et al., 2017), весь участок трассы М10 от юго-восточных пригородов С.-Петербурга до северо-западных пригородов Москвы мы разделили на 35 20-километровых участков. Названия участки получили по номеру километра в направлении от С.-Петербурга; например, участок трассы между 520-м и 540-м километрами был назван «отрезок (или участок) 520 км». На каждом таком участке отмечалось количество одиночных ясеней и их групп с учетом возраста: молодые, высотой до 5 м, и взрослые, выше 5 м. Группы ясеней по количеству деревьев делились на крупные и малые. Для крупных групп указывалась их длина, измеряемая по автомобильному спидометру. Малые группы включали несколько деревьев. В дальнейшем анализе данных принимали, что группа молодых ясеней состоит из 5, а взрослых – из 3 деревьев. Данные учетов заносились в полевой дневник и приведены в табл. 1.

Далее по полевым данным был проведен расчет двух показателей: встречаемость  $(A_h)$  и среднее расстояние между группами ясеней на каждом 20-километровом участке  $(L_m)$ .  $A_h$  определяли как количество ясеней на отрезке в 20 км (дер./участок).  $L_m$  — среднее расстояние в километрах между отдельными деревьями, группами и полосами на 20-километровом участке, которое показывает, какое в среднем расстояние нужно пролететь A. planipennis от одного ясеня до другого.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Обследование трассы М10 от юго-восточных окраин С.-Петербурга до Зеленограда — северо-западного пригорода Москвы (см. рис. 1) в октябре 2017 г. показало неравномерность распределения кормовой базы A. planipennis (рис. 2a). Видно, что 20-километровые участки с 3 и меньшим числом деревьев ясеня ( $A_h$ ), которые служат барьером для распространения златки (McKenney et al., 2012), располагаются на большей части трассы М10: 60–200, 240–420, 460–500 и 620 км. Протяженность не заселенных A. planipennis отрезков не более чем с 3 ясенями на 20 км трассы М10 между Тверью и С.-Петербургом (отрезки 20–560 км) составляет 75 %.

Среднее расстояние между отдельными деревьями, группами и полосами ясеней вдоль трассы М10 неравномерно и имеет тенденцию к уменьшению при приближении к северо-западным окраинам Москвы. На диаграмме (рис. 26) видно, что северо-западнее пригородов Твери есть участки, на которых расстояние между группами и одиночными деревьями ясеня составляет более 19.9 км (отрезки 120, 260, 380, 400, 420, 460). Доля таких не заселенных A. planipennis отрезков между Тверью и С-Петербургом с  $L_m \geq 19.9$  км (отрезки 20–560 км) составляет 21 %.

Необходимо отметить, что между Торжком и Тверью (520...580 км) (см. рис. 1) существуют условия, по частоте встречаемости ясеня достаточные для заселения их златкой ( $A_h \ge 10$ ;  $L_m = 0.601...1.267$ ).

# ОБСУЖДЕНИЕ

Как показывает анализ данных, распространение  $Agrilus\ planipennis\$ естественным путем на участке Тверь—С.-Петербург вдоль трассы М10 невозможно из-за отсутствия сплошных естественных древостоев ясеня и больших разрывов ( $L_m$  более 20 км) между отдельными деревьями, группами или полосами ясеня. Особенно серьезный барьер для распространения  $A.\ planipennis\$ будут составлять три смежных 20-километровых отрезка 380, 400 и 420 (см. рис. 2).

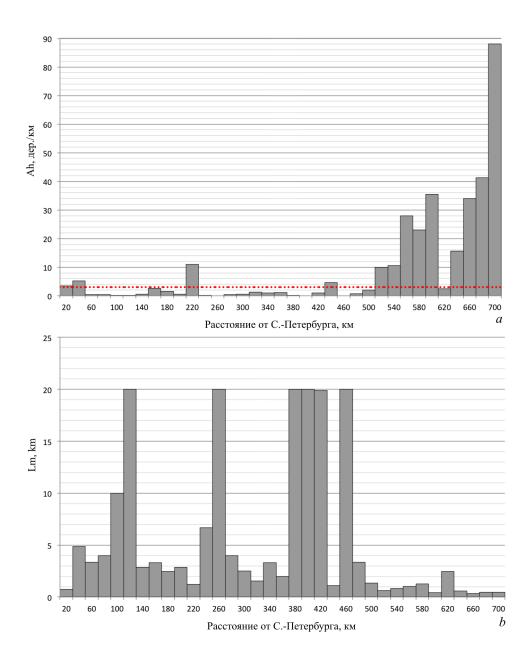
Появление *А. planipennis* в С.-Петербурге вероятно, стало результатом его завоза с растительными материалами. На это указывает расчет продвижения *А. planipennis* из Твери до С.-Петербурга за последние 10 лет: если считать срок развития одного поколения равным 2 годам, а максимальное расстояние самостоятельного продвижения — 20 км за одно поколение, то *А. planipennis* при самых благоприятных условиях мог бы продвинуться за это время на 100 км (если забыть о том, что для распространения из места заноса златке необходимо не менее 7 лет, чтобы освоиться на новом месте (Siegert et al., 2014)).

Как уже было сказано, на северном пределе ареала в Канаде распространение *А. planipennis* зависит от частоты встречаемости деревьев ясеня в лесополосах, которая (при пересчете данных Мак-Кенни с соавт. (МсКеппеу et al., 2012)) должна быть не меньше 3–5 деревьев на 1 км дороги. Как показывает анализ наших данных по встречаемости ясеней вдоль трассы М10, только на некоторых участках отрезка от юго-восточных окраин С.-Петербурга до Твери, не заселенного *А. planipennis*, число ясеней превышает 3: под С.-Петербургом (отрезки 20–40 км) и под Великим Новгородом (отрезок 220 км), но большая часть территории вдоль трассы не отвечает условиям расселения *А. planipennis*. Подобные выводы были сделаны ранее М. Г. Волко-

Таблица 1. Данные учетов растений-хозяев (ясеней) златки Agrilus planipennis Fairmaire

(шЛ) имвн	Среднее ра между ясен на 20-килог участке	0.728	4.871	3.327	3.993	9.995	19.997	2.849	3.291	2.482	2.849	1.213	6.662	20.000	3.991	2.494
и нз Мовом	Общая дли общая дли участке, км	0.331	0.515	0.038	0.035	0.011	0.003	0.055	0.253	0.146	0.055	0.590	0.015	0.000	0.045	0.050
, ,	мэкгэдтэВ лА) йэнээг	3.5	5.15	0.4	0.35	0.2	0.05	0.55	2.55	1.55	0.55	11.05	0.15	0	0.45	0.5
OII	Общее чис деревьев	70	103	∞	7	4		11	51	31	11	221	ж	0	6	10
сьсвесв эс	ı	I	ı	ı	ı	ı	ı	ı	1	I	_	ı	ı	ı		
1	ı	ı	ı	ı	ſ	ı	ı	ı	ı	ı	500	ı	ſ	ſ	ı	
сревьев	1	-	I	ı	ı	ı	ı			I	ı	ı	ı	ı	1	
I OCPI	200	500	ı	ı	ı	ı	ı	200	100	I	ı	ı	ı	ı	ı	
	Нисло груп Молодых до	2	I	ı	ı	ı	ı	ı	ı	П	ı	2	ı	ı	ı	1
	Нисло груп Нисло груп	ı	I	1	1	ı	ı	2	3	-	2	1	ı	ı	2	
	Нисло моло	2	ı	1	ı	1	1	ı	П	-	ı	ı	ı	ı	ı	1
отиноангіх теревьев Число взрослых		22	3	4	4	ı	ı	S		4	S	12	ю	ı	т	
инаты	ं,	30.38869	30.56123	30.74364	31.00641	31.23604	31.47694	31.61276	31.51461	31.42246	31.2847	31.55258	31.75012	32.06827	32.32095	32.60439
Координаты	°, Ž	59.86255 30.38869	59.71355	59.61383 30.74364	59.47037 31.00641	59.34773 31.23604	59.21904 31.47694	59.06510 31.61276	58.92298 31.51461	58.74079 31.42246	58.57342	58.53413 31.55258	58.41735 31.75012	58.36691	58.32561 32.32095	58.22301 32.60439
Расстояние от СПетербурга, км			40	09	80	100	120	140	160	180	200	220	240	260	280	300

1.529	3.319	1.989	19.995	20.000	19.900	1.087	20.000	3.325	1.326	0.601	0.836	1.014	1.267	0.415	2.475	0.572	0.330	0.442	0.476	I
0.126	0.086	0.115	0.005	0.000	0.100	0.426	0.000	0.051	0.115	0.781	0.763	2.770	2.265	2.984	0.201	1.116	2.205	2.316	4.753	ı
1.3	0.95	1.15	0.05	0	1	4.6	0	0.7	7	10	10.6	28	22.95	35.5	2.5	15.6	33.95	41.3	88.05	ı
26	19	23	-	0	20	92	0	4	40	200	212	995	459	710	50	312	629	826	1761	6544
ı	ı	ı	ı	ı	I	ı	ı	ı	_	7	7	ı	_	4	-	9	12	∞	∞	46
I	I	ı	I	I	I	I	ı	I	40	200	250	I	30	200	40	350	1090	1750	3990	8740
			ı	ı		7	ı	I	ı	9	С	5	4	5		5	3	2	4	48
50	40	40	I	ı	100	300	I	I	ı	380	350	2700	2190	2300	100	290	800	270	595	11805
I		I	I	I	I	4	I	2	5	2	9	4	I	7		12	11	∞	∞	77
2	2	3	ı	I	I	4	ı	2	ı	8	9	I	I	2	3	4	11	13	5	79
2	-	ı	ı	ı	I	2	ı	2	4	2	-	I	I	7	-	2	6	2	-	43
∞	_	9		ı	I	9	ı	ı	S	12	S	∞	6	16		4	∞	7	9	176
32.85107	33.13421	33.46255	33.70318	33.95022	34.19734	34.48068	34.73816	34.84405	34.93928	34.99678	35.18333	35.48227	35.7465	36.00867	36.28233	36.48311	36.62923	36.81168	37.02250	
58.09988 32.85107	58.00308 33.13421	57.93703 33.46255	57.87478 33.70318	57.76229 33.95022	57.70752 34.19734	57.61398 34.48068	57.44377 34.73816	57.36586 34.84405	57.19905 34.93928	57.0881 34.99678	56.99413 35.18333	56.93036 35.48227	56.89002 35.7465	56.80891 36.00867	56.72847 36.28233	56.59886 36.48311	56.42392 36.62923	56.29011 36.81168	56.15930 37.02250	
320	340	360	380	400	420	440	460	480	500	520	540	999	580	009	620	640	099	089	700	Итого:



**Рис. 2.** Встречаемость ясеней  $(A_h$ , дер./км) (a) и среднее расстояние  $(L_m$ , км) между деревьями  $(\delta)$  на участке трассы М10 от юго-восточных окраин С.-Петербурга до Зеленограда (северо-западный пригород Москвы). Октябрь 2017 г.

Красная линия обозначает минимальное значение встречаемости ясеней (3 дерева на 1 км), необходимое для распространения *Agrilus planipennis* Fairmaire естественным путем (по: McKenney et al. (2012)).

вичем и Е. Г. Мозолевской (Волкович, Мозолевская, 2014): продвижение златки к северо-западу от Твери естественным путем маловероятно из-за отсутствия кормовой базы. В Твери и ее окрестностях (отрезки 520–560 км), не заселенных *А. planipennis*, число ясеней уже существенно больше 3 на 1 км и составляет не менее 10 деревьев/км. Отсутствие на этом фрагменте ясеневой узкотелой златки может быть связано с относительно недолгой историей расселения златки или с низкой теплообеспеченностью периода развития насекомого (Афонин и др., 2020).

На территории между Тверью и Санкт-Петербургом, не заселенной ясеневой узкотелой златкой, есть прерывистые участки трассы М10 с достаточным для их заселения *А. planipennis* обилием ясеней. По этим участкам возможно дальнейшее расселение вредителя естественным путем (например, отрезок трассы от Твери до Торжка (участки трассы 520 и 620 км)). Немного южнее, в 800 м от трассы М10 (участок 580 км), наблюдается незначительное продвижение златки в северо-западном направлении от Твери в сторону С.-Петербурга: *А. planipennis* был отмечен в 2018 г. в северо-западной части Твери – в Заволжском р-не на железнодорожной станции Дорошиха (Peregudova, 2019).

Встречаемость ясеней вдоль трассы М10 от Москвы до Твери, где в настоящее время распространен *А. planipennis*, неравномерна. На этом отрезке произрастает достаточное для самостоятельного продвижения вредителя количество деревьев ясеня, кроме одного участка (620 км) под Тверью (см. рис. 1). Этот участок представляет, по-видимому, непреодолимый барьер для распространения *А. planipennis* естественным путем. Исходя из скорости продвижения вредителя в северных регионах, расстояние около 140 км между северо-западными окраинами Москвы и Тверью златка преодолела бы своим ходом за 14 лет. Этот временной отрезок соответствует различию в сроках заселения Москвы (конец 1990-х гг.) и Твери в 2010 г. (Демидко и др., 2020). Однако скорость продвижения златки наверняка меньше, чем 20 км за 2 года, и поэтому расстояние между Москвой и Тверью она, по всей вероятности, преодолела с помощью транспорта, тем более что *А. planipennis* был отмечен на 2 года раньше, в 2013 г., в 8 км восточнее Твери (ближе к Москве) в Эммаусе (Straw et al., 2013) и в 50 км восточнее Твери в Конаково (Orlova-Bienkowskaja, 2013).

# ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проникновение *А. planipennis* из Твери в С.-Петербург естественным путем почти невозможно допустить из-за отсутствия сплошных ясеневых насаждений на этой территории, недостаточной встречаемости кормовой базы вдоль трассы М10 и больших промежутков между отдельными деревьями, группами или полосами ясеней, представляющими непреодолимый барьер для естественного распространения вредителя. Тем не менее, ясеневая узкотелая златка, используя ясеневые посадки вдоль трассы, может самостоятельно продвинуться от Твери до Торжка, что пока еще не сделала. Распространение *А. planipennis* естественным путем в С.-Петербург за 590 км от северо-западных границ московского инвазионного анклава (Тверь) при наличии достаточной кормовой базы и при возможности полного развития одного поколения за 2 года потребовало бы не менее 59 лет.

Из Москвы в Тверь златка также проникла, вероятно, с помощью транспортных средств, о чем свидетельствуют редкость ясеней на одном из 20-километровых отрезков дороги между этими городами, а также расстояние между ними, которое вреди-

тель, скорее всего, не смог бы преодолеть естественным путем за период между его первым появлением в них.

Достаточно ограниченное и островное распространение A. planipennis севернее Москвы дает основание предположить, что и на севере Западной Европы характер его расселения может быть таким же. Это позволяет надеяться, что распространение златки на север  $P\Phi$  и в европейские страны может быть остановлено специальными карантинными мерами, при разработке которых надо учитывать разрывы между естественными ясеневыми древостоями и посадками ясеня вдоль дорог. Для предотвращения инвазии A. planipennis среди прочих мер можно рассмотреть вопрос об искусственном разреживании его кормовой базы в цепи ясеневых посадок.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 21-16-00050, https://rscf.ru/project/21-16-00050/

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д., Грибова С. А., Исаченко Т. И. и др. 1989. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: Наука, Ленинградское отделение, 64 с.
- Афонин А. Н., Егоров А. А., Скворцов К. И. 2020. Ясеневая изумрудная узкотелая златка Agrilus planipennis Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae): путешествие из Москвы в Санкт-Петербург реально? В кн.: Д. Л. Мусолин, Н. И. Кириченко, А. В. Селиховкин (ред.). Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (ХІ Чтения памяти О. А. Катаева): материалы Всероссийской конференции с международным участием. СПб.: СПбГЛТУ, с. 57–58.
- Баранчиков Ю. Н. 2020. Датировка начала инвазии Agrilus planipennis Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) в Санкт-Петербург с помощью интернет-технологий. В кн.: Д. Л. Мусолин, Н. И. Кириченко, А. В. Селиховкин (ред.). Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О. А. Катаева): материалы Всероссийской конференции с международным участием. СПб.: СПбГЛТУ, с. 70–71.
- Баранчиков Ю. Н., Куртеев В. В. 2012. Инвазийный ареал ясеневой узкотелой златки в Европе: На западном фронте без перемен? В кн.: Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых. Красноярск: ИЛ СО РАН, с. 91–94.
- Власов Д. В. 2020. Ярославский «анклав» вторичного ареала ясеневой изумрудной узкотелой златки Agrilus planipennis Fairm. (Coleoptera: Buprestidae). В кн.: Д. Л. Мусолин, Н. И. Кириченко, А. В. Селиховкин (ред.). Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О. А. Катаева): материалы Всероссийской конференции с международным участием. СПб.: СПбГЛТУ, с. 111–112.
- Волкович М. Г., Мозолевская Е. Г. 2014. Десятилетний «юбилей» инвазии ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairm. (Coleoptera: Buprestidae) в России итоги и перспективы. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **207**: 8–19, 268–269.
- Волкович М. Г., Суслов Д. В. 2020. Первая находка ясеневой изумрудной узкотелой златки Agrilus planipennis Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) в Санкт-Петербурге свидетельствует о реальной угрозе дворцовопарковым ансамблям Петергофа и Ораниенбаума. В кн.: Д. Л. Мусолин, Н. И. Кириченко, А. В. Селиховкин (ред.). Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О. А. Катаева): материалы Всероссийской конференции с международным участием. СПб.: СПбГЛТУ, с. 121–122.
- Демидко Д. А., Серая Л. Г., Ефременко А. А., Баранчиков Ю. Н. 2020. Реконструкция динамики инвазии ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) в Твери. В кн.: Д. Л. Мусолин, Н. И. Кириченко, А. В. Селиховкин (ред.). Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (ХІ Чтения памяти О. А. Катаева): материалы Всероссийской конференции с международным участием. СПб.: СПбГЛТУ, с. 143–144.
- Ижевский С. С. 2007. Угрожающие находки ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* в Московском регионе [URL: https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/agrplaiz.htm] (дата обращения: 27.02.2021).

- Перегудова Е. Ю., Мусолин Д. Л. 2020. Распространение и экология ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) и консорция насекомых, связанных с ясенем пенсильванским (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) в Твери и Тверской области. В кн.: Д. Л. Мусолин, Н. И. Кириченко, А. В. Селиховкин (ред.). Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О.А. Катаева): материалы Всероссийской конференции с международным участием. СПб.: СПбГЛТУ, с. 253–254.
- Селиховкин А. В., Перегудова Е. Ю., Мусолин Д. Л., Поповичев Б. Г., Баранчиков Ю. Н. 2018. Ясеневая изумрудная узкотелая златка *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) на пути из Москвы в Санкт-Петербург. В кн. Д. Л. Мусолин, А. В. Селиховкин (ред.). Х Чтения памяти О. А. Катаева: материалы международной конференции. СПб.: СПбГЛТУ, с. 95–96.
- Шанхиза Е. В. 2007. Инвазия узкотелой златки Agrilus planipennis в Московском регионе. [http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/fraxxx.htm] (дата обращения: 27.02.2021).
- Drogvalenko A. N., Orlova-Bienkowskaja M. J., Bienkowski A. O. 2019. Record of the emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) in Ukraine is confirmed. Insects 10: 338. https://doi.org/10.3390/insects10100338
- Hengeveld R. 1989. Dynamics of Biological Invasions. London: Chapman & Hall, 160 p.
- McKenney D. W., Pedlar J. H., Yemshanov D., Lyons D. B., Campbell K. L., Lawrence K. 2012. Estimates of the potential cost of Emerald Ash Borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire) in Canadian municipalities. Arboriculture and Urban Forest **38** (3): 81–91.
- Muirhead J. R., Leung B., van Overdijk C., Kelly D. W., Nandakumar K., Marchant K. R., MacIsaac H. J. 2006. Modeling local and long-distance dispersal of invasive emerald ash borer *Agrilus planipennis* (Coleoptera) in North America. Diversity and Distributions **12** (1): 71– 79. https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00218.x
- Musolin D. L., Selikhovkin A. V., Peregudova E. Y., Popovichev B. G., Mandelshtam M. Y., Baranchikov Y. N., Vasaitis R. 2021. North-westward expansion of the invasive range of emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) towards the EU: from Moscow to Saint Petersburg. Forests 12 (4): 502. https://doi.org/10.3390/f12040502
- Musolin D. L., Selikhovkin A. V., Shabunin D. A., Zviagintsev V. B., Baranchikov Yu. N. 2017. Between ash dieback and emerald ash borer: two Asian invaders in Russia and the future of ash in Europe. Baltic Forestry 23 (1): 316–333.
- Orlova-Bienkowskaja M. Ja. 2013. Dramatic expansion of the range of the invasive ash pest, buprestid beetle *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Coleoptera, Buprestidae) in European Russia. Entomological Review **93** (9): 1121–1128. https://doi.org/10.1134/S0013873813090042
- Orlova-Bienkowskaja M. J., Bieńkowski A. O. 2016. The life cycle of the emerald ash borer *Agrilus planipennis* in European Russia and comparisons with its life cycles in Asia and North America. Agricultural and Forest Entomology **18**: 182–188. https://doi.org/10.1111/afe.12140
- Orlova-Bienkowskaja M. J., Bieńkowski A. O. 2020. Minimum winter temperature as a limiting factor of the potential spread of *Agrilus planipennis*, an alien pest of ash trees, in Europe. Insects 11 (4): Article ID 258. https://doi.org/10.3390/insects11040258
- Peregudova E. Y. 2019. The focus of the Emerald Ash Borer *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) in Tver, on the northwestern border of the invasive range. Russian Journal of Biological Invasions **10** (3): 258–262. https://doi.org/10.1134/S2075111719030093
- Selikhovkin A. V., Popovichev B. G., Mandelshtam M. Y., Vasaitis R., Musolin D. L. 2017. The frontline of invasion: the current northern limit of the invasive range of emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae), in European Russia. Baltic Forestry 23: 309–315.
- Short M. T., Chase K. D., Feeley T. E., Kees A. M., Wittman J. T., Aukema B. H. 2020. Rail transport as a vector of emerald ash borer. Agricultural and Forest Entomology 22: 92–97. https://doi.org/10.1111/afe.12360
- Siegert N. W., McCullough D. G., Liebhold A. M., Telewski F. W. 2014. Dendrochronological reconstruction of the epicenter and early spread of emerald ash borer in North America. Diversity and Distributions 20: 847–858. https://doi.org/10.1111/ddi.12212
- Straw N. A., Williams D. T., Kulinich O., Gninenko Y. I. 2013. Distribution, impact and rate of spread of emerald ash borer *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) in the Moscow region of Russia. Forestry **86**: 515–522.
  - https://doi.org/10.1093/forestry/cpt031

Taylor R. A. J., Bauer L. S., Poland T. M., Windell K. N. 2010. Flight performance of *Agrilus planipennis* (Coleoptera: Buprestidae) on a flight mill and in free flight. Journal of Insect Behaviour **23**: 128–148. https://doi.org/10.1007/s10905-010-9202-3

# PROBABILITY OF THE EMERALD ASH BORER AGRILUS PLANIPENNIS FAIRMAIRE (COLEOPTERA, BUPRESTIDAE) SPREADING BY FLIGHT IN THE GREEN SPACES ALONG THE M10 HIGHWAY FROM MOSCOW TO ST. PETERSBURG

A. A. Egorov, A. N. Afonin, K. I. Skvortsov, E. A. Milyutina

Key words: emerald ash borer, invasion, host plant, Fraxinus, automobile route, green spaces.

## SUMMARY

The emerald ash borer (*Agrilus planipennis* Fairmaire; EAB) was introduced to Moscow, from where it began active radialspreading since the mid-2000s outbreak, advancing in the northern directions much less than in the southern ones. *Agrilus planipennis* is able to spread both by flight and by hitchhiking covering long distances directly on vehicles or with transported goods. The EAB distributes by flight, and the presence and abundance of host plants (ash trees) along its dispersal route play an important role in this process. Although *A. planipennis* was first recorded in St. Petersburg in 2020, it got there probably by hitchhiking. The EAB could hardly have reached the city by its own, since there are no continuous ash stands in largest part of the area between Moscow and St. Petersburg. There is also no sufficient food resource (ash trees) along the M10 Highway, linking these cities, the ashes and their stands are scanty and separated by long distances. Knowing the distribution pattern of the food resources along the *A. planipennis* supposed flight path, it is possible to draw conclusions about the prospects for its movement in one direction or another, make distribution forecasts, and, in some cases, prevent the local advancement of *A. planipennis* making gaps in the stands of host plants, for example, in roadside plantings.

УДК 632.7.05

# СМЕРТНОСТЬ НАСЕКОМЫХ – ВРЕДИТЕЛЕЙ ХЛЕБНЫХ ЗАПАСОВ ПОСЛЕ ОБРАБОТКИ ИХ УСКОРЕННЫМИ ЭЛЕКТРОНАМИ

© 2022 г. Г. А. Закладной, \* А. Л. Догадин, А. В. Яицких\*\*

Всероссийский научно-исследовательский институт зерна и продуктов его переработки — филиал Федерального научного центра пищевых систем им. В. М. Горбатова РАН Дмитровское шоссе, 11, Москва, 127434 Россия \*e-mail: vlaza@list.ru, \*\*e-mail: microbiolab@mail.ru

Поступила в редакцию 20.08.2020 г. После доработки 13.09.2022 г. Принята к публикации 13.09.2022 г.

Экспериментальными исследованиями установлена смертность жуков рисового долгоносика Sitophilus oryzae (L.), амбарного долгоносика Sitophilus granarius (L.), зернового точильщика Rhizopertha dominica (F.) и малого мучного хрущака Tribolium confusum (Duv.) в зерне пшеницы и ячменя, подвергнутом обработке ускоренными электронами.

Ключевые слова: зерно, насекомые, ускоренные электроны.

DOI: 10.31857/S0367144522030066, EDN: HODRCI

По оценкам ФАО ООН, ежегодно в мире насекомые съедают около 10 % хранящегося зерна (FAO Policy Series). По нашим оценкам, Россия теряет от вредителей запасов 6–7 % зерна в первые 6 месяцев хранения.

В нашей стране для борьбы с вредителями запасов традиционно используют синтетические химические пестициды. Это ведет к загрязнению зерна и зернопродуктов их остатками и, как следствие, – к подтравливанию населения при питании такими продуктами. Альтернативой пестицидам может служить радиационная дезинсекция, которая исключает загрязнение продуктов ядовитыми остатками (Rajendran, 2020; Moirangthem, Baik, 2021).

В мире растет интерес к использованию радиационных технологий агропромышленного профиля, создано около 220 специализированных центров по облучению сельскохозяйственной продукции и продуктов питания (Санжарова и др., 2013; Hallman, 2013). В 69 странах действует разрешение на облучение более чем 80 видов продукции, около 40 стран проводят облучение пищевой продукции постоянно.

Скорость отмирания вредителей зависит главным образом от их видовой принадлежности, дозы и мощности дозы облучения. Например, гамма-облучение в дозах 700-1000 Гр (мощность -500 Гр/ч), а также 150-600 Гр (мощность дозы -1800 Гр/ч) приводит к полной гибели малого хрущака *Tribolium confusum* через 15 сут, а при мощности дозы излучения 100 Гр/ч – через 30 сут (Лой и др., 2016). Отмирание жуков суринамского мукоеда *Oryzaephilus surinamensis* при гамма-облучении и обработке уско-

ренными электронами в дозе 250 Гр наступало через 15 сут, при 400–550 Гр (мощность 100 Гр/ч) — через 9 сут, при 900–1400 Гр (1800 Гр/ч) — через 6 сут (Лой и др., 2020). Близкие данные получены в более ранних опытах (Hosseinzadeh1 et al., 2010).

На Одесском портовом элеваторе в 1980 г. был создан радиационный дезинсектор зерна производительностью 400 т зерна в час. В качестве источников ионизирующих излучений применены два ускорителя ЭЛВ-2 с энергией электронов 1.32 МэВ. Они позволяли эффективно обрабатывать поток зерна толщиной только до 9 мм (Закладной, 2020).

Недавно в Калужской области введен в эксплуатацию Центр антимикробной обработки на базе ускорителя с энергией электронов 10 МэВ, который осуществляет радиационную фитосанитарную обработку упакованных продуктов.

Задачей данного исследования было установить толщину слоя зерна, обеспечивающую эффективное уничтожение насекомых — основных вредителей хлебных запасов после облучения их на указанном ускорителе с повышенной энергией электронов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве биотестов выбраны жуки рисового долгоносика Sitophilus oryzae (L.), амбарного долгоносика Sitophilus granarius (L.), зернового точильщика Rhizopertha dominica (F.) и малого мучного хрущака Tribolium confusum (Duv.). Эти виды вредителей в России представляют наибольшую опасность для хранящегося зерна (Закладной, 2020).

По 30 г зерна пшеницы и ячменя влажностью около 14 % помещали в пластмассовые контейнеры размером  $10 \times 7 \times 5$  см с крышками. Толщина слоя зерна была до 3 см. В каждый контейнер вводили по 10 жуков каждого вида из многолетних лабораторных культур без разделения по полу и возрасту.

Обработку контейнеров с зерном и жуками проводили ионизирующими излучениями на ускорителе Центра антимикробной обработки с энергией электронов 10 МэВ в дозах 600 Гр и 1000 Гр. После облучения ежедневно проводили учеты состояния насекомых до полной их гибели. Опыты выполняли в трех повторностях при температуре  $25 \pm 2$  °C.

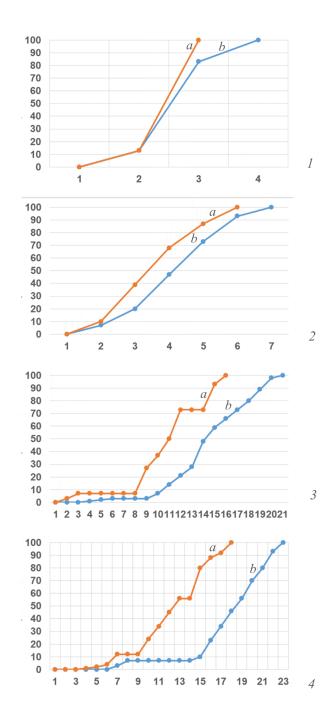
#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика летального воздействия ускоренных электронов на популяции насекомых видна на рис. 1, который показывает, что облучение ускоренными электронами приводит к постепенной гибели жуков всех четырех видов.

В табл. 1 приведены данные о времени полной гибели популяций жуков четырех видов в зерне пшеницы и ячменя.

Из данных табл. 1 видно, что после облучения слоя зерна толщиной 3 см ускоренными электронами с энергией 10 МэВ отмечается полная смертность жуков всех видов. В более ранних исследованиях (Закладной, 2020) после облучения слоя зерна толще 0.9 см ускоренными электронами с энергией 1.32 МэВ полный дезинсекционный эффект не достигался.

Из этого следует, что облучение упакованных продуктов в указанном Центре антимикробной обработки помимо уничтожения вредной микробиоты даст хороший дезинсекционный эффект.



**Рис. 1.** Динамика отмирания жуков разных видов в зерне пшеницы в зависимости от дозы облучения ускоренными электронами  $(a-1000,b-600~{\rm Fp})$ .

I — рисовый долгоносик, 2 — амбарный долгоносик, 3 — зерновой точильщик, 4 — малый мучной хрущак. По горизонтальной оси — время после облучения, сут. По вертикальной оси — смертность, %

**Таблица 1.** Время гибели жуков в зерне пшеницы и ячменя слоем 3 см после воздействия ускоренных электронов с энергией 10 МэВ

- D	Время	гибели последнего	имаго в выборке, су	тки
Вид зерна и доза облучения (Гр)	Рисовый долгоносик	Амбарный долгоносик	Зерновой точильщик	Малый мучной хрущак
Пшеница				
600	4	7	21	23
1000	3	6	16	18
Ячмень				
600	7	7	22	26
1000	4	6	15	18

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Закладной Г. А. 2020. Радиационная дезинсекция зерна. М.: Центр подготовки специалистов, 151 с.
- Лой Н. Н., Санжарова Н. И., Гулина С. Н. 2020. Влияние ионизирующих излучений на радиочувствительность *Oryzaephilus surinamensis*. Российская сельскохозяйственная наука 1: 25–28.
- Лой Н. Н., Санжарова Н. И., Гулина С. Н., Щагина Н. И., Миронова М. П., Губарева О. С. 2016. Влияние ионизирующего излучения на жизнеспособность насекомых-вредителей и качество зерна и зернопродуктов. Вестник российской сельскохозяйственной науки 6: 53–55.
- Санжарова Н. И., Гераськин С. А., Исамов Н. Н., Козьмин Г. В., Лой Н. Н., Павлов А. Н., Пименов Е. П., Цыгвинцев П. Н. 2013. Научные основы применения радиационных технологий в сельском хозяйстве. Обнинск: ВНИИСХРАЭ, 133 с.
- FAO Policy Series: Sustainable Intensification of Agriculture.
  - http://www.fao.org/agriculture/crops/
- Hallman G. J. 2013. Control of stored product pests by ionizing radiation. Journal of Stored Products Research 52:
- Hosseinzadeh A., Shayesteh N., Zolfagharieh H., Babaei M., Zareshahi H., Mostafavi H., Fatollahi H. 2010. Gamma radiation sensitivity of different stages of saw-toothed grain beetle *Oryzaephilus surinamensis* L. (Coleoptera: Silvanidae). Journal of Plant Protection Research **50** (3): 250–255. https://doi: 10.2478/V10045-010-0044-Y
- Moirangthem T. T., Baik O. D. 2021. Disinfestation of stored grains using non-chemical technologies A review. Trends in Food Science & Technology 107: 299–308. https://doi.org/10.1016/j.tifs.2020.11.002
- Rajendran S. 2020. Insect pest management in stored products. Outlooks on Pest Management 31 (1): 24–35. https://doi.org/10.1564/v31 feb 05

# THE EXTINCTION OF INSECTS – STORED PRODUCT PESTS AFTER PROCESSING THEM WITH ACCELERATED ELECTRONS

G. A. Zakladnoy, A. L. Dogadin, A. V. Yaitskikh

Key words: grain, insects, accelerated electrons.

#### SUMMARY

Experimental studies have established mortality rate of the adults of *Sitophilus oryzae* (L.), *S. granarius* (L.), *Rhizopertha dominica* (F.), *Tribolium confusum* (Duv.) in stored wheat and barley grains treated with accelerated electrons.

УДК 595.731

## ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ТРИПСОВ (THYSANOPTERA) ЮГА КУРШСКОЙ КОСЫ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ (РОССИЯ)

# © 2022 г. Рожина В. И.,<sup>1, 2\*</sup> Боклыкова О. С. <sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Калининградская межобластная ветеринарная лаборатория <sup>2</sup> Балтийский федеральный университет им. И. Канта \*e-mail: rozhinav@yandex.ru, \*\*e-mail: orthetrumcancellatum@gmail.com

Поступила в редакцию 18.04.2022 г. После доработки 19.08.2022 г. Принята к публикации 05.09.2022 г.

На территории южной части Куршской косы в различных типах экосистем (верховое болото, сосняки, луг, дюнные комплексы и др.) обнаружено 36 видов трипсов из 18 родов 3 семейств 2 подотрядов. Определены экологические требования видов, их сезонная активность и пищевая специализация, указаны редкие для Калининградской области виды.

*Ключевые слова*: трипсы, фауна, распространение, Куршская коса, Калининградская область, Россия.

DOI: 10.31857/S0367144522030078, EDN: HOEZOX

Первые данные о видовом разнообразии трипсов на территории Калининградской обл. были получены в начале XX в. Г. Признером, а А. Кёртингом были представлены сведения о трипсах на посевах в Кенигсберге; выявленная ими фауна включала 36 видов из 18 родов 4 семейств (Priesner, 1917, 1922; Kurting, 1931). Исследования были возобновлены в 2013 г., и с этого момента проводилось изучение фаунистического состава трипсов в различных экосистемах региона. За этот период было выявлено более 70 видов (Рожина, Виерберген, 2018; Рожина, 2019, 2020). Распространение в области 14 видов из числа найденных в начале XX в. не подтверждено современными находками.

Фауна трипсов Куршской косы до настоящего момента не изучалась, опубликованы лишь сведения о распространении *Thrips major* Uzel в луговых сообществах в пос. Лесной (Рожина, Виерберген, 2018). Между тем Куршская коса представляет собой объект с уникальными экологическими условиями и ландшафтной структурой и отличается значительным биотопическим разнообразием. Преобладающий тип экосистем на косе — дюнные комплексы и леса, есть также луга, верховое болото и прибрежно-водные сообщества. Разнообразен состав флоры, которая насчитывает более 700 видов цветковых растений, среди которых 8 % (58 видов) считаются редкими и

исчезающими. 21 вид включен в Красные книги России и Калининградской обл., есть на косе и другие редкие в регионе виды. Немалую долю флоры Куршской косы составляют интродуценты (Губарева, 2017). В связи с этими обстоятельствами изучение видового разнообразия насекомых отряда Thysanoptera на Куршской косе и выявление экологических требований видов представляются весьма актуальными.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы трипсов проводились в 2015, 2017, 2020 и 2021 гг. В 2015 и 2017 гг. были выполнены единичные сборы на побережье (напротив пос. Рыбачий в сообществе авандюны (55°09′53.2″ N,  $20^{\circ}48′58.9"$  Е - **FD**)) и в дюнных комплексах (55°12′17.6″ N,  $20^{\circ}53′02.3"$  Е - **D**) на территории южной части Куршской косы.

В 2020 и 2021 гг. сборы проводились с апреля по сентябрь с периодичностью 1 раз в месяц в разных биотопах.

**PB** – верховое болото «Свиное» в корневой части косы  $(54^{\circ}57'59.0" \text{ N}, 20^{\circ}30'54.1" \text{ E})$ ; **PF-1** – сосняк черничник и смешанный лес в корне косы  $(54^{\circ}58'02.2" \text{ N}, 20^{\circ}30'48.9" \text{ E})$ ;

**РF-2** – сосняк разнотравно-вейниковый на 42-м километре косы ( $55^{\circ}12'15.8"$  N,  $20^{\circ}52'46.0"$  E);

 $\mathbf{M}$  – луг разнотравно-злаковый у оз. Чайка (55°09′06.0″ N, 20°50′19.7″ E);

**D** – дюнные комплексы (55°12′17.6″ N, 20°53′02.3″ Е);

**FD-1** – сообщество авандюны (54°58′20.1″ N, 20°30′33.3″ E);

**FD-2** – сообщество авандюны (55°13′18.4″ N, 20°53′12.8″ E).

Трипсов собирали с растений, стряхивая на белую поверхность. В тех случаях, когда строение цветка не позволяло извлечь насекомых, части растений собирались в хлопчатобумажные мешочки и после подсушивания в течение суток разбирались над белым листом бумаги в лаборатории. Имаго и личинки трипсов были зафиксированы в 70%-ном этаноле. Микропрепараты насекомых были изготовлены по стандартным методикам в жидкости Хойера. Образцы исследовались с помощью стереомикроскопа Olympus SZX 16 и микроскопа Zeiss Axio Scope A 1. Для идентификации были использованы работы Р. цур Штрассена (zur Strassen, 2003), А. А. Мещерякова (Мещеряков, 1986) и Г. Признера (Priesner, 1964). Всего было исследовано 217 образцов растений из 77 родов 33 семейств, собрано 1963 экз. трипсов: 182 личинки и 1781 имаго, определено 35 видов из 18 родов 3 семейств 2 подотрядов.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

#### Отряд THYSANOPTERA

Подотряд TEREBRANTIA

Сем. AEOLOTHRIPIDAE

Aeolothrips ericae Bagnall, 1920.

Материал. **PF-1.** *Galium*, 09.VII.2020, 1 ♀; *Linaria*, 15.VIII.2020, 1 ♀.

#### Сем. THRIPIDAE

#### Подсем. SERICOTHRIPINAE

#### Neohydatothrips gracilicornis (Williams, 1916).

Материал. **М.** Poaceae, 20.IV.2021, 1  $\updownarrow$ ; *Veronica*, 01.VI.2021, 1  $\updownarrow$ . **FD-1.** Poaceae, 20.IV.2021, 2  $\updownarrow$ ; *Lathyrus*, 18.V–11.VII.2021, 11  $\updownarrow$ . **D.** *Lathyrus*, 03.VII.2021, 8  $\updownarrow$ .

#### Подсем. THRIPINAE

### Anaphothrips badius (Williams, 1913).

Материал. **М.** *Phragmites*, 14.IX.2020, 1 ♂; *Rorippa*, 01.VI.2021, 1 ♀.

#### Aptinothrips rufus (Haliday, 1836).

Материал. **D.** *Bromus*, 03.VII.2021, 4  $\circlearrowleft$ . **FD-1.** *Agrostis*, 19.VIII.2015, 1  $\circlearrowleft$ . **FD-2.** *Agrostis*, 19.VIII.2015, 1  $\circlearrowleft$ .

#### Aptinothrips stylifer Trybom, 1894.

Материал. **PB.** Carex, 03.VII.2021, 1  $\circlearrowleft$ ; Vaccinium, 03.VII.2021, 3  $\circlearrowleft$ . **PF-2.** Poaceae, 07.IX.2021, 4  $\circlearrowleft$ . **FD-1.** Agrostis, 19.VIII.2015, 1  $\circlearrowleft$ . **FD-2.** Agrostis, 19.VIII.2015, 1  $\circlearrowleft$ . **D.** Calamagrostis, 03.VII.2021, 2  $\circlearrowleft$ .

#### Ceratothrips ericae (Haliday, 1836).

Материал. **PF-2.** Calluna, 14.IX.2020, 7  $\cite{1}$ ; Melampyrum, 09.VII.2020, 1  $\cite{1}$ . **PB.** Calluna, 14.IX.2020–07.IX.2021, 4  $\cite{1}$ ; Ledum, 01.VI.2021, 1  $\cite{1}$ .

#### Chirothrips manicatus (Haliday, 1836).

Материал. **PB.** Pinus, 09.VII.2020, 1  $\, \bigcirc$ . **PF-2.** Poaceae, 07.IX.2021, 1  $\, \bigcirc$ . **M.** Agrostis, 15.VIII.2020, 3  $\, \bigcirc$ ; Calamagrostis, 09.VII.2020–01.VI.2021, 15  $\, \bigcirc$ , 3  $\, \bigcirc$ ; Dactylis, 01.VI–07.IX.2021, 7  $\, \bigcirc$ ; Hypericum, 09.VII.2020, 4  $\, \bigcirc$ ; Phragmites, 14.IX.2020–07.IX.2021, 37  $\, \bigcirc$ . Единично на Asteraceae (Artemisia, Erigeron), Fabaceae (Medicago, Melilotus, Trifolium, Vicia), Poaceae (Deschampsia, Phalaris, Phleum), Polygonaceae (Persicaria), Rosaceae (Potentilla), Rubiaceae (Galium). **D.** Ammophila, 09.VII.2020–07.IX.2021, 8  $\, \bigcirc$ , 2  $\, \bigcirc$ ; Oenothera, 03.VII.2021, 38  $\, \bigcirc$ ; Phragmites, 24.IV.2021, 10  $\, \bigcirc$ . Единично на Asteraceae (Cirsium, Hieracium), Brassicaceae (Arabidopsis, Erophila), Betulaceae (Betula), Poaceae (Bromus), Fabaceae (Lathyrus). **FD-2.** Ammophila, 24.IV–11.VII.2021, 40  $\, \bigcirc$ ; Gypsophila, 11.VII.2021, 1  $\, \bigcirc$ ; Helichrysum, 11.VII.2021, 2  $\, \bigcirc$ ; Hieracium, 11.VII.2021, 1  $\, \bigcirc$ ; Eryngium, 14.IX.2020, 1  $\, \bigcirc$ ; Phragmites, 24.IV.2021, 11  $\, \bigcirc$ .

#### Drepanothrips reuteri Uzel, 1895.

Материал. **PB.** Betula, 03.VII.2021, 4 ♀.

#### Frankliniella intonsa (Trybom, 1895).

Материал. **PF-1.** Juncus, 09.VII.2020, 1  $\circlearrowleft$ . **M.** Cardamine, 01.VI.2021, 3  $\circlearrowleft$ ; Centaurea, 09.VII.2020, 1  $\circlearrowleft$ ; Epilobium, 09.VII.2020–07.IX.2021, 3  $\circlearrowleft$ ; Geum, 01.VI.2021, 1  $\circlearrowleft$ ; Glechoma, 01.VI.2021, 1  $\circlearrowleft$ ; Lotus, 09.VII.2020, 6  $\circlearrowleft$ ; Lysimachia, 09.VII.2020, 13  $\circlearrowleft$ ; Lythrum, 07.IX.2021, 4  $\circlearrowleft$ ; Medicago, 07.IX.2021, 2  $\circlearrowleft$ ; Mentha, 14.IX.2020, 1  $\circlearrowleft$ ; Persicaria, 09.VII.2020, 1  $\circlearrowleft$ ; Plaeum, 09.VII.2020, 1  $\circlearrowleft$ ; Plantago, 01.VI.2021, 1  $\circlearrowleft$ ; Polygonum, 14.IX.2020, 1  $\circlearrowleft$ ; Potentilla,

01.VI.2021–07.IX.2021, 22  $\$ ; Rorippa, 01.VI.2021, 1  $\$ ; Rubus, 01.VI.2021, 1  $\$ ; Salix, 20.IV.2021, 1  $\$ ; Trifolium, 01.VI.2021–07.IX.2021, 27  $\$ ; Urtica, 07.IX.2021, 2  $\$ ; Veronica, 01.VI.2021, 1  $\$ . **FD-1.** Polygonum, 14.IX.2020, 1  $\$ . **FD-2.** Hypericum, 11.VII.2021, 2  $\$ . **D.** Trifolium, 11.VII.2021, 25  $\$ .

#### Limothrips cerealium (Haliday, 1836).

Материал. **D.** *Bromus*, 03.VII.2021, 1♀.

#### Limothrips consimilis Priesner, 1926.

Материал. **PF-2.** *Melampyrum*, 09.VII.2020, 2 ♀.

#### Odontothrips biuncus John, 1921.

Материал. **М.** *Vicia*, 09.VII.2020, 1 ♀.

#### Odontothrips phaleratus (Haliday, 1836).

Материал. **M.** *Lotus*, 09.VII.2020, 1 ♀.

#### Oxythrips ajugae Uzel, 1895.

Материал. **РВ.** *Calluna*, 01.VI.2021, 1 ♀.

#### Oxythrips bicolor (Reuter, 1879).

Материал. **PB.** Calluna, 1  $\$ ; Eriophorum, 01.VI.2021, 1  $\$ . **PF-1.** Galium, 01.VI.2021, 1  $\$ ; Poaceae, 01.VI.2021, 1  $\$ ; Stellaria, 01.VI.2021, 2  $\$ ; Vaccinium, 20.IV.2021, 2  $\$ . **M.** Alnus, 01.VI.2021, 2  $\$ ; Trisetum, 01.VI.2021, 1  $\$ . **D.** Pinus, 18.V.2021, 12  $\$ ; Senecio, 18.V.2021, 1  $\$ .

#### Platythrips tunicatus (Haliday, 1852).

Материал. **PF-1.** *Galium*, 09.VII.2020, 4 ♀. **D.** *Galium*, 28.06.2017, 1 ♀.

#### Rubiothrips silvarum (Priesner, 1920).

Материал. **D.** *Galium*, 28.06.2017, 3 ♀.

#### Rubiothrips sordidus (Uzel, 1895).

Материал. **М.** Carex, 01.VI.2021, 1 ♀; Galium, 01.VI.2021, 1♀. **D.** Galium, 01.VI.2021, 1♀.

#### Taeniothrips picipes (Zetterstedt, 1828).

Материал. **PB.** Ledum, 09.VII.2020, 1  $\circlearrowleft$ . **PF-1.** Lamium, 01.VI.2021, 1  $\updownarrow$ ; Melampyrum, 09.VII.2020–03.VII.2021, 5  $\updownarrow$ , 2  $\circlearrowleft$ ; Oxalis, 20.04.2021, 12  $\updownarrow$ ; Silene, 03.VII.2021, 1  $\updownarrow$ ; Urtica, 03.VII.2021, 1  $\updownarrow$ . **PF-2.** Geranium, 03.VII.2021, 1  $\updownarrow$ ; Melampyrum, 03.VII-07.IX.2021, 7  $\updownarrow$ ; Rumex, 03.VII.2021, 1  $\updownarrow$ . **D.** Melampyrum, 11.VI.2021, 7  $\updownarrow$ . **FD-2.** Fragaria, 18.V.2021, 1  $\updownarrow$ ; Ranunculus, 18.V.2021, 6  $\updownarrow$ .

#### Thrips atratus Haliday, 1836.

Материал. **FD-1.** *Linaria*, 14.IX.2020, 3  $\circlearrowleft$ ; *Stellaria*, 4.IX.2020, 2  $\circlearrowleft$ , 1  $\circlearrowleft$ .

#### Thrips brevicornis Priesner, 1920.

Материал. **D.** *Achillea*, 03.VII.2021, 1 ♀.

#### Thrips flavus Schrank, 1776.

Материал. **PB.** Calluna, 14.IX.2020–07.IX.2021, 34  $\circlearrowleft$ . **PF-1.** Calluna, 14.IX.2020, 2  $\backsim$ . **PF-2.** Hypericum, 07.IX.2021, 1  $\backsim$ . **D.** Arabidopsis, 14.IX.2020, 4  $\backsim$ ; Helichrysum, 07.IX.2021, 1  $\backsim$ ; Oenothera, 03.VII.2021, 4  $\backsim$ ; Linaria, 14.IX.2020, 21  $\backsim$ , 1  $\backsim$ ; Melampyrum, 11.VII.2021, 1  $\backsim$ .

#### Thrips fuscipennis Haliday, 1836.

#### Thrips linariae Priesner, 1927.

Материал. **М.** *Linaria*, 07.IX.2021, 1 ♀.

#### Thrips major Uzel, 1895.

#### Thrips physapus Linnaeus, 1758.

Материал. **PF-2.** Hieracium, 09.VII.2020, 1  $\circlearrowleft$ . **M.** Centaurea, 09.VII.2020, 1  $\circlearrowleft$ ; Taraxacum, 01.VI.2021, 4  $\circlearrowleft$ . **D.** Hieracium, 11.VII и 07.IX.2021, 60  $\circlearrowleft$ , 1  $\circlearrowleft$ ; Hypericum, 07.IX.2021, 2  $\backsim$ . **FD-1.** Melilotus, 14.IX.2020, 5  $\backsim$ . **FD-2.** Hieracium: 09.VII.2020, 8  $\backsim$ ; 11.VII.2021, 7  $\backsim$ ; Lathyrus, 14.IX.2020, 1  $\backsim$ ; Rosa, 14.IX.2020, 1  $\backsim$ .

#### Thrips tabaci Lindeman, 1889.

#### Thrips urticae Fabricius, 1781.

Материал. **D.** *Urtica*, 03.VII.2021, 3 ♀.

#### Подотряд TUBULIFERA

#### Сем. PHLAEOTHRIPIDAE

Подсем. IDOLOTHRIPINAE

#### **Bolothrips dentipes** (Reuter, 1880).

Материал. **РВ.** *Carex*, 20.IV.2021, 1 ♀. **М.** Poaceae, 20.IV.2021, ♀.

#### Подсем. PHLAEOTHRIPINAE

#### Cephalothrips monilicornis (Reuter, 1885).

Материал. **FD.** Poaceae, 20.05.2017, 4  $\bigcirc$ .

#### Haplothrips (Haplothrips) aculeatus (Fabricius, 1803).

Материал. **М.** *Carex*, 01.VI.2021, 3  $\,$ ; *Lythrum*, 14.IX.2020, 1  $\,$ ; *Phragmites*, 14.IX.2020, 1  $\,$ ; *Poaceae*, 01.VI.2021, 1  $\,$ ; **D.** *Helichrysum*, 09.VII.2020, 1  $\,$ 

#### Haplothrips (Haplothrips) arenarius Priesner, 1920.

Материал. **D.** Helichrysum, 09.VII.2020, 2  $\circlearrowleft$ . **FD-2.** Chamaenerion, 09.VII.2020, 1  $\circlearrowleft$ : Helichrysum, 15.VIII.2020–11.VII.2021, 16  $\circlearrowleft$ .

#### Haplothrips (Haplothrips) kurdjumovi Karny, 1913.

Материал. **D.** *Lathyrus*, 15.VIII.2020, 1 ♀. **FD-2.** *Helichrysum*, 07.IX.2021, 1♀.

#### Haplothrips (Haplothrips) leucanthemi (Schrank, 1781).

Материал. **М.** *Trifolium*, 01.VI.2021, 1  $\circlearrowleft$ . **D.** *Polygonum*, 15.VII.2020, 1  $\circlearrowleft$ ; *Trifolium*, 15.VII.2020, 2  $\circlearrowleft$ . **FD-2.** *Medicago*, 09.VII.2020, 1  $\circlearrowleft$ ; *Lotus*, 09.VII.2020, 1  $\circlearrowleft$ .

#### Haplothrips (Haplothrips) setiger Priesner, 1921.

Материал **D.** Achillea, 11.VII.2021, 2  $\,$   $\,$   $\,$   $\,$  Helichrysum, 15.VIII.2020, 1  $\,$   $\,$   $\,$   $\,$  Hieracium, 11.VII.2021, 5  $\,$   $\,$   $\,$   $\,$  Jasione, 09.VII.2021, 1  $\,$   $\,$   $\,$  Senecio, 18.V.2021, 2  $\,$   $\,$   $\,$ 

#### **Xylaplothrips fuliginosus** (Schille, 1911).

Материал. **М.** Poaceae, 20.IV.2021, 1 ♀.

Большинство обнаруженных на Куршской косе видов — фитофаги; *Haplothrips kurdjumovi* — зоофаг, питается яйцами клещей, а *Xylaplothrips fuliginosus* имеет смешанный тип питания — микофаг и зоофаг. Значительная часть видов (52 %) — полифаги. Наиболее обширной кормовой базой характеризуется *Thrips tabaci*, отмеченный на растениях из 17 семейств и наиболее многочисленный на видах семейств Rosaceae, Fabaceae и Asteraceae. Другими видами-полифагами, собранными на растениях из 15 семейств, были *Frankliniella intonsa*, *Thrips fuscipennis* и *Th. major*.

Наибольшее разнообразие олигофагов отмечено на растениях семейств Fabaceae – Neohydatothrips gracilicornis, Odontothrips biuncus, O. phaleratus, Aeolothrips ericae – и Poaceae – Aptinothrips rufus, A. stylifer, Chirothrips manicatus, Limothrips cerealium. Chirothrips manicatus массово развивается на злаках, единично встречается еще на 13 семействах растений, что не характерно для других видов-олигофагов.

Чуть меньше видов выявлено на растениях сем. Rubiaceae (*Platythrips tunicatus*, *Rubiothrips silvarum*, *R. sordidus*). Два вида (*Oxythrips ajugae*, *O. bicolor*) указываются рядом исследователей как олигофаги хвойных деревьев (Кисharczyk, 2007), в то время как на Куршской косе они были собраны с различных видов растений, большей частью – в сосновых лесах и на верховом болоте, которое также характеризуется значительным зарастанием сосной и березой. Однако *Oxythrips bicolor* был найден также на ольхе возле оз. Чайка в 2 образцах из растительного сообщества, где хвойные породы отсутствовали. Этот факт косвенно свидетельствует о возможности развития *O. bicolor* на лиственных породах деревьев. Среди олигофагов растений сем. Ericaceae выявлен *Ceratothrips ericae*.

Из монофагов на Куршской косе были отмечены Limothrips consimilis (известен как монофаг Bromus), Thrips linariae (монофаг Linaria), Thrips urticae (монофаг Urtica) и Haplothrips arenarius (монофаг Helichrysum) (Кисharczyk, 2007). Thrips linariae, Th. urticae и Haplothrips arenarius были найдены на их обычных кормовых растениях. Limothrips consimilis собран в сосняке-черничнике на Melampyrum sylvaticum L., и хотя для представителей рода Limothrips Haliday характерно развитие на злаках, в других районах Калининградской области L. consimilis был собран с растений семейств Asteraceae, Boraginaceae, Fabaceae и Orobanchaceae. На Виштынецкой возвышенности в сборах с Artemisia absinthium L. (Asteraceae) были найдены личинки и пронимфа этого вида, что подтверждает возможность его развития не только на злаках.

Большинство выявленных видов — хортобионты. Дендробионты составляют около 9 % (Haplothrips kurdjumovi, Oxythrips ajugae, O. bicolor), эти виды были собраны не только с древесных, но и с травянистых растений. Oxythrips ajugae и O. bicolor характерны для лесных экосистем и в период массового размножения могут встречаться в нижнем ярусе леса, питаясь на цветущих травянистых растениях. Haplothrips kurdjumovi на Куршской косе был собран на травянистых растениях авандюны, вдали от древесной растительности.

Поскольку исследования проводились в местообитаниях с очень разными условиями – от очень влажных (болото и берег озера) до сухих (дюна и авандюна), есть возможность анализа зависимости распространения видов от абиотических условий (увлажнения). Среди видов-гигрофилов отмечены *Anaphothrips badius*, *Bolothrips* 

dentipes, Ceratothrips ericae, Drepanothrips reuteri. Они были найдены в лесу, примыкающем к болоту, на верховом болоте и на околоводной растительности озер. Среди ксерофильных видов Rubiothrips silvarum и Haplothrips arenarius собраны на песчаных дюнах и на стыке дюнных комплексов и разнотравно-вейникового сосняка. Эти виды отмечены в Калининградской обл. только на Куршской косе. Cephalothrips monilicornis также относится к ксерофильным видам, в Калининградской обл. он был собран с Ammophila arenaria и Leymus arenarius на Куршской и Балтийской косах в сообществах авандюн. Широко распространенный в регионе Neohydatothrips gracilicornis обитает в дюнных комплексах, на авандюне, а также в луговых сообществах. Этот термофильный филлофаг одним из первых начинает развиваться на растениях сем. Гавасеае ранней весной, на Куршской косе он наиболее распространен и многочислен на Lathyrus maritimus Bigel и Medicago falcata L.

Отмечено, что *Thrips tabaci*, который способен развиваться на широком круге растений и доминирует во многих типах растительных сообществ, отсутствует в биотопах с повышенной влажностью, таких как верховое болото и сосняк-черничник, примыкающий к болоту на Куршской косе. Эта особенность его биотопического распределения подтвердилась при анализе материала, собранного и в других районах области. *Thrips tabaci* отсутствовал в сборах на верховых болотах, в сообществах околоводной растительности и во влажных лесных массивах.

Анализ сезонной активности показал наибольшее видовое разнообразие трипсов в июле. Часть видов встречается только весной и в первой декаде июня: Bolothrips dentipes, Oxythrips ajugae и O. bicolor. Единственный экземпляр Thrips linariae был собран на цветущей Linaria vulgaris Mill. в осенний период, в первой декаде сентября. К поливольтинным видам, которые начинают активную жизнедеятельность в апреле и присутствуют во всех сборах до сентября, относятся Frankliniella intonsa, Chirothrips manicatus, Neohydatothrips gracilicornis, Taeniothrips picipes, Thrips fuscipennis, Th. physapus, Th. tabaci.

Фауна трипсов Куршской косы довольно своеобразна, в Калининградской обл. 5 видов были найдены только здесь: *Bolothrips dentipes, Drepanothrips reuteri, Haplothrips arenarius, Rubiothrips silvarum* и *Thrips linariae*. Некоторые из этих видов оцениваются как редкие в странах Западной Европы (Kucharczyk, 2008).

Все выявленные на территории Куршской косы виды, кроме Thrips linariae, распространены и в Польше. Anaphothrips badius, Drepanothrips reuteri и Haplothrips arenarius считаются там редкими и предложены для включения в перечень охраняемых видов в восточной части (Kucharczyk, 2008). Около 38 % найденных на Куршской косе видов не отмечены в Литве (Ostrauskas, Vierbergen, 2009): Anaphothrips badius, Drepanothrips reuteri, Limothrips cerealium, Odontothrips biuncus, Oxythrips ajugae, Platythrips tunicatus, Rubiothrips silvarum, R. sordidus, Thrips linariae, Bolothrips dentipes, Haplothrips arenarius, H. kurdjumovi, H. setiger и Xylaplothrips fuliginosus. Вероятно, это связано главным образом с недостаточной изученностью территории страны, однако два из этих видов, Rubiothrips sordidus и Haplothrips arenarius, отсутствуют также в общем перечне видов трипсов скандинавских стран (Норвегия, Швеция, Финляндия, Дания и Исландия) (Kobro, 2011).

Таким образом, видовое разнообразие трипсов, собранных на Куршской косе, составляет около 35 % от числа видов, известных в Калининградской обл. При этом региональная фауна включает пять видов, неизвестных из остальной части Калининградской обл., а также несколько редких видов, предлагаемых для охраны в странах Западной Европы.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Г. Кухарчик (H. Kucharczyk, Lublin, Poland) и Г. Виербергену (G. Vierbergen, Wageningen, the Netherlands) за помощь в идентификации видов, ценные советы и поддержку.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Губарева И. Ю. 2017. Редкие и охраняемые виды флоры национального парка «Куршская коса». Калининград: Балтийский федеральный университет им. Иммануила Канта, 106 с.
- Мещеряков А. А. 1986. Отряд Thysanoptera Бахромчатокрылые, пузыреногие, или трипсы. В кн.: П. А. Лер (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока СССР в 6 томах. Т. 1. Первичнобескрылые, древнекрылые, с неполным превращением. Л.: Наука, с. 380–431.
- Рожина В. И. 2019. Материалы по фауне трипсов (Insecta: Thysanoptera), встречающихся на древесной и кустарниковой растительности в Калининградской области. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии 228: 135–145. https://doi.org/10.21266/2079-4304.2019.228.135-145
- Рожина В. И. 2020. Первая находка в России трипса *Bolacothrips jordani* Uzel, 1895 (Thysanoptera, Thripidae). Энтомологическое обозрение **99** (3): 611–615. http://dx.doi.org/10.31857/s0367144520030089
- Рожина В. И., Виерберген Г. 2018. Трипсы на лугах Калининградской области. Энтомологическое обозрение 97 (1): 79–87.
- Kobro S. 2011. Checklist of Nordic Thysanoptera. Norwegian Journal of Entomology 58: 20-26.
- Körting A. 1931. Beobachtungen über die Fluggewohnheiten der Fritfliege und einiger Getreidethysanopteren. Journal of Applied Entomology 18: 154–160.
- Kucharczyk H. 2007. Wciornastki (Thysanoptera). In: D. W. Bogdanowic, E. Chudzicka (eds). Fauna of Poland. Characteristics and Checklist of Species, Vol. 2: Arthropoda pro parte, Insecta pro parte (Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera excluduntur), Entognatha. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, p. 379–386.
- Kucharczyk H. 2008. The Red List of Threatened Thrips Species (Thysanoptera, Insecta) of Middle-Eastern Poland. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica 43 (2): 297–305. https://doi.org/10.1556/aphyt.43.2008.2.13
- Ostrauskas H., Vierbergen G. 2009. Additions to the list of Lithuanian Thysanoptera and bionomics of some species collected in 1998–2006. Acta Zoologica Lituanica 19: 41–48.
- Priesner H. 1917. Zur Thysanopteren-Fauna Ostpreußen. Schriften der Physikalisch-Ökonomische Gesellschaft zu Königsberg 57: 50–54.
- Priesner H. 1922. Moor-Thripse. Konowia 1: 177-180.
- Priesner H. 1964. Ordnung Thysanoptera. Berlin: Akademie-Verlag, 242 p.
- Zur Strassen R. 2003. Die Terebranten Thysanoptera Europas und des Mittelmeer-Gebietes. Keltern: Goecke and Evers, 277 p.

# THE FAUNA AND ECOLOGY OF THRIPS (THYSANOPTERA) IN THE SOUTHERN PART OF CURONIAN SPIT IN THE BALTIC SEA, RUSSIA

Rozhina V. I., Boklykova O. S.

Key words: thrips, Thysanoptera, fauna, Curonian Spit, Kaliningrad Province, Russia.

#### SUMMARY

Species diversity of thrips was investigated in the southern part of the Curonian Spit. The material was collected in various habitats (raised bog, pine stands, meadow, dune complex, etc.) and contains 35 species of 18 from 3 families of 2 suborders. The commonest species was *Thrips tabaci* taken from plants of 17 families. It was dominant in most of the investigated plant communities but was absent from the raised bog, moist Pineto-myrtilletum, and from a near-water vegetation of the Lake Chaika. *Thrips tabaci* probably is hydrophobic in Kaliningrad Province, which also is seen from its habitat distribution in other parts of the province. The revealed fauna is characteristic including 5 species not found in other parts of Kaliningrad Province – *Drepanothrips reuteri*, *Rubiothrips silvarum*, *Thrips linariae*, *Bolothrips dentipes*, and *Haplothrips arenarius*. *Anaphothrips badius*, *Drepanothrips reuteri*, and *Haplothrips arenarius* are considered rare and proposed to being included in the list of protected species in eastern Poland. *Thrips linariae*, found on *Linaria vulgaris* in the first half of September on the foredune, is not present in the faunal lists of Lithuania and Poland.

УДК 595.77:1Л (571.56)

Памяти Веры Андреевны Рихтер

## ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ МУХИ-ТАХИНЫ (DIPTERA, TACHINIDAE) ФАУНЫ ЯКУТИИ: НОВЫЕ НАХОДКИ, ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И АРЕАЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

© 2022 г. Э. П. Нарчук, 1\* А. К. Багачанова 2\*\*

<sup>1</sup> Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
\*e-mail: chlorops@zin.ru
<sup>2</sup> Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
пр. Ленина, 41, Якутск, 677007 Россия
\*\*e-mail: abagachanova@gmail.com<sup>e</sup>

Поступила в редакцию 10.12.2020 г. После доработки 24.12.2021 г. Принята к публикации 24.12.2021 г.

Приведены новые находки в Якутии 29 видов из 24 родов 4 подсемейств мух-тахин (Diptera, Tachinidae). Три вида впервые обнаружены в Якутии: Exorista (Trycolyga) civilis (Rondani, 1859), E. (Podotachina) grandis (Zetterstedt, 1844) и Phryxe vulgaris (Fallén, 1810), для остальных приведены новые местонахождения. Всего с территории Якутии теперь известно 149 видов тахин. Описано распределение всех видов тахин, найденных в Якутии, по ландшафтным зонам и природно-климатическим регионам с особым вниманием к участкам экстразональных реликтовых степных ассоциаций. Проведен ареалогический анализ в сравнении с фаунами Читинской области и Монголии.

Ключевые слова: мухи-тахины, Diptera, Tachinidae, Якутия, ландшафтное распределение, ареалогический анализ.

DOI: 10.31857/S036714452203008X, EDN: HOFECM

Исследованию мух-тахин (Diptera, Tachinidae) Якутии посвящено несколько публикаций (Richter, Wood, 1995; Wood, Richter, 2001; Рихтер, 2010), основанных на сборах А. К. Багачановой и других сотрудников Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, а также на материалах фондовой коллекции Зоологического института РАН. В статье 1995 г. было уделено особое внимание голарктическому элементу фауны, в 2010 г. В. А. Рихтер отметила 4 вида, характерных для степных и лесостепных ассоциаций. В коллекциях Института биологических проблем криолитозоны есть определенные В. А. Рихтер материалы, которые не вошли в перечисленные публикации, среди них как новые для фауны Якутии виды, так и новые находки ранее известных видов, уточняющие их распространение в республике. Эти материалы позволяют уточнить распределение тахин по основным типам ландшафтов Якутии.

Виды, впервые приведенные для фауны Якутии, отмечены звездочкой (\*).

Распространение видов указано по данным Палеарктического каталога (Herting, Dely-Draskovits, 1993), а сведения по биологии – по работам Л. С. Зимина с соавт. (Зимин и др., 1970) и Н. Г. Коломийца и С. В. Артамонова (Коломиец, Артамонов, 1984).

Для обозначения природно-климатических районов Якутии использованы следующие сокращения (по: Коржуев, Космачев, 1965): ЗЯ — Западная Якутия, СВЯ — Северо-Восточная Якутия, СЗЯ — Северо-Западная Якутия, СЯ — Северная Якутия, ЦЯ — Центральная Якутия, ЮЗЯ — Юго-Западная Якутия, ЮЯ — Южная Якутия.

Для уменьшения объема публикации близкие пункты сборов объединены и обозначены номерами (см. карту на рис. 1). **СЯ.** Р. Лена: о. Тит-Ары на Лене -1; пос. Тикси – 2. Р. Колыма: пос. Черский; окрестности пос. Черский, вершина горы Родинка -3. **СЗЯ.** Г. Жиганск -4. **СВЯ.** Я н с к о е плоскогорье: левый берег Яны напротив Верхоянска – 5; Верхоянск; р. Яна, с. Столбы, 25 км В Верхоянска – 6; пос. Батагай – 7. Южное Верхоянье: 80 км ВСВ пос. Хандыга – 8 (= аэропорт Теплый Ключ); верховья р. Восточная Хандыга (232-й км Магаданского тракта, 700 м; 300 км BCB Хандыги) – 9. X р. С у н т а р - X а я т а: берег р. Кюбюме, 340–345-й км Магаданского тракта – 10. Ойм я конское нагорье: Оймякон; р. Сунтар у гидропоста, бассейн Индигирки – 11; 42 км С с. Томтор – 12. Р. Нера: пос. Усть-Нера; с. Балаганнах, 30 км В пос. Усть-Нера – 13. Устье р. Иньяли, левого притока Индигирки, 15 км Ю с. Тебюлях — 14. ЗЯ. Лено-Вилюйское междуречье: г. Мирный; с. Арылах, 25 км ЮВ г. Мирный – 15. Р. В и л ю й: с. Сунтар – 16; г. Нюрба; с. Арылах, 5 км от с. Чаппанды — 17. ЦЯ. Широкие долины левобережья р. Лена. Туймада – 18 (35 км С Якутска, пос. Капитоновка; с. Кильдемцы, 25 км С Якутска; Жатай, 20 км С Якутска; оз. Белое; окр. Якутска (пос. Марха, 10 км С Якутска; Чочур-Муран; 5 км 3 Якутска; 10 км ЮЮЗ Якутска; 18 км ЮЗ Якутска); 25 км Ю Якутска, протока Мытах; с. Табага, 25 км Ю Якутска); Эркэни – 19 (устье р. Кулдаты, левого притока Лены, 30 км ЮЮЗ Якутска; с. Октёмцы, 50 км ЮЮЗ Якутска). Суженная долина левобережья р. Лена – 20 (с. Улахан-Ан, 50 км ЮЗ Покровска; с. Еланское, 60 км ЮЗ Покровска). Правобережье р. Лена: ст. Буор-Ылар Якутско-Амгинского тракта на правом берегу р. Лена напротив Якутска; Хаптагай, 30 км ЮЮВ Якутска – 21; Природный парк «Ленские Столбы»: устье р. Эчита – 22; устье р. Кураннах, 16 км выше р. Лабыя (Лабыйа) – 23. Лено-Амгинское междуречье: Тюнгюлю, 50 км ВСВ Якутска – 24; алас Хадыча, 8 км Ю с. Балыктах – 25; летник Тураннах (см. Винокуров, 2018) – 26. Р. Амга: с. Михайловка, 60 км СВ с. Амга – 27. Р. Алдан, с. Мегино-Алдан, 20 км ниже устья Амги – 28; с. Усть-Мая; р. Алдан, урочище Карповка, 15 км ниже пос. Усть-Мая, пойма – 29. ЮЗЯ. Приленское плато: 7 км В Олекминска, с. Троицкое в устье Олекмы – 30; устье р. Бирюк, правого притока р. Лена; Нерюктяйинск-1, 50 км 3 Олекминска - 31; р. Пеледуй, с. Толон, 75 км 3 пос. Витим - 32; устье р. Витим, о. Липаевский, берег, на иволистной спирее – 33; р. Пилка, правый приток Лены, устье р. Нижний Огнель — 34. Олекмо-Чарское нагорье: р. Чара, с. Токко, 60 км ЮЗ Олекминска — 35. ЮЯ. Алданское нагорье: г. Томмот на р. Алдан — 36; р. Алдан, устье р. Тимптон – 37. Хр. Токийский Становик: 2 км выше устья р. Гертанда, левого притока р. Алгама – 38.

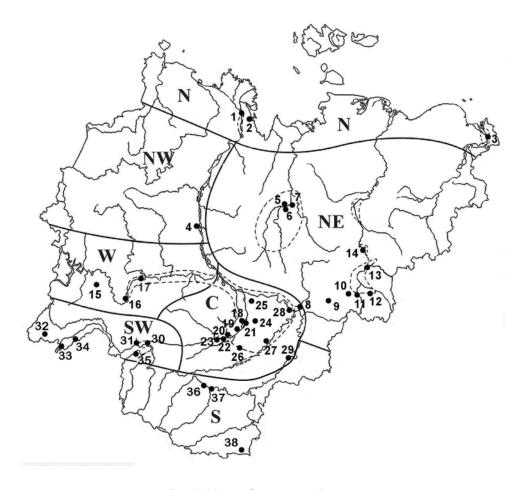


Рис. 1. Места сбора тахин в Якутии.

Природно-климатические районы Якутии: С – Центральный, N – Северный, NE – Северо-Восточный, NW – Северо-Западный, SW – Юго-Западный, S – Южный, W – Западный. Пунктиром обведены территории со степными ассоциациями. Объяснение номеров см. в тексте.

#### НОВЫЕ НАХОДКИ ТАХИН

#### Подсем. EXORISTINAE

#### \*Exorista (Trycolyga) civilis (Rondani, 1859).

Материал. **ІІЯ:** 1 ♀, Лено-Амгинское междуречье, Тюнгюлю, 10.VII.1994 (Багачанова).

Биология. Паразит гусениц Lepidoptera.

Распространение. Юг Европы к северу до Венгрии, юг Восточноевропейской равнины, Закавказье, Средняя Азия, юг Дальнего Востока России, Монголия, Китай.

#### \*Exorista (Podotachina) grandis (Zetterstedt, 1844).

Материал. **ЦЯ:** 1 экз., р. Алдан, 143 км от устья, 22.VII.1993 (Каймук).

Б и о л о г и я. Паразит гусениц разных семейств чешуекрылых, на Дальнем Востоке России выведен из гусениц непарного шелкопряда. Завезен в США для борьбы со златогузкой (*Euproctis chrysorrhoea* (L.), сем. Lymantriidae) (Коломиец, Артамонов, 1994).

Распространение вида в этом регионе. Западная Европа на север до Скандинавии, север Восточной Европы, Восточная Сибирь. В Палеарктическом каталоге (Herting, Dely-Draskovits, 1993) Восточная Сибирь была указана под вопросом, находка в Якутии подтвердила распространение вида в этом регионе.

#### Exorista (Adenia) mimula (Meigen, 1824).

Рихтер, 2010. СЯ: Черский; ЦЯ: Октёмцы.

Материал. **ІІЯ:** 1 ♀, Лено-Амгинское междуречье, Тюнгюлю, 27.VI.1994 (Багачанова).

Биология. Паразит личинок пилильщиков (Tenthredinidae).

Распространение. Транспалеарктический вид.

#### Belida angelicae (Meigen, 1824).

Рихтер, 2010. ЦЯ: Лена, Чочур-Муран, Октёмцы.

Материал. **ЦЯ:** 1 экз., р. Алдан, 143 км от устья, 14.VII.1993 (Каймук).

Биология. Паразит личинок пилильщиков (Tenthredinidae).

Распространение. Транспалеарктический вид

#### Bessa parallela (Meigen, 1824).

Рихтер, 2010. ЦЯ: Чочур-Муран; ЗЯ: Жиганск.

Материал. **ЦЯ:** 1 ♀, Михайловка, 60 км С Амги, ксерофитный луг, 15.VIII.1984 (Каймук).

Биология. Паразит гусениц, преимущественно Microlepidoptera.

Распространение. Транспалеарктический вид.

#### Bessa selecta (Meigen, 1824).

Рихтер, 2010. ЗЯ: г. Нюрба; ЦЯ: Жатай.

Материал. **3Я:** 1 экз., Нюрба, из ложногусеницы *Pristiphora* sp. (Hymenoptera, Tenthredinidae) со спиреи средней (*Spiraea media*), 4–30.VII.1987 (Каймук). **ЦЯ:** 1 ♀, Лено-Амгинское междуречье, Тюнгюлю, из ложногусеницы *Pachynematus* sp. (Hymenoptera, Tenthredinidae) с бескильницы тонкоцветковой (*Puccinellia tenuissima*), 11.VII.1990 (Каймук).

Биология. Паразит личинок пилильщиков (Tenthredinidae).

Распространение. От Западной Европы (на север до Швеции) до Японии.

#### Acemya acuticornis (Meigen, 1824).

Рихтер, 2010. ЦЯ: 5 км 3 Якутска, Хаптагай.

Материал. **ЦЯ:** 1  $\circlearrowleft$ , Лено-Амгинское междуречье, Тюнгюлю, очаг размножения саранчовых, 15.VI.1992 (Каймук); 1  $\circlearrowleft$ , там же, 18.VIII.1993; 1  $\circlearrowleft$ , 26.VII.1994; 1  $\circlearrowleft$ , 1  $\hookrightarrow$ , VI.1995, все из садков с саранчовыми (Багачанова); 2  $\circlearrowleft$ , 1  $\hookrightarrow$ , окр. Якутска, пойма, ксерофитный луг, 6.VI.2005

(Багачанова);  $1 \circlearrowleft$ , Марха, 10 км С Якутска, 24.VI.2005 (Евдокарова);  $1 \circlearrowleft$ , Якутск, Ботанический сад ИБПК СО РАН, 16.VI.2005 (Евдокарова).

Биология. Паразит одиночных форм саранчовых.

Распространение. Евразиатский вид, от Западной Европы до Монголии.

#### Phebellia nigripalpis (Robineau-Desvoidy, 1847).

Richter, 2008. Якутия (без указания точного местонахождения).

Материал. **ЦЯ:** 1  $\circlearrowleft$ , Якутск, 5-й км Вилюйского тракта, 8.VII.990 (Каспарян). **ЮЗЯ:** 1  $\circlearrowleft$ , Ленский р-н, с. Толон, 15. VII.1987 (Злобин).

Биология. Паразит гусениц пядениц (Geometridae).

Распространение. Евразиатский вид, от Западной Европы (на север до Швеции) до Японии.

#### \*Phryxe vulgaris (Fallén, 1810).

Материал. **ЦЯ:** 1 ♂, Михайловка, 60 км С Амги, гигрофитный луг, 23. VII.1985 (Каймук).

Б и о л о г и я. Паразит гусениц в основном дневных бабочек (Rhopalocera).

Распространение. Транспалеарктический вид, в Западной Европе на север до Швеции.

#### Nemorilla maculosa (Meigen, 1824).

Рихтер, 2010. ЦЯ: Хаптагай, Октёмцы.

М а т е р и а л. **ЦЯ:**  $1 \circlearrowleft$ , Марха, стационар Института северного луговодства, на люцерне (Евдокарова).

Биология. Паразит гусениц, преимущественно Microlepidoptera.

Распространение. Транспалеарктический вид.

#### Lydella stabulans (Meigen, 1824).

Рихтер, 2010. ЮЗЯ: р. Пеледуй, пос. Толон.

Материал. **ЦЯ:**  $3 \circlearrowleft$ , Лено-Амгинское междуречье, Тюнгюлю, Ынах, 10 и 21.VII.1994 (Багачанова).

Б и о л о г и я. Паразит гусениц стеблевых совок (Noctuidae).

Распространение. От Западной Европы (на север до Шотландии и Южной Швеции) до Якутии, а также Закавказье и Узбекистан.

#### \*Drino vicina (Zetterstedt, 1849).

Материал. **ЦЯ**: 1 ♀, Лено-Амгинское междуречье, Тюнгюлю, 3.VI.1992 (Каймук).

Б и о л о г и я. Паразит гусениц чешуекрылых и личинок пилильщиков.

Распространение. Европа от Норвегии и Швеции до Италии, Закавказье, Восточная Сибирь.

#### Zenillia libatrix (Panzer, 1798).

Рихтер, 2010. ЦЯ: р. Алдан, с. Мегино-Алдан.

Материал. **ЦЯ:** 1 экз., р. Алдан, 143 км от устья, ловушка Барбера, 13.VII.1993 (Каймук).

Биология. Паразит гусениц, в основном Macrolepidoptera, а также некоторых Microlepidoptera

Распространение. Евразиатский вид, от Великобритании до Японии.

#### Masicera sphingivora (Robineau-Desvoidy, 1830).

Рихтер, 2010. ЦЯ: Еланское, Якутск, выведен из Celerio galii Rott.

Материал. **ЦЯ:** 1экз., Покровск, 7.VII.1999 (Каймук), выведен из куколки сибирского шелкопряда *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv. (Lasiocampidae) В Якутии выведен впервые.

Биология. Паразит гусениц, в том числе сибирского шелкопряда. Самки откладывают до 3 тыс. микротипических яиц на хвою вблизи питающихся гусениц, которые заглатывают яйца вместе с кусочками хвои. Личинки заканчивают развитие в мертвой куколке хозяина.

Распространение. Транспалеарктический вид. В России — центр и юг европейской части, Сибирь, включая Якутию, о. Сахалин. Средиземноморье, Венгрия, Украина, Закавказье, Средняя Азия, Монголия, Япония.

#### Onychogonia flaviceps (Zetterstedt, 1838).

Рихтер, 2010. СЯ: Черский; СВЯ: Балаганнах.

Материал. **ЦЯ:** 1экз., р. Алдан, 143 км от устья, 27.VII.1993 (Каймук). **СВЯ:**  $1 \subsetneq$ , р. Эчий, приток р. Дулгалах, остепненный склон, 3.VIII.1995 (Ноговицына).

Биология. Паразит гусениц совок (Noctuidae) и пядениц (Geometridae).

Распространение. Горы Западной Европы (Скандинавия, Альпы, Апеннины, Татры), в России – от Северо-Запада европейской части до Приморского края.

#### Подсем. TACHININAE

#### Tachina (Eudoromyia) magnicornis (Zetterstedt, 1844).

Рихтер, 2010. ЦЯ: Тюнгюлю.

Материал. **ЦЯ:** 1 экз., Лена, долина Эркэни — Октёмцы, на зонтичных, 25.VII.1993 (Каймук).

Биология. Паразит гусениц совок (Noctuidae) и некоторых Lasiocampidae.

Распространение. Транспалеарктический вид.

#### Nowickia (Fabriciella) atripalpis (Robineau-Desvoidy, 1863).

Рихтер, 2010. ЮЗЯ: Кяччи, 17 км 3 Олекминска; ЮЯ: г. Томмот.

Материал. **ЦЯ:** 1 ♂, 1 ♀, левый берегр. Алдан, 143 км от устья, 20.VII.1993 (Каймук).

Распространение. От юга Европы через Закавказье, Среднюю Азию и Сибирь до Китая.

#### Nowickia (Nowickia) marklini (Zetterstedt, 1827).

Рихтер, 2010. СЯ: Черский; СВЯ: Усть-Нера, Балаганнах; ЦЯ: Тюнгюлю; ЮЗЯ: р. Бирюк.

Материал. **СВЯ:** 1  $\circlearrowleft$ , Верхоянский хребет, оз. Ильдеркей, исток р. Орто-Салаа, 970 м над ур. м., разнотравный луг, 18.VII.1991 (Винокуров); 1  $\circlearrowleft$ , Верхоянский хребет, верховье р. Келе, р. Нямни, левый исток р. Кокчин, 12.VII.1991 (Винокурова); 1  $\circlearrowleft$ , 1  $\circlearrowleft$ , хр. Сунтар Хаята, верховье р. Восточная Хандыга, 280-й км магаданской трассы, 25.VI.1991 (Винокуров); 1  $\circlearrowleft$ , 2  $\circlearrowleft$ , р. Эчий, приток р. Дулгалах, долинный комплекс, ерник, 31.VII и 5.VIII.1995 (Ноговицына). **ЦЯ:** 1  $\hookrightarrow$ , Тюнгюлю, 19.VII.1994 (Багачанова).

Распространение. Транспалеарктический вид. Новые местонахождения для СВЯ — Верхоянье и хр. Черского.

#### Peleteria pseudoershovi (Zimin, 1935).

Рихтер, 2010. СЯ: Черский.

Материал. **СВЯ:** 1  $\circlearrowleft$ , р. Эчий, приток р. Дулгалах, долинный комплекс, ерник, кустарничковое разнотравье, 31.VII.1995 (Ноговицына). **ЦЯ:** 1  $\circlearrowleft$ , Тюнгюлю, 30.08.1994 (Каймук). Выведен из гусеницы медведицы *Arctia caja* (L.) (Erebidae, Arctiinae).

Распространение. Россия: Красноярский край, Тува, Забайкальский край, Якутия, Чукотка, Магаданская обл.; Северная Монголия.

#### Peleteria rubescens (Robineau-Desvoidy, 1830).

Рихтер, 2010: СВЯ: Верхоянск, Батагай; ЦЯ: Тюнгюлю, Якутск, Октёмцы.

Материал. **СВЯ:**  $1 \subsetneq$ , р. Эчий, приток р. Дулгалах, лиственничный лес, ловушка Барбера, 5.VIII.1995 (Ноговицына).

Биология. Паразит гусениц совок (Noctuidae) и других чешуекрылых.

Распространение. Западная Европа на север до Швеции, Украина; Россия: европейская часть, Алтай, Тува, Бурятия, Забайкальский край, Якутия, Амурская обл.; Закавказье, Средняя Азия, Монголия.

#### Linnaemya (Ophina) rossica Zimin, 1954.

Рихтер, 2010. ЦЯ: Хаптагай, Тюнгюлю, Октёмцы; ЮЗЯ: 7 км В Олекминска.

Материал. **СВЯ:** 1 ♂, Верхоянский хребет, оз. Ильдеркей, исток р. Орто-Салаа, 970 м над ур. м., 18.VII.1991 (Винокуров); 3 ♂, р. Эчий, приток р. Дулгалах, лиственничный лес, обочина дороги, 30.VII–7.VIII.1995 (Ноговицына).

Биология. Паразит гусениц совок (Noctuidae).

P а с п p о с т p а н е н и е. Транспалеарктический вид. Впервые приводится для СВЯ (центральное и южное Верхоянье).

#### Eurithia vivida (Zetterstedt, 1838).

Рихтер, 2010. ЦЯ: летник Тураннах, Лено-Амгинское междуречье; ЗЯ: Сунтар.

Материал. **ЦЯ:** 1 экз., Лено-Амгинское междуречье, алас Балыктах, 8 км Ю с. Балыктах, 18.VII.1996 (Багачанова).

Биология. Паразит гусениц совок (Noctuidae).

Распространение. Западная Европа на север до Скандинавии, Восточная Европа, Восточная Сибирь, Закавказье, Таджикистан, Монголия.

#### Gnadochaeta fulvicornis (Zetterstedt, 1849).

Рихтер, 2010. СВЯ: Батагай (Янское плоскогорье).

Материал. **СВЯ:** 3 ♂, р. Эчий, приток р. Дулгалах, лиственничный лес, обочина дороги, 30.VII и 7.VIII.1995 (Ноговицына).

Распространен и е. Голарктический вид. В Палеарктике – север Европы, Якутия и Монголия; в Неарктике – Аляска и север Канады.

#### Полсем. DEXINAE

#### Eriothrix furvus Kolomiets, 1967.

Рихтер, 2010. ЦЯ: Якутск; 10 км ЮЮЗ Якутска; р. Амга, Михайловка.

Материал. **ЦЯ:** 1 ♂, левый берег Алдана, 143 км от устья, 20.VII.1993 (Каймук); 1 экз., Лено-Амгинское междуречье, Тюнгюлю, Тумул, 31.VII.1993 (Багачанова).

Распространение. Центральная Сибирь, Якутия.

#### Athrycia impressa (van der Wulp, 1869).

Рихтер, 2010. ЦЯ: Лена, Якутск; Тюнгюлю; ЮЗЯ: устье Олекмы.

Материал. **ЦЯ:** 1 ♀, р. Алдан, 143 км от устья, ловушка Барбера, 27.VII.1993 (Каймук).

Биология. Паразит гусениц совок (Noctuidae) и медведиц (Erebidae, Arctiinae).

Распространен и е. Евразиатский вид, от Западной Европы (на север до Скандинавии) до Камчатки.

#### Voria ruralis (Fallén, 1810).

Рихтер, 2010. ЦЯ: Чочур-Муран; Усть-Мая на р. Алдан; Мегино-Алдан; ЮЗЯ: 7 км В Олек-минска.

Материал. СВЯ: 1  $\circlearrowleft$ , Верхоянский хребет, верховье р. Келе, р. Нямни, левый исток р. Кокчин, 8.VII.1991 (Винокурова).

Биология. Паразит гусениц совок (Noctuidae) и других Macrolepidoptera.

Распространение. Транспалеарктический вид.

#### Подсем. PHASIINAE

#### Clytiomya continua (Panzer, 1798).

Рихтер, 2010. ЦЯ: Лена, Октёмцы, Хаптагай, Еланское.

Материал. ЦЯ: 1 экз., Лено-Амгинское междуречье, Тюнгюлю, 27.VI.1993 (Багачанова).

Биология. Паразит клопов семейств Coreidae, Pentatomidae и Scutelleridae.

Распространение. Транспалеарктический вид.

#### Gymnosoma nudifrons Herting, 1966.

Рихтер, 2010. ЦЯ: протока Мытах, Табага; ЮЗЯ: Нерюктяйинск-1.

Материал. ЦЯ: 1 экз., Лена, Природный парк «Ленские столбы», 22.VII.1992 (Винокуров).

Распространен и е. Евразиатский вид, от Западной Европы до Дальнего Востока России; также Закавказье.

#### Phasia pusilla (Meigen, 1824).

Richter, Wood, 1995; Рихтер, 2010. СВЯ: Верхоянск.

Материал. **ЦЯ:** 1 ♂, Михайловка, 60 км С Амги, мезофитный луг, 1.VIII.1984 (Каймук).

Биология. Паразит клопов семейств Lygaeidae, Cydnidae и Anthocoridae.

Распространение. Транспалеарктический вид.

#### ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТАХИН В ЯКУТИИ

Якутия – самый обширный административный регион России, он занимает 1/6 территории России, его протяженность с юга на север от 55° до 76° с. ш. составляет свыше 2000 км. Вся территория со сложным рельефом с горами и обширными равнинами в северной и центральной частях расположена в зоне вечной мерзлоты. Вдоль берега Северного Ледовитого океана простирается зона тундры. Тундры – наиболее молодой из зональных ландшафтов Голарктики. Большая часть Якутии расположена в таежной зоне. Светлохвойная тайга занимает 2/3 площади республики и подразделяется на северную и среднюю подзоны. С юга на север территорию Якутии прорезают несколько крупных рек с пойменными лугами. Обширные пространства занимают болота и заболоченности. В Центральной Якутии широко распространены аласы – специфические для Якутии элементы ландшафта, которые не имеют аналогов в мире. Это замкнутые или полузамкнутые котловины, образовавшиеся при понижении земной поверхности в результате термокарстовых процессов (таяния ледяных толщ). В центре аласа находится озеро, оно окружено концентрическими кругами лугов разной степени увлажнения. Аласы подвержены колебаниям водного баланса, в соответствии с которыми происходят деградация или процветание растительного покрова окружающих лугов. Для резко континентального сектора Евразии, в котором расположена Якутия, характерно наличие реликтовых островных лесостепей. Остепненные луга и луговые степи Якутии родственны и близки по флористическому составу и структуре растительности к дауро-монгольским степям (Лавренко, 1956). Остепненные ассоциации распространены в окрестностях Олекминска, в Центральной Якутии, в Оймяконской депрессии на северо-востоке, в долинах рек Яна, Индигирка и Колыма (Караваев, Скрябин, 1971). Этот тип ассоциаций далеко проникает на север и приурочен к крутым склонам южной экспозиции в межгорных впадинах и в расширениях долин рек. Продвижение ксерофитных сообществ на север относят к трем отрезкам четвертичного периода: нижний плейстоцен, межледниковье и засушливая фаза голоцена (Юрцев, 1962); впоследствии Б. А. Юрцев (1986) склонялся к наиболее ранней датировке.

Всего на территории Якутии найдено 149 видов тахин из 4 подсемейств: Exoristinae – 63, Tachininae – 46, Dixinae – 18 и Phasiinae – 22 вида (табл. 1). Тахины распространены по всей территории Якутии. В зоне тундры (Черский, Тикси, Тит-Ары) (рис. 2) тахины немногочисленны. Канадский специалист по систематике тахин Д. М. Вуд

**Таблица 1.** Распределение тахин по природным регионам Якутии и некоторым близким территориям

					ЦЯ									- H
	СЯ	СЗЯ	СВЯ	ЯЕ	Амга	Лена	Алдан	Аласы	КЕОІ	КОІ	Иркутск	Бурятия	3a6	Монголия
	•		Подс	ем. Е	XOR	ISTII	NAE	•						
Exorista civilis (Rondani, 1859)	_	-	_	_	_	_	_	+	_	_	-	-	+	+
E. grandis (Zetterstedt, 1844)	_	-	-	-	_	_	+	_	_	_	-	-	_	_
E. fasciata (Fallén, 1820)	-	-	_	+	_	-	+	_	_	-	-	_	+	+
E. larvarum (Linnaeus, 1758)	_	_	+	_	_	+	_	_	_	_	_	-	+	+
E. sorbillans (Wiedemann, 1830)	_	-	-	-	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_
E. mimula (Meigen, 1824)	+	_	-	-	_	+	_	+	_	_	-	-	+	+
Chetogena gelida (Coquillett, 1897)	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	-	-	-	-
Parasetigena silvestris (Robineau- Desvoidy, 1863)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_
Bessa parallela (Meigen, 1824)	_	+	_	_	_	+	-	_	_	_	-	+	+	+
Bessa selecta (Meigen, 1924)	_	_	-	+	_	+	_	_	_	_	-	-	_	+
Belida angelicae (Meigen, 1824)	_	_	_	_	_	+	+	_	_	_	-	_	_	+
Meigenia majuscula (Rondani, 1859)	_	_	_	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	+
M. mutabilis (Fallén, 1810)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	+
M. uncinata Mesnil, 1967	-	_	_	_	_	+	-	_	+	_	_	_	+	+
Steleoneura novemmaculata Wood, 1985	+	_	_	_	_	_	_	_	_ _ _	_	_	_	_	_
Zaira cinerea (Fallén, 1810)	_	_	+	_	_	+	_	+	_	_	-	_	_	+
Leiophora innoxia (Meigen, 18240	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	-	_	_	+

Thomas I (ipoconocent					<b>Р</b> ДД									
	СЯ	СЗЯ	СВЯ	ЯЕ	Амга	Лена	Алдан	Аласы	КЕОІ	КОІ	Иркутск	Бурятия	3a6	Монголия
Admontia blanda (Fallén, 1820)	_	_	_	_	-	+	_	-	-	_	_	_	_	+
A. grandicornis (Zetterstedt, 1849)	-	-	+	-	_	_	-	_	_	_	_	_	_	+
Oswaldia eggeri (Brauer et Bergenstamm, 1889)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	1	-	_
Blondelia nigripes (Fallén, 1810)	_	_	+	_	_	+	_	_	_	_	-	+	+	+
Acemya acuticornis (Meigen, 1824)	_	_	_	_	_	+	_	+	_	_	-	+	-	+
Paratryphera barbatula (Rondani, 1859)	_	_	_	_	_	+	_		_	_	-	-	+	_
Winthemia quadri- pustulata (Fabricius, 1794)	_	_	_	-	_	_	+	_	_	_	_	-	+	+
W. speciosa (Egger, 1861)	_	_	_	-	_	_	_	+	_	_	_	-	+	_
W. venusta (Meigen, 1824)	-	_	_	_	_	+	-	_	_	_	-	-	+	_
Nemorilla maculosa (Meigen, 1824)	_	_	_	-	_	+	-	_	_	_	-	-	+	+
Aplomya confinis (Fallén, 1820)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	+	+	+
Prooppia nigripalpis (Robineau-Des- voidy, 1847)	_	_	_	-	_	+	_	_	+	_	_	-	-	_
P. strigifrons (Zetterstedt, 1838)	+	-	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Phebellia glauca (Meigen, 1824)	+	_	_	_	+	+	_	_	_	_	_	+	+	+
Ph. glaucoides Herting, 1961	+	-	_	-	_	+	_	_	_	_	_	_	+	-
Ph. nigripalpis (Robineau-Des- voidy, 1847)	_	_	_	_	_	+	_	_	+	_	_	-	_	_
Nilea rufiscutellaris (Zetterstedt, 1859)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_

					КД							K		
	СЯ	СЗЯ	СВЯ	ЯЕ	Амга	Лена	Алдан	Аласы	КЕОІ	КОІ	Иркутск	Бурятия	3a6	Монголия
Phonomyia aristata (Rondani, 1861)	-	-	_	_	-	+	-	-	_	_	_	-	+	+
Phryxe nemea (Meigen, 1824)	_	-	_	-	-	_	_	_	+	_	-	_	_	_
Ph. vulgaris (Fallén, 1810)	_	_	_	-	+	_	_	_	_	_	+	_	+	+
Lydella grisescens Robineau- Desvoidy, 1830	_	_	_	-	_	_	_	+	_	_	-	+	+	+
L. ripae (Brischke, 1885)	_	_	_	_	_	_	_	+	_	_	_	+	+	+
L. stabulans (Meigen, 1824)	_	_	_	-	_	_	_	+	+	-	-	-	-	_
Drino galii (Brauer et Bergenstamm, 1891)	_	_	_	_	_	_	_	+	_	_	-	_	+	+
D. vicina (Zetterstedt, 1849)	_	_	_	_	-	_	-	+	_	_	-	-	-	+
Hubneria affinis (Fallén, 1810)	_	_	_	_	_	+	_	+	_	_	-	_	+	+
Carcelia laxifrons Villeneuve, 1912	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	-	_	_	+
Erycia fasciata Villeneuve, 1924	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	-	_	+	+
E. festinans (Meigen, 1824)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	-	_	+	_
Myxexoristops blondeli (Robineau- Desvoidy, 1830)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	-	+
Zenillia libatrix (Panzer, 1798)	_	_	_	-	_	_	+	_	_	_	-	_	_	_
Clemelis pullata (Meigen, 1824)	+	_	+	_	_	+	_	_	_	_	-	_	+	+
Bothria frontosa (Meigen, 1824)	_	_	_	-	_	+	_	_	_	_	-	_	_	+
Ceromasia rubrifrons (Macquart, 1834)	_	_	_	_	_	+	_	+	_	_	-	+	_	+
C. hybreas (Walker, 1849)	+	_	_	-	_	_	_	_	_	_	-	_	_	_

						Ц	R,							В
	СЯ	СЗЯ	СВЯ	RE	Амга	Лена	Алдан	Аласы	КЕОІ	КОІ	Иркутск	Бурятия	3a6	Монголия
Allophorocera sajanica Mesnil, 1963	_	-	+	_	_	+	_	_	_	_	_	_	+	+
Masicera sphingivora (Robineau- Desvoidy, 1830)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	ı	_	+
Frontina laeta (Meigen, 1824)	_	_	_	_	_	+	_	-	+	_	-	-	+	-
Pachystylum bremii Macquart, 1848	_	_	_	_	_	+	_	-	_	_	-	-	+	+
Masistylum arcuatum (Mik, 1863)	_	_	+	_	_	-	_	-	_	_	-	-	_	-
Gonia capitata (De Geer, 1776)	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	-	-	-	+
G. picea (Robineau- Desvoidy, 1830)	_	_	-	_	_	+	_	_	_	_	+	+	+	-
Onychogonia cervini (Bigot, 1881)	+	_	_	_	_	-	_	_	+	_	-	-	-	-
Onychogoniaflaviceps (Zetterstedt, 1838)	+	_	+	-	_	_	+	_	_	_	_	-	+	+
Spallanzania hebes (Fallén, 1820)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	-	-	+	+
			Подо	сем. Т	ГАСЕ	IININ	IAE							
Tachina ardens (Zimin, 1929)	-	-	-	_	_	+	_	_	_	-	_	_	-	_
T. kozlovi Portschinsky, 1882)	_	-	_	-	_	+	_	_	_	_	-	_	_	+
T. magnicornis (Zetterstedt, 1844)	_	_	_	_	_	+	_	+	_	_	+	-	-	+
Nowickia marklini (Zetterstedt, 1838)	+	_	+	_	_	-	_	+	_	_	-	-	+	+
N. atripalpis (Robineau- Desvoidy, 1863)	_	_	_	_	_	_	_	_	+	+	_	-	+	+
Peleteria pseudoershovi (Zimin, 1935)	+	_	+	_	_	_	_	+	_	_	_	-	+	+
P. rubescens (Robineau- Desvoidy, 1830)	_	-	+	_	_	+	_	+	_	_	_	_	+	+

Тионици 1 (просолюсени					РДІ							<b>H</b>		
	СЯ	СЗЯ	СВЯ	ЯЕ	Амга	Лена	Алдан	Аласы	КЕОІ	КОІ	Иркутск	Бурятия	3a6	Монголия
Nemoraea pellucida (Meigen, 1824)	_	-	_	_	-	+	-	-	-	-	_	_	+	-
Linnaemya compta (Fallén, 1810)	_	_	+	-	+	+	_	_	_	_	-	_	+	+
L. perinealis Pandellé, 1895	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	-	_	+	+
L. picta (Meigen, 1824)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	+	_
L. rossica Zimin, 1954	_	_	+	-	_	+	_	+	+	_	+	_	+	+
L. varia Curran, 1925	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	-	_	_	_
Ernestia puparum (Fabricius, 1794)	_	_	-	_	_	_	_	_	+	-	-	-	_	_
Fausta inusta Mesnil, 1957	_	_	_	_	_	_	_	_	_	+	-	_	_	_
Eurithia caesia (Fallén, 1810)	_	_	_	-	_	+	+	+	+	_	-	_	+	+
Eu. juncta (Zimin, 1957)	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	+
Eu. vivida (Zetterstedt, 1838)				+	_	_	_	+	_	_	-	+	+	+
Hyalurgus lucidus (Meigen, 1924)	_	_	-	-	_	+	_	_	_	-	-	-	_	_
Cleonice keteli Ziegler, 2000	_	_	_	_	_	_	_	_	_	+	-	_	_	_
Pseudopachystylum gonioides (Zetterstedt, 1838)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_
Pelatachina tibialis (Fallén, 1810)	_	_	_	_	_	_	_	_	+	_	-	+	+	+
Macquartia dispar (Fallén, 1820),	_	_	_	-	_	+	_	_	_	-	+	-	+	+
M. obscura (Coquillett, 1902)	+	_	_	_	-	-	_	_	_	-	-	_	-	_
M. pegomyioides Richter et Wood, 1995	+	_	_	_	_	-	_	_	_	_	-	_	_	_
M. plumbea Richter et Wood, 1995	+	-	_	_	-	-	_	_	_	_	-	_	_	_
M. tenebricosa (Meigen, 1924)	-	-	-	_	_	+							+	+

						Ц	R,	ı						В
	СЯ	СЗЯ	СВЯ	RE	Амга	Лена	Алдан	Аласы	КЕОІ	КЭ	Иркутск	Бурятия	3a6	Монголия
Anthomyiopsis nigrisquamata (Zetterstedt, 1838)	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_	-	_	_
Barychaeta jaroschewskyi (Portschinsky, 1881)	_	_	_	_	_	+	_	+	_	_	_	_	+	_
Elfia minutissima (Zetterstedt, 1844)	_	_	-	_	_	_	_	_	+	_	-	_	-	-
Gwenda canella (Herting, 1957)	_	-	_	-	+	_	_	_	_	_	_	_	_	+
Graphogaster brunnescens Villeneuve, 1907	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_	+	_
Actia lamia (Meigen, 1838)	_	_	-	_	_	_	_	_	+	_	-	_	+	-
A. maksymovi Mesnil, 1952	_	-	-	-	+	_	_	_	_	_	_	+	+	+
A. pilipennis (Fallén, 1810)	-	-	_	-	_	+	_	_	_	-	_	_	+	+
Peribaea tibialis (Robineau-Des- voidy, 1851)	_	_	_	_	-	_	_	_	+	_	_	_	_	+
Ceranthia abdominalis (Robineau-Desvoidy, 1830)	_	_	_	-	_	+	_	_	_	_	_	_	+	_
Siphona geniculata (De Geer, 1776)	_	_	_	_	-	+	_	_	_	_	-	-	+	+
Aphria longilingua Rondani, 1861	_	_	-	_	_	+	_	_	+	_	-	+	+	+
Bithia sibirica Richter, 1980	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	-	_	+	-
Leskia aurea (Fallén, 1820)	_	_	_	_	-	+	_	_	_	_	-	-	-	-
Solieria borealis Ringdahl, 1947	_	-	+	_	_	+	+	_	_	-	_	_	_	_
S. pacifica (Meigen, 1824)	-	-	_	_	+	_	_	_	_	-	_	_	_	_
Gnadochaeta fulvicornis (Zetterstedt, 1849)	-	-	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	+

						Ц	R	ı						B
	СЯ	СЗЯ	СВЯ	RE	Амга	Лена	Алдан	Аласы	КЕОІ	КОІ	Иркутск	Бурятия	3a6	Монголия
Gnadochaeta pruinosa (Herting, 1973)	_	_	_	_	-	+	_	-	-	_	-	_	_	+
G. puncticeps (Zetterstedt, 1859)	_	-	_	_	+	_	_	_	_	-	-	_	_	+
			По	дсем.	DEX	(IIN <i>A</i>	ΑE							
Billaea steini (Brauer et Bergenstamm, 1891)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_
Dinera grisescens (Fallén, 1817)	_	_	_	_	_	+	_	+	_	-	-	_	+	+
Milada asiatica Richter, 1973	_	_	+	_	+	+	_	_	_	-	-	+	+	+
Estheria petiolata (Bonsdorff, 1866)	_	_	_	_	_	_	_	_	+	_	-	_	_	_
Eriothrix furvus Kolomiets, 1967	_	_	_	_	+	+	_	+	_	_	-	-	-	_
E. micronyx Stein, 1924	_	_	-	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
E. prolixa (Meigen, 1924)	-	_	_	_	-	+	_	_	_	-	-	_	+	+
Ramonda ringdahli (Villeneuve, 1922)	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	-	-	-	-
R. spathulata (Fallén, 1820)		_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	+	_
Periscepsia stylata (Brauer et Bergenstamm, 1891)	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Athrycia impressa (van der Wulp, 1869)	-	_	_	_	_	+	+	+	+	-	-	+	+	+
A. trepida (Meigen, 1824)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	+	+
Voria ruralis (Fallén, 1810)	_	_	_	_	+	+	+	_	+	_	-	+	+	+
Cyrtophleba ruricola (Meigen, 1824)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	-	_	+	+
Thelaira leucozona (Panzer, 1809)	_	_	_	_	-	+	_	_	_	_	+	+	+	+
Dufouria chalybeata (Meigen, 1824)	_	-	-	_	-	-	-	_	+	-	-	_	_	_

						Ц	Я							4
	СЯ	СЗЯ	СВЯ	RE	Амга	Лена	Алдан	Аласы	КЕОІ	КОІ	Иркутск	Бурятия	3a6	Монголия
Rondania dimidiata (Meigen, 1824)	+	-	-	_	_	_	_	-	-	_	_	_	_	_
Freraea gagatea Robineau- Desvoidy, 1830	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	-	-	+
			Под	цсем.	PHA	SIIN	ΑE							
Eliozeta helluo (Fabricius, 1805)	_	-	-	-	+	_	_	_	_	-	_	_	_	_
Clytiomya continua (Panzer, 1798)	_	_	-	_	_	+	_	+	_	_	_	_	+	_
Ectophasia rotundiventris (Loew, 1858)	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_	_	_	_	+
Gymnosoma nudifrons Herting, 1966	_	_	-	-	_	+	_	_	+	_	_	_	+	_
Cistogaster globosa (Fabricius, 1775)	_	_	+	-	_	-	_	_	_	_	-	_	_	+
Opesia cana (Meigen, 1824)	+	_	-	-	_	-	_	_	_	_	_	_	_	+
O. descendens Herting, 1973	_	-	-	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Elomya lateralis (Meigen, 1824)	_	-	-	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_
Phasia karczewskii (Draber- Mońko, 1965)	_	_	+	-	_	_	_	_	_	_	_	_	+	+
Ph. pusilla Meigen, 1824	_	-	+	_	+	_	_	_	_	-	_	_	+	+
Ph. subcoleoptrata (Linnaeus, 1767)	_	_	-	-	_	+	_	_	_	_	+	_	_	_
Strongygaster celer (Meigen, 1838)	_	-	+	-	-	-	_	_	_	_	_	_	_	_
Eulabidogaster setifacies (Rondani, 1861)	_	-	-	-	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_
Leucostoma meridianum (Rondani, 1868)	_	-	-	-	_	_	_	_	_	+	_	_	_	_
L. simplex (Fallén, 1815)	-	-	-	_	_	+	-	_	_	-	_	_	_	+
Clairvillia biguttata (Meigen, 1824)	_	-	-	-	+	+	_	_	_	_	_	_	+	+

						Ц	Я	İ						
	СЯ	СЗЯ	СВЯ	ЗЯ	Амга	Лена	Алдан	Аласы	КЕОІ	КОІ	Иркутск	Бурятия	3a6	Монголия
Brullaea ocypteroidea Robineau- Desvoidy, 1863	_	_	_	-	_	_	-	_	+	_	-	-	-	_
Cylindromyia auriceps (Meigen, 1838)	_	_	_	-	_	+	_	_	_	_	_	_	+	_
C. interrupta (Meigen,1824)	_	_	_	-	_	+	-	_	_	_	-	-	+	_
C. pusilla (Meigen, 1824)	_	_	_	-	+	+	-	_	_	_	+	-	+	+
Besseria anthophila (Loew, 1871)	_	-	_	-	_	_	-	_	_	_	-	-	+	+
B. melanura (Meigen, 1824)	_	-	+	+	_	+	-	_	_	_	-	+	+	+
Всего				15	78	10								
149 видов из 100 родов 4 подсемейств	20	3	25	9				24	23	4				

Примечание. Заб. — Забайкальский край, Иркутск — Иркутская обл., остальные сокращения см. в тексте. Сведения по фаунам Бурятии, Забайкальского края, Иркутской обл. и Монголии по: Рихтер, 1973, 1975, 1976а, 1976б, 1977, 1979, 1980, 1993. Для соседних территорий отмечены только виды, общие с фауной тахин Якутии.

(D. M. Wood) специально интересовался тахинами тундры и в 1990 г. собирал их в окрестностях пос. Черский в низовьях Колымы. В зоне тундры найдены 20 видов: Exoristinae – 10, Tachininae – 6, Dixinae – 3, и Phasiinae – 1 вид. Преобладают представители подсем. Exoristinae, паразиты гусениц и личинок пилилыщиков, как и в целом в якутской фауне (рис. 3, 4), но непропорционально бедно представлены Dixinae и паразиты клопов Phasiinae. Доля видов с голарктическим распространением (40 % – 8 из 20 видов) в тундровой фауне значительно выше, чем в якутской фауне в целом (см. далее). Распространение остальных тахин в Якутии ограничено таежной зоной. В лиственничной тайге обитает Mascara sphingivora, впервые выведенный в Якутии из гусениц сибирского шелкопряда Dendrolimus superans sibiricus, поедающих хвою лиственниц (рис. 5). В Центральной Якутии в 1960-1962 гг. тахиной Exorista fasciata было заражено около 40 % куколок лунчатого шелкопряда (Cosmotriche lobulina (Denis et Schiffermüller, 1775), сем. Lasiocampidae) (Коломиец, Артамонов, 1984). Имаго большинства тахин встречаются на открытых пространствах, на лугах в долинах рек и на аласах, где больше цветущих растений, на которых питаются эти мухи. Асетуа acuticornis, паразит одиночных форм саранчовых, обычен на аласах, в зоне размножения белополосой кобылки (Chorthippus albomarginatus De Geer), которая в годы



**Рис. 2.** Гора Родинка, пос. Черский, место сбора большинства тахин в зоне тундры (фото А. А. Егоровой).

массовых размножений почти полностью уничтожает травяной покров на аласах (рис. 6).

Многие виды тахин распространены к северу до широты Лено-Амгинского междуречья и Якутска (62°01'38" с. ш.). Ряд более теплолюбивых видов – Meigenia majuscula, Phryxe nemea, Lydella stabulans, Nowickia atripalpis, Ernestia puparum, Fausta inusta, Cleonice keteli, Pelatachina tibialis, Elfia minutissima, Actia lamia, Peribaea tibialis, Estheria petiolata, Dufouria chalybeata - не найден севернее широты Олекминска (60°23′ c. III.). Meigenia majuscula, Lydella stabulans, Cleonice keteli, Actia lamia, Peribaea tibialis, Estheria petiolata и в Западной Европе не встречаются севернее Германии и южной Швеции. Следующие 4 вида – Masistylum arcuatum, Onychogonia cervini, O. flaviceps, Eriothrix micronys - обитают в Западной Европе исключительно в горах (от Пиренеев до Карпат), а в Якутии распространены на равнинах. К этой группе примыкает Linnemyia rossica, который в Западной Европе распространен в горах, но в Восточной Европе и в Сибири встречается на равнине, достигая Архангельской области в Восточной Европе и Верхоянья в Якутии. Виды тахин с преимущественно степным распространением в Якутии по островным степям проникают на север значительно дальше, чем в западной части своего apeana. Exorista civilis, E. sorbillans, Phonomyia aristata, Erycia fasciata, Ceromasia rubrifrons и Eliozeta helluo в Западной Европе неизвестны севернее Венгрии и южной Германии, а в Якутии достигают Якутска и Лено-Амгинского междуречья, где обычны ассоциации с ковылем (рис. 7). Phasia karczewskii доходит до средней Индигирки с крутыми остепненными

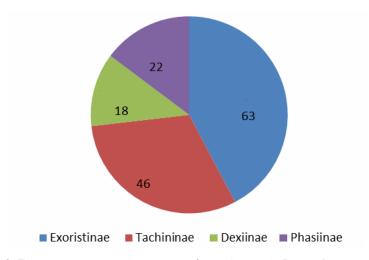
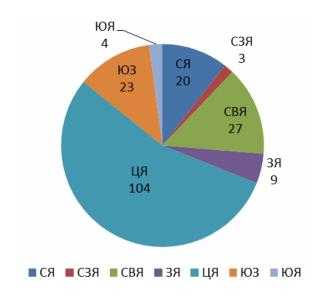


Рис. 3. Доля разных подсемейств тахин в фауне Северной Якутии (зона тундры).



**Рис. 4.** Численное распределение видового разнообразия тахин по природным регионам Якутии.

склонами (рис. 8), в Западной Европе этот вид севернее Венгрии неизвестен. *Erycia fasciata* найден на Средней Индигирке и заходит за Полярный круг в Верхоянске.

Природно-климатические регионы, на которые делят территорию Якутии (Коржуев, Космачев, 1965), обследованы очень неравномерно. Большая часть сборов тахин сделана в поясе среднетаежных лесов Центральной Якутии. На рис. 8 показано число видов тахин, найденных в каждом регионе к настоящему времени. Остаются практически не обследованными равнинные северотаежные леса Северо-Западной Якутии,



**Рис. 5.** Лиственницы с оголенной кроной, хвоя объедена гусеницами сибирского шелкопряда Dendrolimus superans sibiricus Tschetv. (фото А. А. Бурнашевой). Из гусениц выведена тахина Masicera sphingivora (Robineau-Desvoidy). Окрестности г. Покровск.



**Рис. 6.** Алас Улахан Саххан в окрестностях с. Тюнгюлю, местообитание тахины *Acemya acuticornis* (Meigen). Травостой поврежден саранчовыми (фото А. К. Багачановой).



**Рис. 7.** Степная ассоциация с ковылем в долине Лены (Эркэни около Табагинского мыса,  $\sim 62^{\circ}$ с. ш.) (фото А. К. Багачановой).



**Рис. 8.** Степные склоны в долине Индигирки в ее среднем течении ( $\sim$  65° с. ш.) (фото А. К. Багачановой).

среднетаежные леса Западной Якутии и горные среднетаежные леса Южной Якутии. На юге Якутия граничит с Иркутской областью и Бурятией, также лежащими в таежной зоне. Сведения о фауне тахин этих регионов содержатся в двух публикациях (Рихтер, 1975, 1977). Многие из найденных там видов известны и из Якутии, другие виды с большой вероятностью также могут быть обнаружены в Южной Якутии. Этот район очень слабо исследован, и на его изучение стоит обратить особое внимание. Здесь возможны находки следующих видов: Exorista rustica (Fallén, 1810), Meigenia dorsalis (Meigen, 1824), Trigonospila ludio (Zetterstedt, 1849), Aporotachina latifrons Jacentkovsky, 1944), Phebellia glauca (Meigen, 1824), Acemya acuticornis (Meigen, 1824), Erycilla ferruginea (Meigen, 1824), E. ferruginea (Meigen, 1824), Tachina micado (Kirby, 1884), Peletieria nyx (Zimin, 1961), Linnemyia zachvatkini Zimin, 1954, Palatachina tibialis (Fallén, 1810), Hyalurgus crucigera (Zetterstedt, 1838), Loewia latifrons Mesnil, 1973, Demoticus plebejus (Fallén, 1810), Aphria longilingua Rondani, 1861, Dexia violovitshi Kolomyetz, 1968, Dexiomimops rufipes Baranov, 1935, Billaea triangulifera (Zetterstedt, 1844), Phorostoma ferina (Fallén, 1810), Blepharomyia amplicornis (Zetterstedt, 1844), Stylogymnomyia nitens (Meigen, 1824), известных из Бурятии, а также Phorinia aurifrons Robineau-Desvoidy, 1830, Trichoparia stackelbergi Mesnil, 1963, Oswaldia muscaria (Fallén, 1810), Rhaphiochaeta breviseta (Zetterstedt, 1838), Carcelia tibialis (Robineau-Desvoidy, 1863), Pseudoperichaeta pelesoidea (Robineau-Desvoidy, 1830), Bothria subalpina Villeneuve, 1910, Gonia kolomyetzi Mesnil, 1963, Tachina ursina Meigen, 1824, Peletieria sibirica Smirnov, 1922, Ernesthia rudis (Fallén, 1810), E. laevigata (Meigen, 1838), Gymnochaeta magna Zimin, 1958, G. viridis (Fallén, 1810), Lypha dubia (Fallén, 1810), Zophomyia temula (Scopoli, 1763), Eriothrix rufomaculatus (De Geer, 1776), Blepharomyia pagana (Meigen, 1824), Wagneria prunaria (Rondani, 1861), Cyrtopheba ruricola (Meigen, 1824), Thelaira nigripes (Fabricius, 1794), Heliozeta pellucens (Fallén, 1820), Milisoneura leucoptera (Meigen, 1824), Helomyia lateralis (Meigen, 1824) и Alophora subcoleoptrata (Linnaeus, 1758), найденных в соседней Иркутской обл.

#### АРЕАЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ ТАХИН ЯКУТИИ

Ареалы большинства видов тахин якутской фауны простираются в большей части территории Палеарктики, некоторые включают также Аляску и Канаду в Неарктической области. В нашем анализе мы выделяем по типу распространения следующие группы видов.

- 1. Виды с голарктическими ареалами 15. Они подразделяются на две подгруппы.
- A. Виды с циркумполярными apeaлами 8: Winthemia quadripustulata, Prooppia strigifrons, Linnaemya compta, Solieria borealis, Gnadochaeta fulvicornis, G. puncticeps, Periscepsia stylata, Cylindromyia interrupta.
- Б. Виды с сибирско-канадским (мегаберингийским) типом ареала 7: Chetogena gelida и Macquartia obscura (Таймыр Якутия Аляска и Юкон), Steleoneura novemmaculata (Якутия Аляска и Юкон), Ceromasia hybreas, Linnaemya varia и Macquartia pegomyioides (все распространены в Якутии и в Канаде). К этой группе отнесен Macquartia plumbea (Якутия Канада), найденный также в Новосибирске.
- 2. Преобладающее число видов тахин фауны Якутии широко распространено в Палеарктике имеет транспалеарктические, евразиатские и евросибирские ареалы.

**Таблица 2.** Число видов разных подсемейств тахин в природных регионах Якутии, в Забайкальском крае и Монголии

Подсемейство	Всего	СЯ	СЗЯ	СВЯ	RE	ця	КЕОІ	КОІ	Забайкальский край	Монголия
EXORISTINAE	63	10	1	11	2	50	8	0	87	113
TACHININAE	46	6	1	9	2	30	9	3	96	113
DEXIINAE	18	3	0	2	2	11	4	0	39	50
PHASIINAE	22	1	1	5	3	13	2	1	34	32
Всего	149	20	3	27	9	103	23	4	256	308

П р и м е ч а н и е. Сокращения названий природных регионов Якутии см. в тексте. Данные по фаунам Забайкальского края и Монголии по: Рихтер, 1973, 1975, 1976а, 1976б, 1977, 1979, 1980, 1993.

Эту ареалогическую группу мы рассматриваем целиком, так как восточные границы распространения многих видов точно не установлены. Она подразделяется на три подгруппы.

- А. С полизональным распространением 103 вида.
- Б. С температным типом распространения 16 видов, которые в Европе не распространены севернее Венгрии, Чехии и южной Германии: Exorista civilis, E. sorbillans, Meigenia majuscula, Erycia fasciata, Ceromasia rubrifrons, Masicera sphingivora, Cleonice keteli, Peribaea tibialis, Eliozeta helluo, Opesia descendens, Elomya lateralis, Phasia karczewskii, Leucostoma meridianum, Clairvillia biguttata, Brullaea ocypteroidea и Besseria anthophila.
- В. Виды, известные в Западной Европе только из горных массивов, а на востоке Европы и в Сибири обитающие на равнине: *Onychogonia cervini*, *O. flaviceps*, *Eriothrix micronyx* и *Ramonda ringdahli*.
- 3. Виды с восточнопалеарктическим ареалом 8 видов: Allophorocera sajanica (от Алтая до Монголии), Tachina kozlovi (от Якутии до Японии), Peleteria pseudoershovi (от Красноярска до Магадана), Fausta inusta (от Красноярска до Японии), Bithia sibirica (Якутия и Забайкальский край), Gnadochaeta pruinosa (от Алтая до Монголии), Milada asiatica (от Алтая до Монголии) и Eriothrix furvus (Восточная Сибирь).

Анализ ареалов по долготной составляющей показывает преобладание протяженных ареалов (134 вида), у 8 видов (11.92 %) ареалы циркумполярные. Доля видов с азиатскими и азиатско-американскими ареалами невелика, их всего 15 (22.35 %). Анализ по широтной составляющей ареалов показывает абсолютное доминирование полизональной группы (114 видов), температная составляющая достигает только 23.54 % — 35 видов.

Фауна тахин Якутии сходна по видовому составу с фаунами Иркутской области, Забайкальского края и Монголии, но заметно обеднена. Так, в Читинской области известно 256 видов тахин (Рихтер, 1980), а в Монголии — 308 (Рихтер, 1976а, 1976б, 1977), вдвое больше, чем в Якутии (табл. 2). В этих регионах представлены такие отсутствующие в Якутии ландшафты, как настоящие степи, полупустыни и пустыни с богатой фауной тахин.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории экологических исследований холодных регионов ИБПК СО РАН Н. Н. Винокурову, А. В. Винокуровой, Т. Г. Евдокаровой, Е. Л. Каймук и С. Н. Ноговицыной за участие в сборах двукрылых насекомых, а также А. А. Бурнашевой и А. А. Егоровой за фотографии ландшафтов.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено по программе государственных заданий № 122031100272-3 (Э. П. Нарчук) и № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР №121020500194-9 (А. К. Багача нова).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винокуров Н. Н. 2018. О маршруте зоологического подотряда Комиссии по изучению производительных сил Якутской АССР 1925 г. под руководством Л. В. Бианки. Энтомологическое обозрение **97** (1): 60–71.
- Зимин Л. С., Зиновьева К. Б., Штакельберг А. А. 1970. Сем. Tachinidae (Larvaevoridae) тахины. В кн.: А. А. Штакельберг, Э. П. Нарчук (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 5, ч. 2. Двукрылые, блохи. Л.: Наука, с. 678–798.
- Караваев М. Н., Скрябин С. 3. 1971. Растительный мир Якутии. Якутск: Якутское книжное издательство, 128 с.
- Коломиец Н. Г., Артамонов С. В. 1984. Двукрылые насекомые энтомофаги лесных шелкопрядов. Новосибирск: Наука, 150 с.
- Коржуев С. С., Космачев К. П. 1965. Введение. В кн.: С. С. Коржуев (ред.). Якутия. М.: Наука, с. 7-26.
- Лавренко Е. М. 1956. Луговые степи, остепненные луга лесных областей (Центральная Якутия, Приморье). В кн.: Е. М. Лавренко, В. Б. Сочава (ред.). Растительный покров СССР, ч. 2. М.; Л.: Издательство Академии наук СССР, с. 608–610.
- Рихтер В. А. 1973. Новый род и два новых вида тахин (Diptera, Tachinidae) из Южной Сибири и Монголии. Энтомологическое обозрение **52** (4): 948–955.
- Рихтер В. А. 1975. К фауне тахин (Diptera, Tachinidae) Монгольской Народной Республики и южной Сибири. В кн.: И. М. Кержнер (ред.). Насекомые Монголии. Вып. 3. Л.: Наука, с. 628–654.
- Рихтер В. А. 1976a. Зоогеографические особенности фауны тахин (Diptera, Tachinidae) Монголии. Энтомологическое обозрение **55** (2): 319–331.
- Рихтер В. А. 1976б. Тахины (Diptera, Tachinidae) Монгольской Народной Республики. В кн.: И. М. Кержнер (ред.). Насекомые Монголии. Вып. 4. Л.: Наука, с. 529–595.
- Рихтер В. А. 1977. Новые данные по фауне тахин (Diptera, Tachinidae) Монголии и южной Сибири. В кн.: И. М. Кержнер (ред.). Насекомые Монголии. Вып. 5. Л.: Наука, с. 731–736.
- Рихтер В. А. 1979. Новый вид тахин рода *Rondania* Rob.-Desv. (Diptera, Tachinidae) из Монголии. В кн.: И. М. Кержнер (ред.). Насекомые Монголии. Вып. 6. Л.: Наука, с. 498–501.
- Рихтер В. А. 1980. Тахины (Diptera, Tachinidae) Читинской области. В кн.: И. М. Кержнер (ред.). Насекомые Монголии. Вып. 7. Л.: Наука, с. 518–552.
- Рихтер В. А. 1993. Новые и малоизвестные тахины (Diptera, Tachinidae) Забайкалья и Дальнего Востока. Энтомологическое обозрение **72** (2): 422–440.
- Рихтер В. А. 2010. К фауне тахин (Diptera, Tachinidae) Якутии. Энтомологическое обозрение **89** (4): 780–804. Юрцев Б. А. 1962. Проблемы ботанической географии Северо-Востока Азии. Л.: Наука, 217 с.
- Юрцев Б. А. 1986. Мегаберингия и криоксеротические этапы истории ее растительного покрова. Комаровские чтения. Вып. 33. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 3–53.
- Herting B., Dely-Draskovits Á. 1993. Family Tachinidae. In: Á. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera, vol. 13. Anthomyiidae–Tachinidae. Budapest: Hungarian Natural History Museum, p. 118–458.
- Richter V. A. 2008. On the tachinid fauna of Tuva (Diptera, Tachinidae). International Journal of Dipterological Research 19 (2): 75–78.
- Richter V. A., Wood D. M. 1995. Tachinidae (Diptera) from Yakutia, with description of two new species. Acta Zoologica Fennica 199: 37–48.
- Wood D. M., Richter V. A. 2001. The tachinid species *Masistylum arcuatum* Mik new to the fauna of Yakutia (Diptera: Tachinidae). Zoosystematica Rossica 10 (1): 180.

### PARASITOID TACHINID FLIES (DIPTERA, TACHINIDAE) OF YAKUTIA: NEW RECORDS, LANDSCAPE DISTRIBUTION AND AREALOGICAL ANALYSIS

E. P. Nartshuk, A. K. Bagachanova

Key words: tachinid flies, Diptera, East Siberia, Yakutia, landscape distribution pattern, arealogical analysis.

#### SUMMARY

New records of 29 species from 24 genera of 4 subfamilies of Tachinidae in Yakutia are presented. Three species: *Exorista (Ttrycolyga) civilis* (Rondani, 1859), *E. (Podotachina) grandis* (Zetterstedt, 1844) and *Phryxe vulgaris* (Fallén, 1810) are new to the Yakut fauna, for the rest species new localities are given. 149 species are known in Yakutia with the three newly added ones. The distribution of the species over the main landscapes and natural-climatic regions of Yakutia is described with an emphasis on the relict steppe associations. An arealogical analysis and a comparison with the tachinid faunas of Zabaikalskii Territory of Russia and Mongolia are carried out.

УДК 595.768.12 (470 + 479.2)

# ОБЗОР СКРЫТОГЛАВОВ ПОДРОДА *BURLINIUS* LOPATIN, 1965 ИЗ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ И ЗАКАВКАЗЬЯ С ЦЕЛИКОМ ИЛИ ЧАСТИЧНО ЖЕЛТЫМИ НАДКРЫЛЬЯМИ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE: CRYPTOCEPHALINAE)

#### © 2022 г. П. В. Романцов, 1\* А. Г. Мосейко<sup>2, 3\*\*</sup>

<sup>1</sup> Русское энтомологическое общество ул. Краснопутиловская, 105, кв. 9, С.-Петербург, 196240 Россия \*e-mail: pawelr@mail.ru

<sup>2</sup> Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

<sup>3</sup> Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург, Пушкин, 196608 Россия

\*\* e-mail: chrysolesha@mail.ru

Поступила в редакцию 15.07.2022 г. После доработки 21.07.2022 г. Принята к публикации 26.07.2022 г.

Описан новый вид жуков-листоедов подсем. Cryptocephalinae, Cryptocephalus tauricus sp. n. из Крыма. Обсуждаются синонимия, изменчивость и распространение и приведена новая определительная таблица 13 видов подрода Burlinius с целиком или частично желтыми надкрыльями фауны европейской части России, Кавказа и Закавказья. Найдены новые диагностические признаки ряда видов. Cryptocephalus macellus Suffrian, 1860 впервые указывается для Абхазии и Армении; C. macilentus Lopatin, 2001 – для Армении, а C. araxicola Iablokoff-Khnzorian, 1968 – для Туркмении. Установлена новая синонимия: Cryptocephalus araxicola Iablokoff-Khnzorian, 1968 = C. xanthus Iablokoff-Khnzorian, 1968, syn. n., = C. rastegari Rapilly, 1980, syn. n. Описана новая цветовая форма Cryptocephalus chrysopus (Gmelin, 1788). Для всех рассмотренных таксонов приводятся изображения жуков и гениталий.

Ключевые слова: Coleoptera, Chrysomelidae, Cryptocephalinae, Cryptocephalus, Burlinius, определительная таблица, новый вид.

#### DOI: 10.31857/S0367144522030091, EDN: HOHFQT

Всесветно распространенный род *Cryptocephalus* Müller, 1764 — самый обширный в подсем. Cryptocephalinae, в нем уже известно свыше 1500 видов. Почти все виды подрода *Burlinius* Lopatin, 1965 распространены в Палеарктике, где их насчитывается около 130. Подрод относится к числу наиболее сложных в таксономическом отношении, виды его очень сходны, и большинство их достоверно различается только по строению эдеагуса. Из наиболее значительных работ, посвященных систематике этого подрода, отметим труд Бурлини (Burlini, 1956), первым ревизовавшего европейских *Cryptocephalus*; работы Вархаловского, который ревизовал западноевропейских пред-

ставителей подрода (Warchałowski, 1999), а затем опубликовал определители сначала западнопалеарктических (Warchałowski, 2003), а вслед за этим и всех палеарктических листоедов (Warchałowski, 2010). Из отечественных энтомологов больше всех для развития систематики подсем. Cryptocephalinae сделал И. К. Лопатин. Самая важная из его работ — неопубликованная монография по скрытоглавам России и сопредельных территорий, выложенная с разрешения автора А. Л. Лобановым на сайте «Жуки и колеоптерологи» (Лопатин, 2006). Следует упомянуть также определители листоедов европейской части России А. О. Беньковского (Беньковский, 1999; Bieńkowski, 2004).

В перечисленных работах по большей части используется одна и та же схема построения определительных таблиц для видов подрода *Burlinius*, основанная на окраске верхней стороны тела, которая изменчива у видов подсем. Стуртосерhalinae, в особенности в роде *Cryptocephalus*. Определение по таким таблицам зачастую приводило к ошибкам. Пунктировка переднеспинки, еще один важный признак для различения видов, также может быть изменчива. Для представителей подрода характерны всего три основных типа строения эдеагуса (двулопастный или трехлопастный с широкой или узкой средней лопастью), при этом форма и степень изогнутости боковых лопастей эдеагуса в пределах вида могут значительно варьировать. В определительных таблицах обычно не используются некоторые морфологические признаки, принятые для других родов подсем. Стуртосерhalinae, из-за чего часто бывает трудно различить похожие виды, особенно если определяемые экземпляры имеют нетипичную окраску. Из-за обилия в коллекциях ошибочных определений под вопросом оказываются все опубликованные данные о распространении видов подрода.

Мы постарались найти новые морфологические признаки для различения видов и использовали для этого пропорции тела, ширину самой узкой части лба между глазами и окраску эпимер среднегруди, которая применяется для различения видов в таких родах как *Acolastus* Gerstaecker, 1855 и *Pachybrachis* Chevrolat, 1837. Мы уточнили также таксономию закавказских видов подрода, на ошибки в которой давно обращали внимание специалисты, и уточнили распространение ряда видов. В результате проделанной работы построена новая определительная таблица для представителей подрода, встречающихся в России к западу от Урала, на Кавказе и в Закавказье. В связи с большим объемом материала этикетки приводятся только для типового материала и для редких видов, известных по небольшому числу экземпляров, для массовых видов указываются только регионы распространения.

В работе приняты следующие сокращения для обозначения изученных коллекций.

АВ – коллекция А. О. Беньковского, Москва.

ІКН – коллекция С. М. Яблокова-Хизоряна, Ереван.

PR – коллекция П. В. Романцова, С.-Петербург.

SM – коллекция С. А. Мосякина, Симферополь.

ZIN – Зоологический институт РАН, С.-Петербург.

Фотографии габитуса жуков 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 mm f/1.7 для более крупных или Olympus Zuiko Digital 35mm f/3.5 Macro для более мелких видов. Гениталии были сфотографированы

цифровой камерой Canon EOS 80D при сочетании Canon Extender EF  $1.4~\rm X$  II, объектива Canon EF 70– $200~\rm mm$  f / 4.0L IS USM и инвертированного объектива Canon EF-S  $24\rm mm$  f/ $2.8~\rm STM$ . Все фотографии выполнены послойным методом; изображения в разных фокальных плоскостях были объединены с использованием программного обеспечения Zerene Stacker Professional 1.04

#### Cryptocephalus araxicola Iablokoff-Khnzorian, 1968 (рис. 1, *1–4*; 7, *1–9*).

Cryptocephalus araxicola Iablokoff-Khnzorian, 1968: 262.

Cryptocephalus xanthus Iablokoff-Khnzorian, 1968: 264, syn. n.

Cryptocephalus rastegari Rapilly, 1980: 83, syn. n.

Типовой материал. Голотип, ♂: **Армения**, «Микоян [Ехегнадзор], Гонзаг — 1400, АССР 20-7-50», «*Cryptocephalus xanthus* sp. n.» (ІКН). Паратип *Cryptocephalus rastegari*, ♂: «**Iran**, Polur (Vallée du Horaz), 19.06.79, 2450 m», «*Rumex*», «*Cryptocephalus rastegari* R, M. Rapilly det. 1979», «PARATYPE» (ZIN).

Таксономические замечания. Этот вид был описан в одной статье вместе с C. xanthus. Из описания следует, что у C. araxicola развит темный рисунок на желтых переднеспинке и надкрыльях, а верхняя сторона тела C. xanthus полностью желтая. В описаниях приведены рисунки эдеагуса обоих видов (рис. 7, 6, 7), на которых видно, что эдеагус С. araxicola (рис. 7, 6, 7) двулопастный, средней лопасти нет, а боковые лопасти короткие, широкие и разделены треугольной вырезкой. Хотя для представителей подрода Burlinius в целом более характерен трехлопастный эдеагус, у некоторых видов этого подрода он двулопастный. Если габитус и строение эдеагуса C. araxicola не вызывали сомнений в принадлежности его к подроду Burlinius, то рисунок эдеагуса C. xanthus (рис. 7, 8, 9) совершенно не соответствует строению эдеагуса в этом подроде. Эти рисунки впоследствии приводились другими авторами в определителях палеарктических Cryptocephalinae и вызвали путаницу в понимании этих двух видов. Путаницу усугубило еще и то, что, судя по всему, И. К. Лопатин перепутал *C. xanthus* и С. araxicola и поместил С. araxicola в номинативный подрод (Лопатин, 2006), а C. xanthus – в подрод Burlinius. В коллекции И. К. Лопатина к C. araxicola отнесены экземпляры с черным рисунком верхней стороны тела, а к C. xanthus - одноцветно желтые экземпляры. При этом у всех отпрепарированных самцов, отнесенных им к тому или другому виду, строение эдеагуса сходно.



**Рис. 1.** *Cryptocephalus (Burlinius) araxicola* Iablokoff-Khnzorian (*1*–*3*) и *С. (В.) rastegari* Rapilly (*4*), самец, общий вид жука сверху.

I – светлая форма (Иран); 2 – форма с развитым темным рисунком верха (Армения); 3 – форма с частично редуцированным темным рисунком (Армения); 4 – паратип (Иран).

В 2009 г. во время экспедиции в Армению П. В. Романцов получил возможность сделать фотографию голотипа C. xanthus (рис. 2, 1). На ней видно, что жук имеет облик типичного представителя подрода Burlinius. Эдеагус C. araxicola обычно покрыт мембраной, скрывающей двулопастное строение вершины. Эта мембрана становится прозрачной при помещении эдеагуса в жидкость. На фотографии эдеагуса С. araxicola, помещенного в воду (рис. 7, 3), можно рассмотреть склеротизацию внутреннего мешка, похожую на изображенную на рис. 7, 8 для C. xanthus в статье С. М. Яблокова-Хнзоряна (1968). По нашей просьбе сотрудники Института зоологии Национальной АН Армении сделали фотографию помещенного в воду эдеагуса голотипа C. xanthus. На фотографии (рис. 7, 4, 5) видно, что вершина эдеагуса двулопастная, как у C. araxicola. Мы считаем C. araxicola и C. xanthus цветовыми формами одного вида, у которого окраска верхней стороны тела сильно варьирует (см. определительную таблицу). Различия между С. araxicola и С. xanthus в строении эдеагуса на рисунках, приведенных в описаниях, вероятно, объясняются тем, что рисунок для одного вида делался с сухого эдеагуса, а для другого - с эдеагуса, помещенного в жидкость. В соответствии с этим мы устанавливаем новую синонимию: Cryptocephalus araxicola Iablokoff-Khnzorian, 1968 = C. xanthus Iablokoff-Khnzorian, 1968, syn. n.

И. К. Лопатин (Лопатин, 2001) синонимизировал *Cryptocephalus rastegari* Rapilly, 1980, описанный М. Рапийи из Ирана, с *C. хапthus*. Позже М. Шёллер (Schöller, 2010) указал, что *C. хапthus*, по его мнению, не относится к подроду *Burlinius*, поэтому предложенная И. К. Лопатиным синонимия не может быть верной. Мы изучили обширный материал по *C. araxicola*, голотип *C. хапthus* и паратип *C. rastegari* (рис. 1, 4). Все изученные экземпляры сходны внешне и по строению эдеагуса, что позволяет отнести их к одному виду. На этом основании мы устанавливаем следующую синонимию: *Cryptocephalus araxicola* Iablokoff-Khnzorian, 1968 = *C. rastegari* Rapilly, 1980, syn. n.

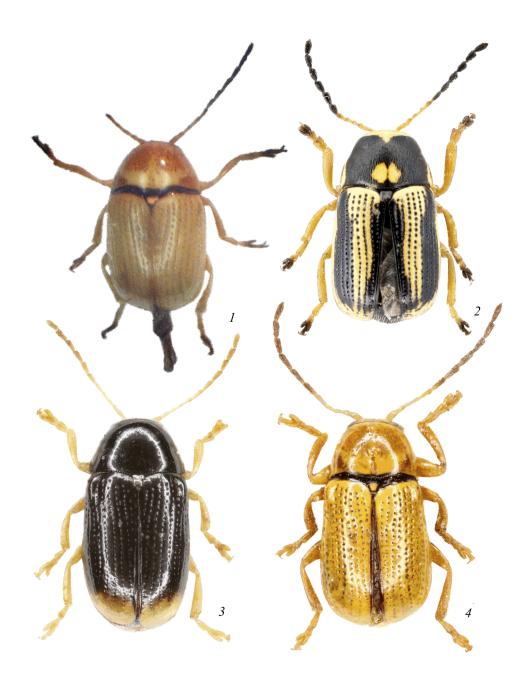
Примечание. В каталоге палеарктических жуков (Lopatin et al., 2010) и в определителе палеарктических жуков (Warchałowski, 2010) *С. araxicola* отнесен к подроду *Burlinius* и приводится только для Армении. *Сгуртосерhalus xanthus* в этих работах помещен в номинативный подрод, причем в каталоге палеарктических жуков он указан для Армении и Ирана, а в работе А. Вархаловского — только для Армении. И. К. Лопатин (Лопатин, 2006) указывает *С. araxicola* также для фауны Азербайджана и Ирана. Мы не располагаем информацией, на основании которой И. К. Лопатин указал *С. araxicola* для Ирана. Единственный экземпляр этого вида из Ирана в его коллекции был под вопросом неверно определен как *С. pusillus*. Для фауны Туркмении этот вид приводится нами впервые.

Распространение. Армения, Азербайджан (Нахичевань), Иран, Туркмения.

#### Cryptocephalus bilineatus (Linnaeus, 1767) (рис. 2, 2; 8, 1–3).

Материал (только регионы). Ленинградская и Вологодская области, Республика Коми, Псковская, Новгородская, Ярославская, Кировская, Смоленская, Московская, Нижегородская, Рязанская, Липецкая и Тамбовская области, Башкирия, Брянская обл., Мордовия, Самарская, Воронежская, Саратовская, Оренбургская и Волгоградская области, Крым, Краснодарский край, Кабардино-Балкария.

Таксономические замечания. Этот вид легко отличается от других представителей подрода строением переднеспинки, поверхность которой покрыта длин-



**Рис. 2.** Cryptocephalus (Burlinius) xanthus Iablokoff-Khnzorian (1), C. (B.) bilineatus (Linnaeus) (2) и С. (B.) chrysopus (Gmelin) (3, 4), самец, общий вид жука сверху.

I – голотип (Армения); 2 – Ленинградская обл.; 3 – темная форма (Оренбургская обл.); 4 – светлая форма (Марий Эл).

ными продольными штрихами, иногда редуцированными у восточноазиатских популяций, и окраской верхней стороны тела (см. определительную таблицу).

Распространенный от Португалии до Японии. В рассматриваемом нами регионе встречается на севере от Карелии и юга Коми далее на всей территории европейской части России, на Кавказе и в Закавказье.

#### Cryptocephalus chrysopus (Gmelin, 1788) (рис. 2, 3, 4; 3, 1; 8, 4–6).

Материал (светлая и переходная формы). **Россия.** ? *Московская обл.* «Игнатьевский лес, 3.VI.907», 1  $\circlearrowleft$  (ZIN). *Мордовия*. Ковылкинский р-н, луг, 15.VII.2003, 1  $\circlearrowleft$  (AB). *Курганская обл.* Целинный р-н, 1–10 км 3 с. Усть-Уйское, 27.VI.1998 (Р. В. Филимонов), 2  $\circlearrowleft$ , 2  $\circlearrowleft$  (РR); там же, 13.VI.2000, 2  $\circlearrowleft$  (РR). *Курская обл.* Центрально-Черноземный заповедник, Казацкая степь [Казацкий участок], 23.V.1962, 1  $\circlearrowleft$  (ZIN). *Тамбовская обл.* Г. Козлов [Мичуринск], «8324-1», 1  $\circlearrowleft$  (ZIN). *Саратовская обл.* Татищевский р-н: между деревнями Гартовка и Шлыковка, луга, 27.VI.1999 (А. О. Беньковский), 1  $\circlearrowleft$  (АВ); окр. с. Мизино-Лапшиновка, отряхивание терна вечером, 25.VI.1999 (А. О. Беньковский), 1  $\circlearrowleft$  (АВ). *Оренбургская обл.* Р. Донгуз, 22.V.2006 (Р. В. Филимонов), 1  $\circlearrowleft$  (РR); там же, 27.V.2006, 2  $\circlearrowleft$ , 2  $\hookrightarrow$  (РR); Кувандыкский р-н, Шайтантау, 11.VI.2009 (Р. В. Филимонов), 1  $\hookrightarrow$  (РR); там же, 23–28.V.2011, 1  $\circlearrowleft$ , 4  $\hookrightarrow$  (РR).

Другой материал (только регионы). Волгоградская обл., Крым, Краснодарский край.

Таксономические замечания. Cryptocephalus chrysopus относится к группе видов с удлиненным телом (более чем в 2 раза длиннее ширины), не пунктированной переднеспинкой, искривленными передними голенями и трехлопастным эдеагусом с длинной, не сжатой с боков средней лопастью. У типичной формы (рис. 2, 3) верхняя стороны тела черная, надкрылья с ржаво-коричневыми эпиплеврами и крупными желто-рыжими пятнами на вершинах, занимающими весь вершинный скат. Во всех известных определительных таблицах виды этого подрода обычно разделяют по окраске тела на две большие группы: с желтой окраской и виды целиком черные или черные с желтым рисунком. Cryptocephalus chrysopus всегда включался во вторую группу, однако мы обнаружили, что у этого вида окраска верхней стороны тела может быть полностью желтой (рис. 2, 4), за исключением узко зачерненных основания переднеспинки и надкрылий. В большинстве изученных нами коллекций такие экземпляры были определены как C. populi, хотя они имеют слабо искривленные, не расширенные на вершине у обоих полов передние голени и коготки без зубца. У С. populi зубец на коготках хорошо развит и передние голени у самцов сильно искривлены и расширены перед вершиной внутрь в виде тупого зубца. Большинством диагностических признаков (за исключением окраски верхней стороны тела) эти неверно определенные как C. populi жуки скорее походили на C. chrysopus. Сравнительный анализ С. chrysopus и С. populi показал, что помимо вышеперечисленных признаков эти два вида различаются шириной лба: он широкий у первого вида и узкий у второго. Изменчивость окраски верхней стороны тела вообще характерна для рода Cryptocephalus, особенно для видов с неоднотонной окраской. Желтый рисунок на черных надкрыльях или черный рисунок на желтых надкрыльях может почти полностью исчезать или, наоборот, расширяться, иногда занимая большую часть поверхности надкрылий. Мы полагаем, что *C. chrysopus* относится к таким изменчивым по окраске видам, так как строение тела и большинство диагностических признаков, включая форму эдеагуса, у типичной формы и у полностью желтых экземпляров идентичны. Мы обнаружили несколько переходных форм между этими двумя типами окраски. У темной формы окраска эпиплевр может быть от почти полностью черной до светло-



**Рис. 3.** Cryptocephalus (Burlinius) chrysopus (Gmelin) (1), C. (B.) connexus Olivier (2, 3) и С. (B.) elegantulus Gravenhorst (4), общий вид жука сверху.

I — самка, светлая форма с затемненным основанием переднеспинки (Оренбургская обл.); 2,3 — самец, светлая и темная формы (Армения); 4 — самец (Челябинская обл.).

коричневой, иногда осветление распространяется и на боковой кант надкрылий. У одного самца из Аскании-Нова переднеспинка черная с желтыми узким передним и широкой областью вдоль шва от щитка до середины надкрылий, эпиплеврами и вершиной надкрылий. У светлых экземпляров надкрылья могут быть коричневыми, но с более светлой областью на вершинах, которая примерно соответствует желтому пятну у типичной формы. У одной самки из Оренбургской обл. (рис. 3, 1), собранной вместе с серией одноцветно-желтых особей, и у самки из Саратовской обл. видно развитие черного рисунка: узкая черная кайма в основании переднеспинки (обычно очень узкая) у этих экземпляров заметно расширена, а по бокам к ней примыкают два черных пятна неправильной формы. Кроме того, у этих жуков шов надкрылий контрастно черный, тогда как у полностью желтых экземпляров шов одного цвета с остальной частью надкрылий или слегка буроватый.

Подробнее различия между C. chrysopus и C. populi указаны в определительной таблице (см. также примечание к C. populi).

Распространение. Средняя и южная части европейской России, Крым, Кавказ, Закавказье. Европа от Испании до Польши и Болгарии, Белоруссия, Украина, Молдавия, юг Сибири (Саяны), Центральный и Восточный Казахстан, Узбекистан, Таджикистан.

#### Cryptocephalus connexus Olivier, 1808 (рис. 3, 2, 3; 8, 7–9).

Материал (только регионы). **Россия.** Белгородская, Воронежская, Саратовская, Волгоградская и Астраханская области, Крым, Краснодарский и Ставропольский края. **Грузия. Армения:** Сюникская и Котайкская области. **Азербайджан.** 

Таксономические замечания. Относится к группе видов с выпуклым и сравнительно коротким телом (менее чем в 2 раза длиннее ширины) и короткой и широкой средней лопастью эдеагуса. *Cryptocephalus connexus* близок к *C. pygmaeus* Fabricius, 1792 и *C. fulvus* Goeze, 1777 и традиционно отличался от второго вида, сходного по строению эдеагуса и отсутствию пунктировки на переднеспинке, только наличием черного рисунка на переднеспинке и надкрыльях. Однако для *C. connexus* характерна изменчивость окраски тела, и особи с редуцированным черным рисунком (рис. 3, 2) очень похожи на *C. fulvus* (рис. 4, 1). Нами установлено, что эти два вида хорошо отличаются шириной лба, которая у *C. fulvus* в 1.73–2.35, а у *C. connexus* лишь в 1.37–1.50 раза больше поперечного диаметра глаза.

От *С. рудтаеиs*, имеющего четко пунктированную переднеспинку и сходную окраску верхней стороны тела, *С. соппехиs* принято отличать по гладкой, не пунктированной переднеспинке, но у некоторых особей *С. соппехиs* на ней есть разбросанные мелкие и нечеткие точки, и они легко могут быть спутаны с *С. рудтаеиs*. Мы выяснили, что эти виды различаются также по ширине лба и форме средней лопасти эдеагуса. У С. *соппехиs* лоб узкий, средняя лопасть эдеагуса широкая (значительно шире боковых) и широко округлена на вершине. У *С. рудтаеиs* лоб широкий (ширина примерно в 2 раза больше поперечного диаметра глаза), а средняя лопасть эдеагуса треугольно сужается к вершине, где она становится сопоставимой по ширине с боковыми лопастями.

Распространение. Лесостепная и степная зоны европейской части России, Кавказ, Закавказье. Центральная и Южная Европа, Казахстан, Турция, Ближний Восток.

#### Cryptocephalus elegantulus Gravenhorst, 1807 (рис. 3, 4; 9, 1–3).

Материал (только регионы). **Россия.** Курская и Тамбовская области, Башкирия, Белгородская, Самарская, Оренбургская и Волгоградская области, Крым, Краснодарский край, Карачаево-Черкесия, Ставропольский край, Дагестан. **Грузия. Азербайджан.** 

Этот вид легко отличается от других представителей подрода строением переднеспинки, поверхность которой покрыта густыми четкими точками, и окраской верхней стороны тела (рис. 3, 4) (см. определительную таблицу).

Распространенный палеарктический вид. В рассматриваемом в статье регионе встречается в центральных и южных частях Европейской России, в Крыму, на Кавказе и в Закавказье. За пределами региона — от Франции на западе до Приморья и Северной Кореи на востоке (указание в Палеарктическом каталоге для Испании нуждается в подтверждении).

#### Cryptocephalus fulvus (Goeze, 1777) (рис. 4, 1, 3; 9, 4–6).

Материал (только регионы). **Россия.** Ленинградская, Новгородская, Смоленская, Рязанская, Тамбовская и Ульяновская области, Башкирия, Пензенская, Курская, Белгородская, Воронежская и Волгоградская области. **Грузия. Армения. Азербайджан.** 

Таксономические замечания. *Cryptocephalus fulvus* относится к группе видов с желтой окраской без четко выраженного темного рисунка на верхней стороне тела и стрехлопастным эдеагусом с широкой средней лопастью. Более всего он сходен с *C. planifrons* Weise, 1882 и отличается от него более крупным, выпуклым и коренастым телом, наличием темноватого плечевого пятна, гладкими эпиплеврами надкрылий и деталями строения эдеагуса (см. определительную таблицу). Жуков этого вида можно также принять за светлые экземпляры *C. connexus* (рис. 3, 2), от которого *C. fulvus* легко отличить по ширине лба (см. определительную таблицу и примечание к *C. connexus*).

Распространение. Европейская часть России (кроме крайнего севера; в степной зоне редок, в Крыму отсутствует), Закавказье, Европа, кроме крайнего севера, Турция, Казахстан, Ближний Восток. На Дальнем Востоке России, в Северном Китае и на полуострове Корея представлен темноокрашенным подвидом *C. fulvus fuscolineatus* Chûjô, 1940.

 $\Pi$  р и м е ч а н и е. Распространение этого вида приведено частично по литературным источникам и нуждается в уточнении, так как некоторые указания могли быть основаны на ошибочных определениях. Так, например, все изученные нами экземпляры из Крыма, определенные ранее как C. fulvus, относятся к C. planifrons, C. chrysopus или C. tauricus.

#### **Cryptocephalus macellus** Suffrian, 1860 (рис. 4, 2, 3; 9, 7–9).

Материал. **Абхазия.** Колхида, Цумур, Гумистинский заповедник, VI.1977 (В. А. Кривохатский), 1 ♂ (ZIN). **Грузия.** «Manglis» [Манглиси], 1880, колл. Г. Сиверса, 1 ♂ (ZIN). **Армения.** *Сюникская обл.*, Шванидзор, 25.VII.2002 (М. Ю. Калашян), 3 ♂, 1 ♀ (PR).

Очень изменчивый по окраске верхней стороны тела вид. Верхняя сторона тела у типичной формы соломенно-желтая (рис. 4, 2) или коричневая. У форм с развитым темным рисунком надкрылья с буроватым пятном на плечевом бугорке и отходящей от него нечеткой светло-коричневой продольной полоской, доходящей до вершинного



**Рис. 4.** *Cryptocephalus (Burlinius) fulvus* (Goeze) (1), *C.* (*B.*) *macellus* Suffrian (2, 3) и *C.* (*B.*) *macilentus* Lopatin (4), самец, общий вид жука сверху.

I – Ленинградская обл.; 2 – типичная, светлая форма (Армения); 3 – темная форма (Армения); 4 – голотип (Иран).

ската. Иногда эта полоса может сильно расширяться и занимать большую часть поверхности надкрылья (рис. 4, 3).

Примечание. И. К. Лопатин (2006) синонимизировал с номинативным подвидом *С. macellus iranicus* L. Medvedev, 1975, но поскольку его работа осталась неопубликованной, валидизирована эта синонимия только в Палеарктическом каталоге (Lopatin et al., 2010). Этот подвид был описан из Ирана только на основании развитого темного рисунка на надкрыльях. И. К. Лопатин аргументировал синонимию тем, что особи с темным рисунком известны также из Азербайджана и Франции, поэтому нет оснований придавать этой цветовой форме ранг подвида. В изученном нами материале из Армении есть экземпляры от желтых до почти полностью темных, что подтверждает вывод И. К. Лопатина. Эпимеры среднегруди у изученных нами экземпляров желтые или бурые.

Распростране в Ирасматриваемом в статье регионе встречается в Краснодарском крае в окрестностях г. Сочи (Беньковский, Орлова-Беньковская, 2017; экземпляр изучен нами) и в странах Закавказья: Абхазии, Грузии, Армении (новые указания) и Азербайджане. Средиземноморский вид, северная граница ареала которого доходит до Германии и Польши (Лопатин, 2006); он известен также из Малой Азии и Ирана.

#### Cryptocephalus macilentus Lopatin, 2001 (рис. 4, 4; 5, 1; 10, 1–3).

Типовой материал. **Иран.** Граница между провинциями *Кохгилуйе и Бойерахмед* и *Исфахан*. Окр. г. Сисехт, охраняемая территория Дена [Sisakht Dena], 2500–3000 м, «Loc. no. 24, Exp. Nat. Mus. Praha», 13–14.VI.1973, 3 (голотип) (ZIN); горы Загрос, «Marg-e Malek», 3200 м, «Loc. no. 39, Exp. Nat. Mus. Praha», 1.VII.1970, 2 3 (паратипы) (ZIN).

Материал. **Армения.** *Сюникская обл.* Бывший Мегринский р-н, с. Нювади, 1.VI.1988 (М. Ю. Калашян), 2  $\circlearrowleft$ , 3  $\circlearrowleft$  (PR, ZIN); г. Мегри, с. Шванидзор, 27.VI.2003 (М. Ю. Калашян), 1  $\circlearrowleft$  (PR). *Араратская обл.* Хосровский заповедник: 25.VI.2004 (М. Ю. Калашян), 1  $\circlearrowleft$  (PR); центральная часть заповедника, 18.VI.2004 (М. Ю. Калашян), 1  $\circlearrowleft$  (PR); 7 км ЮЗ с. Суренаван, 1300 м, 39°48′36″ N, 44°50′8.2″ E, 4.VII.2011 (П. В. Романцов), 1  $\circlearrowleft$  (PR).

*Cryptocephalus macilentus* Lopatin, 2001 относится к группе видов, имеющих трехлопастный эдеагус с узкой, сжатой с боков средней лопастью, вершина которой при
осмотре сбоку явственно топоровидная (рис. 10, I–3). Этот вид более всего похож на C. pusillus, от которого отличается меньшими размерами и одноцветно-желтыми надкрыльями (см. определительную таблицу).

Распространение. Армения (первое указание), Иран.

#### Cryptocephalus planifrons Weise, 1882 (рис. 5, 2; 10, 4–6).

Типовой материал. Синтип, ♂: **Австрия**, Каринтия [Kärnthen] (ZIN); синтип, ♀: **Венгрия**, «Hung. m. Merkl» (ZIN).

Материал (только регионы). **Россия.** Пермский край, Липецкая, Тамбовская, Пензенская, Белгородская и Воронежская области, Татарстан, Волгоградская, Саратовская, Оренбургская, Астраханская и Ростовская области, Крым, Адыгея, Ставропольский край. **Армения:** Армавирская обл.

Таксономические замечания. *Cryptocephalus planifrons* был описан (Weise, 1882) как вид, очень близкий к *C. fulvus*, от которого он отличается (как следует из описания) более удлиненным телом, светлой окраской и пунктированными эпиплеврами надкрылий. Во всех известных определительных таблицах в качестве

единственного признака, отличающего этот вид от других представителей подрода Burlinius с желтой окраской, приводится наличие пунктировки на эпиплеврах, а изображение эдеагуса отсутствует. Изучение материала по этому виду (включая типовой) показало, что эпиплевры надкрылий пунктированы не у всех особей. В сериях экземпляров из одного сбора (т. е. собранных в одном месте и в одно время) у одних на эпиплеврах имеются четкие точки, образующие короткий ряд; у других сохраняются только 1 или 2 точки, а у остальных эпиплевры полностью гладкие. Нам не удалось найти какой-либо единственный признак, по которому эти виды однозначно различались бы. Мы полагаем, что Cryptocephalus fulvus и C. planifrons – очень близкие виды, надежно различающиеся только по комплексу признаков. Cryptocephalus planifrons меньше (длина тела 2.2–2.6 мм, но обычно 2.2–2.3 мм), а его тело более стройное (в 1.91–2.0 раза длиннее ширины) и менее выпуклое. Боковые лопасти эдеагуса почти прямые, их вершины более или менее равномерно округлены. Лоб над усиковыми впадинами обычно с поперечной полосой или округлым пятном из густых четких точек посередине. Эпиплевры надкрылий часто с коротким рядом точек. Надкрылья желтые, без плечевого пятна. Эпимеры среднегруди черные. Cryptocephalus fulvus крупнее (длина тела 2.2-2.8 мм, обычно 2.4-2.6 мм), его тело более выпуклое и коренастое (в 1.67–1.95 раза длиннее ширины, обычно примерно в 1.85 раза). Боковые лопасти эдеагуса на вершине явственно загнуты назад, их наружные вершинные углы оттянуты назад и вбок, выглядят заостренными. Точки на лбу разбросаны беспорядочно. Эпиплевры надкрылий гладкие, без точек. Надкрылья желтые, с коричневым пятном на плечевом бугорке (у светлоокрашенных экземпляров из рассматриваемого региона оно сохраняется в виде бурого мазка). Эпимеры среднегруди могут быть как желтыми, так и черными.

Распространения на Украине и в России, Крым. Украина, Закавказье, Иран. Северная граница распространения на Украине и в России проходит, по-видимому, по границе лесной и лесостепной зон.

#### Cryptocephalus populi Suffrian, 1848 (рис. 5, 3; 10, 7–9).

Материал. **Россия.** *Курганская обл.* Окр. г. Курган, 24.VII.1998 (Р. В. Филимонов),  $2 \circlearrowleft 1 \supsetneq$  (РR). *Астраханская обл.* Астрахань (В. Яковлев),  $1 \circlearrowleft 5$ , 5 экз. (ZIN). *Ростовская обл.* Ремонтненский р-н, гора Лысая, 27.VI.2003 (Э. А. Хачиков),  $1 \supsetneq (ZIN)$ . *Чеченская Республика*, Калиновка [Калиновская], 16.VI.1882,  $1 \circlearrowleft (ZIN)$ . *Крым.* Симферополь: Салгирка, на тополе, 18.VII.1982 (С. А. Мосякин),  $1 \supsetneq (SM)$ ; Чистенькое озеро, на иве, 27.VII.1980 (С. А. Мосякин),  $1 \supsetneq (SM)$ ; долина Салгира, 25.VI.1951 (И. В. Мальцев),  $2 \circlearrowleft 2 \supsetneq (SM)$ ; Симферополь, 19.V.[?19]03,  $1 \circlearrowleft 1 \supsetneq (SM)$ ; Раздольненский р-н, Новоселовское, 04.VII.1952,  $1 \supsetneq (SM)$ ; Нижнегорск, лесопитомник, 16.VI.1951 (И. В. Мальцев),  $1 \circlearrowleft 1 \supsetneq (SM)$ . **Армения.** *Сюникская обл.*, Мегри, 38°54′59″ N, 46°13′26″ E, 13.VII.2011 (П. В. Романцов),  $1 \circlearrowleft (PR)$ .

Таксономические замечания. *Стуртосерhalus populi* относится к группе видов с удлиненным телом, искривленными у обоих полов передними голенями (рис. 5, 3) и трехлопастным эдеагусом с длинной, не сжатой с боков средней лопастью (рис. 10, 7–9). От других представителей подрода *С. рориli* отличается сочетанием наличия зубца на коготках и искривленных у обоих полов передних голеней, вершина которых у самца расширена в виде тупого зубца. *Стуртосерhalus gussakovskii* Lopatin, 1952 сходен по строению передних голеней, но легко отличается от *С. рориli* отогнутым книзу в виде зубчика передним краем переднегруди и отсутствием зубца на коготках. Из видов этой группы *С. рориli* более всего похож на полностью желтые



**Рис. 5.** Cryptocephalus (Burlinius) macilentus Lopatin (1), C. (B.) planifrons Weise (2), C. (B.) populi Suffrian (3) и С. (B.) pusillus Fabricius (4), самец, общий вид жука сверху.

I — Армения; 2 — синтип, Австрия; 3 — Курганская обл.; 4 — темная форма, Ленинградская обл.

экземпляры *C. chrysopus*, с которым его неоднократно смешивали, а также на описываемый в этой статье *C. tauricus* sp. n. Кроме перечисленных признаков *C. populi* отличается от обоих этих видов узким лбом, а от *C. chrysopus* также желтыми эпимерами среднегруди. *Cryptocephalus tauricus* sp. n. легко отличить от *C. populi* по мелким и густым точкам в рядах надкрылий и перетянутому перед вершиной эдеагусу с узкой средней лопастью и сильно перекрученными боковыми лопастями (см. также определительную таблицу и примечания к *C. chrysopus* и *C. tauricus* sp. n).

Примечание. Ареал *С. populi* нуждается в уточнении, так как часть указаний могла быть основана на неверно определенных экземплярах *С. chrysopus* или *С. tauricus*. Указание для Приморского края России (Лопатин, 2006) также, вероятно, ошибочно и относится к *С. gussakovskii*.

Распространение. В рассматриваемом регионе встречается в средней полосе и на юге европейской части России, в Крыму, на Южном Урале (Курганская обл.), на Кавказе, в Армении и Азербайджане. За пределами этого региона встречается в Европе от Франции до Латвии и Украины, а также в лесостепной и степной зонах Казахстана.

#### **Cryptocephalus pusillus** Fabricius, 1777 (рис. 5, 4; 6, 1; 11, 1–3).

Материал (только регионы). **Россия.** Республика Коми, Ленинградская, Псковская, Ярославская и Московская области, Удмуртия, Калужская и Тульская области, Мордовия, Орловская и Пензенская области.

Таксоном и ческие замечания. Этот вид очень похож на *C. rufipes*, от которого отличается черными эпимерами среднегруди, а также деталями окраски и строением эдеагуса (см. комментарий к *C. rufipes* и определительную таблицу).

Распространение. Лесная зона европейской части России; Европа от Испании до Скандинавии, север Белоруссии. Находки в Молдавии и на Украине (Лопатин, 2006) требуют подтверждения.

Примечание. Сведения о находках этого вида в Закавказье, Турции и Северной Африке нуждаются в подтверждении. Указания из Закавказья могут относиться к С. macilentus Lopatin, 2001, который имеет сходное строение эдеагуса, или к изменчивому по окраске тела С. araxicola; а указания из Северной Африки – к С. rufipes или С. discicollis. В каталоге местонахождений листоедов А. О. Беньковского и М. Я. Орловой-Беньковской (2017) приводится экземпляр из Ингушетии (станица Вознесенская), но он оказался сильно поврежденной самкой, относящейся, скорее всего, к С. populi.

#### Cryptocephalus pygmaeus Fabricius, 1792 (рис. 6, 2; 11, 4–6).

Таксономические замечания. *Cryptocephalus pygmaeus* относится к группе видов с выпуклым и сравнительно коротким телом (менее чем в 2 раза длиннее ширины) и с короткой и широкой средней лопастью эдеагуса. Из видов этой группы

окраской верхней стороны тела он больше всего похож на C. connexus, от которого отличается четко пунктированной переднеспинкой, широким лбом и треугольно сужающейся к вершине средней лопастью эдеагуса (рис. 11, 4–6). См. также определительную таблицу и примечание к C. connexus.

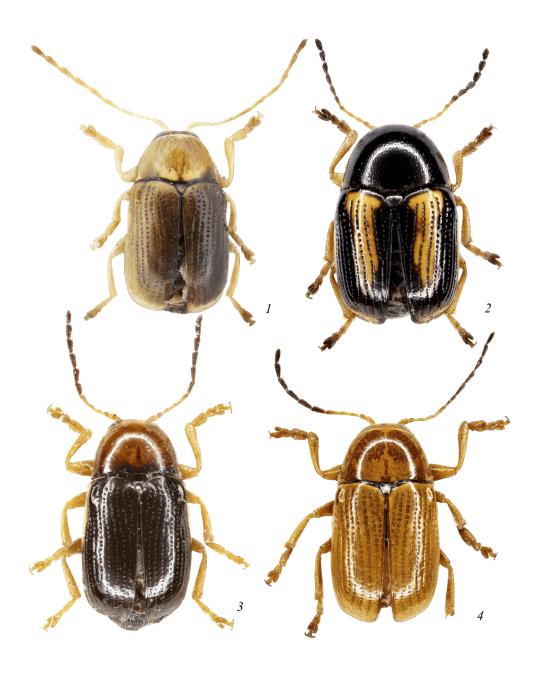
Распространен и е. В рассматриваемом регионе встречается на юге европейской части России, в Крыму, на Кавказе и в Закавказье. В Европе распространен от Испании до Германии и Польши. Встречается также в Северной Африке (Алжир, Марокко), Турции и южной части Северного Казахстана.

Примечание. На основании отличий в пунктировке переднеспинки и степени развития темной боковой полосы надкрылий был описан *Cryptocephalus vittula* Suffrian, 1848, который в Палеарктическом каталоге (Lopatin et al., 2010) и в определителе А. Вархаловского (Warchałowski, 2010) рассматривается в качестве подвида *С. рудмаеиз*. И. К. Лопатин (2005) отметил изменчивость этих признаков и нецелесообразность выделения на их основе отдельного таксона. Мы принимаем его точку зрения, поскольку особи с такими признаками встречаются в разных частях ареала *С. рудмаеиз* и не образуют формы с отдельным ареалом.

#### Cryptocephalus rufipes (Goeze, 1777) (рис. 6, 3, 4; 11, 7–9).

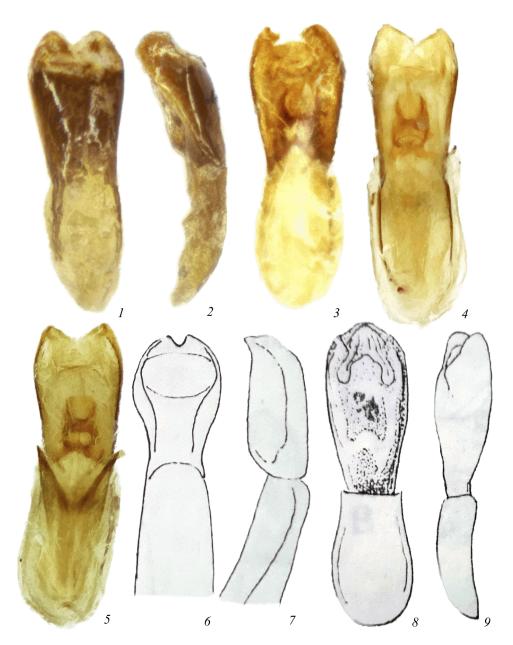
М а т е р и а л. **Франция.** «Gallia», 8343-6, 1 экз. (ZIN); «Саzaux», 4 экз. (ZIN); «Таrbes», 8343-3, 1 экз. (ZIN); Макон (Ф. Э. Герен-Меневилль), 2 экз. (ZIN); «Colmar» (коллекция Рыбакова), 2 экз. (ZIN). **Германия.** Kreuznach [Бад-Кройцнах], 8343-1, 1 экз. (ZIN); 8343-2, 1 экз. (ZIN). **Австрия.** «Austria»: 8343-3, 8343-4, 2 экз. (ZIN). **Марокко.** *Провинция Таунате*, 50 км В Таунате, хр. Риф,  $h \sim 1350$  м,  $34^{\circ}34'03''$  N,  $04^{\circ}07'49''$  W, 24.V.2012 (П. В. Романцов), 1 ♀ (PR).

Таксономические замечания. В большинстве современных определителей этот вид отличается от близкого к нему C. pusillus по окраске верхней стороны тела (черные надкрылья с желтым окаймлением, а иногда и вершиной) и форме эдеагуса; у последнего вида окраска верхней стороны тела очень изменчива и может варьировать от желтой с неясными бурыми мазками на надкрыльях (рис. 6, 1) до черной с желтой боковой каймой, переходящей в желтое вершинное пятно (рис. 5, 4). Эти виды хорошо различаются строением эдеагуса: у C. pusillus средняя лопасть не короче боковых, почти прямых при осмотре сбоку, а у C. rufipes она заметно короче боковых лопастей, загнутых на вершине назад при осмотре сбоку. Изучение материала, определенного как С. pusillus или С. rufipes в коллекции ЗИН, включающей коллекции И. К. Лопатина и Л. Н. Медведева, показало, что в большинстве случаев экземпляры не были отпрепарированы и определены только по окраске тела. Мы изучили их гениталии и установили, что эти два вида зачастую смешивали, а некоторые экземпляры, определенные как C. rufipes, относятся к другим видам. Так, например, африканские экземпляры с желтыми вершинами надкрылий, определенные И. К. Лопатиным как С. rufipes, в действительности относятся к С. discicollis Fairmaire, 1867, эндемику Северной Африки. По всей видимости, на этом и подобных ошибочных определениях основана неверная интерпретация окраски надкрылий C. rufipes. Почти у всех изученных нами экземпляров с характерным для C. rufipes строением эдеагуса надкрылья черные с контрастным желтым, довольно выпуклым рисунком, состоящим из боковой каймы на эпиплеврах и последнем междурядье в передней половине, и одноцветно черной вершиной. Все экземпляры с желтым пятном на вершине надкрылий, определенные как С. rufipes, в действительности относятся либо к С. discicollis, либо к C. pusillus. Кроме того, мы установили, что C. rufipes и C. pusillus четко различаются



**Рис. 6.** Cryptocephalus (Burlinius) pusillus Fabricius (1), C. (B.) pygmaeus Fabricius (2) и С. (B.) rufipes (Goeze) (3, 4), самец, общий вид жука сверху.

I – светлая форма, Ленинградская обл.; 2 – Турция; 3 – темная форма, Франция («Gallia»); 4 – светлая форма, Португалия.



**Рис. 7.** *Cryptocephalus (Burlinius) araxicola* Iablokoff-Khnzorian, эдеагус (1, 4, 6, 8 – вид сверху; 2, 7, 9 – вид сбоку; 3, 5 – вид снизу). 1–3 – паратип; 4, 5 (голотип), 8, 9 – *C.* (*B.*) *xanthus* Iablokoff-Khnzorian. Рис. 6–9 – по: Iablokoff-Khnzorian, 1968.

по окраске эпимер среднегруди, желтых у первого вида и черных у второго. Этот признак довольно часто используется в систематике подсем. Стуртосерhalinae. Например, в роде *Pachybrachis* Chevrolat, 1837 на его основании разделяют целые группы видов. У многих других *Burlinius* окраска эпимер среднегруди может варьировать. Например, у *C. fulvus* эпимеры среднегруди могут быть как черными, так и желтыми даже у эк-



**Рис. 8.** *Cryptocephalus (Burlinius)* spp., эдеагус (1, 4, 7 – вид сверху; 2, 5, 8 – вид сбоку; 3, 6, 9 – вид снизу).

1-3-C. (B.) bilineatus (Linnaeus), 4-6-C. (B.) chrysopus (Gmelin), 7-9-C. (B.) connexus Olivier.



**Рис. 9.** *Cryptocephalus (Burlinius)* spp., эдеагус (1, 4, 7– вид сверху; 2, 5, 8 – вид сбоку; 3, 6, 9 – вид снизу).

1-3 - C. (B.) elegantulus Gravenhorst, 4-6 - C. (B.) fulvus (Goeze), 7-9 - C. (B.) macellus Suffrian.



**Рис. 10.** *Cryptocephalus (Burlinius)*, эдеагус (, 4, 7 – вид сверху; 2, 5, 8 – вид сбоку; 3, 6, 9 – вид снизу).

I–3 – C. (B.) macilentus Lopatin, голотип; 4–6 – C. (B.) planifrons Weise, синтип; 7–9 – C. (B.) populi Suffrian.



**Рис. 11.** *Cryptocephalus (Burlinius)*, эдеагус (1, 4, 7 – вид сверху; 2, 5, 8 – вид сбоку; 3, 6, 9 – вид снизу).

1-3 - C. (B.) pusillus Fabricius; 4-6 - C. (B.) pygmaeus Fabricius; 7-9 - C. (B.) rufipes (Goeze).

земпляров из одной популяции. Однако у *C. rufipes* и *C. pusillus* этот признак постоянен и не коррелирует с изменчивостью окраски верхней стороны тела.

Распространение. Великобритания (Telfer, 2019), Центральная и Южная Европа (на восток до Чехии – Южная Моравия (Я. Бездек, личное сообщение)), Северная Африка (Марокко).

Примечание. Мы изучили материал по этому виду только из Центральной и Южной Европы и Марокко. Указание для Великобритании приведено по М. Телферу. В Чехии вид встречается в Южной Моравии. Указания для Польши и Украины сомнительны. Вид ранее приводился для фауны Латвии, но это указание ошибочно и относится к *С. pusillus* (Викејs, 2010). Ошибочно также и относится к *С. pusillus* указание для Ленинградской обл. (Романцов, 2007). По-видимому, в странах бывшего СССР этот вид не встречается.

#### **Cryptocephalus tauricus** Romantsov et Moseyko, sp. n. (рис. 12, *1*–5).

Голотип,  $\circlearrowleft$ : **Россия**, *Крым*, пос. Доброе, 23–24.VI.1989 (В. В. Олифер) (ZIN). Паратипы: **Россия**, *Крым*: окр. Симферополя, VII–VIII.1898 (Графтио),  $1 \supsetneq$  (ZIN); Белогорск, Красноселовка: 6.VI.1979 (И. В. Мальцев),  $1 \supsetneq$  (PR); 20.VII.1980 (С. А. Мосякин),  $1 \supsetneq$  (SM); Агармыш [«Кгіт, Agarmish»], 15.VI.1906,  $1 \supsetneq$  (ZIN); Карадаг, 11.VI.1952,  $1 \circlearrowleft$  (AB); ж.-д. ст. Верхнесадовая [«ст. Бельбек, Севастопольской ж. д. Крымъ, Н. Кузнецов»], 17.V.1897,  $1 \supsetneq$  (ZIN); Массандра, VII–IX.1951 (М. Сажин),  $1 \supsetneq$  (ZIN); городской округ Алушта, 2.5 км Ю пос. Канака, Канаковская балка,  $1 \lessgtr$  (PR); «Таигіа, ?[неразборчиво], 4.VII.96»,  $1 \circlearrowleft$ ,  $1 \supsetneq$  (SM).

Голот и п. Тело узкое, вытянутое (в 2.04 раза длиннее ширины), параллельностороннее. Голова желтая, заднее окаймление темени и отходящий от него вертикально вниз узкий штрих на лбу темно-коричневые. Усики желтые, 6–11-й членики смоляно-коричневые. Переднеспинка рыжевато-желтая, с более светлым передним краем и 2 крупными косыми просвечивающими пятнами при основании. Основная каемка переднеспинки, окаймление щитка и основания надкрылий черные. Низ черный. Эпистерны среднегруди желтые. Общий вид – рис. 12, 1, 2.

Лоб широкий (его ширина в 2.33 раза больше поперечного диаметра глаза), выпуклый, с узким продольным желобком посередине, в мелких рассеянных точках. Усики длинные, тонкие, в коротких прилегающих нежных волосках, 6–11-й членики к вершинам заметно расширенные.

Переднеспинка от основания к вершине округленно суженная, выпуклая, примерно в 1.5 раза шире длины, блестящая, в редких очень мелких точках (заметных лишь при более чем 20-кратном увеличении); каемка бокового края при осмотре сверху заметна только у задних углов. Щиток треугольный, с узко округленной вершиной, гладкий.

Надкрылья в 2.27 раза длиннее переднеспинки и в 1.43 раза длиннее своей ширины в плечах, с правильной пунктировкой, точки сгруппированы в 9 четких до вершины рядов (не считая прищиткового и ряда по краю надкрылий). Точки в рядах небольшие и густые, заметно мельчающие от основания к вершине (во 2-м ряду надкрылий, не считая прищитковый, около 40 точек), междурядья почти плоские, шагренированные. Эпиплевры гладкие, довольно выпуклые, сужаются примерно на уровне задних тазиков, а на уровне середины брюшка исчезают. Ноги довольно длинные и стройные. Передние голени в вершинной части заметно загнуты назад. 1-й членик передних лапок слабо расширен, наиболее широкий на вершине, в 2.25 раза длиннее ширины и в 1.25 раза уже 3-го. 1-й членик средних лапок почти параллельносторонний, в 2.25 раза длиннее ширины; 1-й членик задних лапок длинный, слегка расширяется на вершине, длина его в 5 раз превосходит ширину в основании и в 3.33 раза ширину на вершине. Коготки без зубца при основании. Эдеагус заметно перетянут перед вершиной (на уровне основания лопастей), трехлопаст-



**Рис. 12.** Cryptocephalus (Burlinius) tauricus sp. n., общий вид жука сверху (1,2) и эдеагус сверху (3), сбоку (4) и снизу (5).

1, 3-5 — самец, голотип; 2 — самка, паратип.

ный, с узкой средней лопастью, боковые лопасти заметно перекручены, снизу продольно вдавлены, выглядят слегка желобчатыми (рис. 12, 3-5). Длина эдеагуса -1.1 мм.

Паратипы. Сходны с голотипом, но переднеспинка у самок немного темнее надкрылий и передние голени очень слабо искривлены. Пунктировка надкрылий у большинства как у голотипа, число точек во 2-м ряду надкрылий у самцов около 35, у самок около 40; у одной самки

точечные ряды менее четкие, а во 2-м ряду около 35 точек. Ширина лба у самцов в 2.35-2.60, а у самок более чем в 3 раза больше поперечного диаметра глаза. Длина тела самцов 2.4-2.5, самок -2.6-2.7 мм.

Таксономические замечания. Относится к группе видов с удлиненным телом, изогнутыми передними голенями и трехлопастным, с длинной средней лопастью эдеагусом. Из этой группы более всего похож на полностью светлую форму С. chrysopus. Формой эдеагуса сходен также с С. frontalis Marsham, 1802, но отличается от него желтыми надкрыльями и не развитым зубцом на коготках. Кроме того, в отличие от обоих видов у С. tauricus sp. n. желтые эпимеры среднегруди, узкая средняя лопасть эдеагуса, сильно перекрученные боковые лопасти, которые снизу выглядят желобчатыми, и более мелкие и густые точки в рядах надкрылий (во 2-м ряду, не считая прищитковый, 35-40 точек). От *С. populi*, тоже имеющего желтые эпимеры среднегруди, новый вид отличается широким лбом у самца (его ширина в 2.3 раза больше поперечного диаметра глаза) и маленькими глазами; не расширенными на вершине передними голенями самца; отсутствием зубца в основании коготка и явственно перетянутым перед вершиной эдеагусом с узкой средней лопастью и сильно перекрученными боковыми лопастями. Наиболее важный признак, отличающий *C. tauricus* sp. n. от большинства остальных видов подрода, рассматриваемых в этой статье, пунктировка надкрылий с более мелкими и густыми точками в рядах: число точек во 2-м ряду надкрылий, не считая прищитковый, -35-40, а у других видов -25-30. Этот признак свойствен обоим полам, так что даже самки этого вида легко узнаваемы под небольшим увеличением.

Примечание. Экземпляры этого вида в коллекциях Л. Н. Медведева (ZIN), А. О. Беньковского и С. А. Мосякина были определены как *С. populi*, *С. fulvus* или *С. planifrons*. П. В. Романцовым экземпляр этого вида был собран кошением преимущественно по кустам ивы вдоль русла почти высохшего ручья в Канаковской балке.

#### ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ ПОДРОДА BURLINIUS С ЖЕЛТЫМИ ИЛИ ЧАСТИЧНО ЖЕЛТЫМИ НАДКРЫЛЬЯМИ ФАУНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ, КАВКАЗА И ЗАКАВКАЗЬЯ

- (6). Переднеспинка с четкими точками или продольными штрихами. Эдеагус трехлопастный, средняя лопасть короче боковых, треугольно сужается к вершине.
- 2 (3). Переднеспинка с длинными продольными штрихами, выглядит матовой и шелковисто блестящей. Черный; края переднеспинки и надкрылья желтые, шовная и дискальная продольная полоски на каждом надкрылье черные. Иногда переднеспинка с двумя в той или иной степени развитыми желтыми пятнами перед основанием. Иногда темные полосы сливаются, у меланистических особей темный рисунок может занимать большую часть надкрылий. Общий вид жука рис. 2, 2; эдеагус рис. 8, 1–3. Длина тела 2–3 мм. Транспалеарктический вид
- 3 (2). Переднеспинка с точками.
- 4 (5). Тело крупное (2.2–3.3 мм), сильно выпуклое, точки на переднеспинке менее густые и глубокие, округлые. Переднеспинка черная с желтыми каемками переднего и боковых краев. Надкрылья желтые с черным швом и продольной полосой на каждом (последняя иногда исчезает). Общий вид жука рис. 6, 2;

- 6 (1). Переднеспинка блестящая, гладкая, без пунктировки или с редкими мелкими, плохо заметными точками. Эдеагус другой формы.
- 7 (12). Тело удлиненное, у самцов более чем в 2 раза длиннее ширины. Передние голени самца заметно искривлены. Эдеагус трехлопастный, с длинной, не сжатой с боков средней лопастью.
- 9 (8). Глаза маленькие, лоб широкий (ширина примерно в 2 раза больше поперечного диаметра глаза). Передние голени слабо искривлены, у самцов перед вершиной не расширены. Коготки без зубца при основании. Эпимеры среднегруди черные или желтые. Эдеагус явственнее перетянут перед вершиной.
- 11 (10). Эпимеры среднегруди желтые. Точки в рядах надкрылий более мелкие и густые (во 2-м ряду надкрылий, не считая прищитковый, 35–40 точек). Средняя

- 12 (7). Тело более широкое и короткое, у самцов менее чем в 2 раза длиннее ширины (обычно в 1.75–1.90 раза). Передние голени прямые или очень слабо изогнуты. Эдеагус дву- или трехлопастный (средняя лопасть короткая и широкая; если же длинная и узкая, то сжата с боков и с топоровидной вершиной).
- 14 (13). Эдеагус трехлопастный, с длинной или короткой средней лопастью.
- 15 (22). Средняя лопасть эдеагуса широкая (шире боковых лопастей или равна им по ширине на всем своем протяжении или хотя бы у основания), округленная или притупленная на вершине, значительно короче боковых лопастей.
- 16 (21). Срединная лопасть эдеагуса значительно шире боковых, на вершине округленная или слабо суженная; боковые лопасти менее широко развернуты.
- 18 (17). Глаза маленькие, ширина лба в 1.73–2.35 раза больше поперечного диаметра глаза.
- 19 (20). Тело более выпуклое и коренастое. Боковые лопасти эдеагуса на вершине явственно загнуты назад, их наружные вершинные углы оттянуты назад и вбок, выглядят заостренными. Точки на лбу крупнее, разбросаны беспорядочно. Эпиплевры надкрылий гладкие и выпуклые, без точек. Надкрылья желтые с коричневым пятном на плечевом бугорке (у светлоокрашенных экземпляров оно сохраняется в виде бурого мазка). Эпимеры среднегруди могут быть как желтыми, так и черными. Общий вид жука рис. 4, 1; эдеагус рис. 9, 4–6. Крупнее, длина тела 2.2–2.8 мм (обычно 2.4–2.6 мм). Обычен в лесной и лесостепной зо-

- нах, в степях редок. Закавказье. Европа, Ближний Восток, на Дальнем Востоке представлен подвидом *С. f. fuscolineatus* Chûjô, 1940 ..... **C. fulvus** (Goeze, 1777).

- 22 (15). Эдеагус трехлопастный, с узкой, сжатой с боков средней лопастью. При осмотре сбоку вершина средней лопасти явственно топоровидная.
- 24 (23). Верхняя сторона тела не одноцветно-желтая, обычно надкрылья желтые с размытым темным рисунком или черные с желтыми боковыми краями, а иногда и вершиной. Если верхняя сторона тела полностью желтая (редкие цветовые аберрации из Южной Европы), то эпимеры среднегруди желтые. Крупнее, длина тела 2.4—3.4 мм. Средняя лопасть эдеагуса длиннее или короче боковых.
- 26 (25). Эпимеры среднегруди черные. Окраска верхней стороны тела очень изменчива: надкрылья могут быть черными с желто-рыжей узкой боковой каймой, расширенной за плечевым бугорком, почти прерванной в средней части, где она может быть почти незаметна, затем расширяющейся перед вершинным скатом и

#### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Таким образом, многие экземпляры скрытоглавов подрода *Burlinius* в коллекциях определены неверно. Так, южные экземпляры, отнесенные к *C. fulvus*, обычно оказываются *C. planifrons* или *C. tauricus*; экземпляры из Крыма, определенные как *C. populi* или *C. planifrons*, — часто *C. chrysopus* или *C. tauricus*. Все экземпляры из бывшего СССР, определенные как *C. rufipes*, оказались *C. pusillus*; экземпляры из Закавказья, определенные как *C. pusillus*, оказались *C. araxicola*; многие экземпляры, определенные как *C. populi*, относятся к светлой форме *C. chrysopus*, а дальневосточные экземпляры, определенные как *C. planifrons* или *C. populi*, относятся к *C. gussakovskii*. По-видимому, указания *C. macellus* и *C. ochroleucus* Fairmaire, 1859 из степной зоны Молдавии и Украины относятся к *C. planifrons*. Распространение видов подрода *Burlinius* должно стать предметом тщательного исследования.

Несмотря на то, что представители подрода различаются преимущественно по строению эдеагуса, в большинстве случаев определение жуков возможно по внешним признакам, особенно в европейской части России. Идентификация большинства видов, встречающихся на Кавказе и в Закавказье, возможна только по гениталиям.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны М. Ю. Калашяну (Армения, Ереван) за помощь в изучении голотипа *Cryptocephalus xanthus* и Т. Л. Креджяну (Армения, Ереван) за изготовление фотографий эдеагуса этого голотипа, В. В. Олифер (Москва) за сбор экземпляра *С. tauricus*, ставшего голотипом этого вида, А. О. Беньковскому за передачу его в коллекцию ЗИН и за возможность изучения другого материала из его коллекции, и Я. Бездеку за информацию о распрострнении *С. rufipes* в Чехии. Авторы выражают также большую благодарность С. А. и Д. С. Мосякиным и О. Г. Огородниковой (Симферополь) за предоставление возможности работы с коллекцией С. А. Мосякина и помощь в организации экспедиции П. В. Романцова в Крым в 2022 г.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа А. Г. Мосейко выполнена на основе коллекции ЗИН в рамках темы государственного задания № 122031100272-3.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беньковский А. О. 1999. Определитель жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) европейской части России и европейских стран ближнего зарубежья. М.: Техполиграфцентр, 204 с.

Лопатин И. К. 2006. Жуки-листоеды подсемейства Cryptocephalinae (Coleoptera, Chrysomelinae) России и сопредельных территорий (неопубликованная монография). https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/lopati06.htm [Дата обращения: 1 августа 2017].

- Романцов П. В. 2007. Обзор жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Санкт-Петербурга и Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **86** (2): 306–336.
- Bieńkowski A. O. 2004. Leaf-Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New Key to Subfamilies, Genera, and Species. Moscow: Mikron-print, 278 p.
- Bukejs A. 2010. Some leaf-beetle species (Coleoptera: Chrysomelidae) mistakenly reported for the Latvian fauna. Acta Biologica Universitatis Daugavpilensis 10 (1): 71–75.
- Burlini M. 1956. Revisione dei *Cryptocephalus* italiani e della maggior parte delle specie di Europe (Col., Chrysomelidae). Memorie della Societa Entomologia Italiana **34** [1955–1956]: 1–287.
- Iablokoff-Khnzorian S. M. 1968. Notes sur les Chrysomelidae de l'Arménie Soviétique (Col.). Annales de la Société Entomologique de France (N. S.) 4 (2): 259–277.
- Lopatin I. K. 2001. Einige neue und wenig bekannte Cryptocephalinen-Arten (Coleoptera, Chrysomelidae). Vestnik Zoologii **35** (1): 91–93.
- Lopatin I. K., Smetana A., Schöller M. 2010. Genus *Cryptocephalus* Geoffroy, 1762. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 6. Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books, p. 580–606.
- Rapilly M. 1980. Contribution a la faune d'Iran. Coléoptères Chrysomelidae Cryptocephalinae. Revue française d'Entomologie (N. S.) 2 (2): 75–85.
- Schöller M. 2010. The distribution of leaf beetles of the tribe Cryptocephalini in Iran (Chrysomelidae: Cryptocephalinae). Mitteilungen Internationaler Entomologischer Verein 35 (1/2): 55–87.
- Telfer M. 2019. Cryptocephalus rufipes (Goeze, 1777) (Chrysomelidae) new to Britain. The Coleopterist 27 (4): 149–154.
- Warchałowski A. 1999. Übersicht der westpaläarktischen Arten der Untergattung *Burlinius* Lopatin, 1965 (Coleoptera; Chrysomelidae: *Cryptocephalus*). Genus **10** (4): 529–627.
- Warchałowski A. 2003. Chrysomelidae: The Leaf Beetles of Europe and the Mediterranean Area. Warszawa: Natura optima dux Foundation, 600 p.
- Warchałowski A. 2010. The Palaearctic Chrysomelidae. Identification Keys. Vol. 1. Warszawa: Natura optima dux Foundation, 629 p.
- Weise J. 1882. Lieferung II. In: Naturgeschichte der Insecten Deutschlands, Erste Abtheilung. Coleoptera. Sechster Band. Berlin: Nicolaische Verlags-Buchhandlung [1881–1893; Lieferung II опубликована в 1882], p. 193–368.

## A REVIEW OF CRYPTOCEPHALINES OF THE SUBGENUS BURLINIUS LOPATIN, 1965 WITH ENTIRELY OR PARTLY YELLOW ELYTRA FROM EUROPEAN RUSSIA AND TRANSCAUCASIA (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE: CRYPTOCEPHALINAE)

P. V. Romantsov, A. G. Moseyko

Key words: Coleoptera, Chrysomelidae, Cryptocephalinae, Cryptocephalus, Burlinius, identification key, new species.

#### SUMMARY

A new species of the leaf beetle subfamily Cryptocephalinae, *Cryptocephalus tauricus* **sp. n.** is described. Synonymy, variability, distribution are analyzed, and a new key to 13 species of the subgenus *Burlinius*, which have entirely or partly yellow elytra and are distributed in the European territory of Russia, the Caucasus and Transcaucasia is given. New diagnostic characters have been found for several species. *Cryptocephalus macellus* Suffrian, 1860 is recorded for the first time from Abkhazia and Armenia; *C. macilentus* Lopatin, 2001, from Armenia, and *C. araxicola* Iablokoff-Khnzorian, 1968, from Turkmenistan. A new synonymy has been established: *Cryptocephalus araxicola* Iablokoff-Khnzorian, 1968 = *C. xanthus* Iablokoff-Khnzorian, 1968 **syn. n.**; = *C. rastegari* Rapilly, 1980, **syn. n.** A new light color form of *Cryptocephalus chrysopus* (Gmelin, 1788) is described. For all the taxa considered, images of the adult habitus and male genitalia are given.

УДК 595.768.2:591.9

### НОВЫЙ ВИД ЖУКОВ-ДОЛГОНОСИКОВ РОДА *CORIMALIA* GOZIS (COLEOPTERA, NANOPHYIDAE) ИЗ ТАДЖИКИСТАНА

#### © 2022 г. В. В. Жерихин, Б. А. Коротяев

Зоологический институт РАН Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

> e-mail: korotyay@rambler.ru Поступила в редакцию 20.01.2022 г. После доработки 20.08.2022 г. Принята к публикации 20.08.2022 г.

Из нижнего горного пояса южного Таджикистана описан новый вид *Corimalia tadzhika* Zherikhin et Korotyaev **sp. n.,** очень сходный с *C. fausti* Reitter, но хорошо отличающийся длинным приподнятым опушением из черных волосков на внутреннем крае задних голеней обоих полов и строением гениталий самца.

Key words: долгоносики, новый вид, Таджикистан, Tamarix, Corimalia.

**DOI:** 10.31857/S0367144522030108, **EDN:** HOXHNA

Описание нового вида из Таджикистана было подготовлено соавторами незадолго до кончины В. В. Жерихина. Рукопись впоследствии потребовала очень небольших уточнений и была дополнена иллюстрациями, стиль В. В. Жерихина в описании почти полностью сохранен.

При изучении материала по долгоносикам подсем. Nanophyinae в Зоологическом институте РАН (С.-Петербург) (далее ЗИН) был обнаружен новый вид рода Corimalia Gozis, принадлежащий к видовому комплексу C. fausti Reitter. От других видов рода Corimalia с отчетливым белым волосяным прищитковым пятном представители этого комплекса отличаются прежде всего мелкими размерами тела (до 2.0 мм) и очень маленьким мукро на вершине задних голеней самца. Комплекс включает несколько внешне сходных и различающихся главным образом деталями опушения и скульптуры и строением гениталий форм, нередко смешиваемых друг с другом. Номинативный подвид С. fausti широко распространен на Кавказе, в Закавказье, в северной Турции, Нижнем Поволжье, низовьях р. Урал, Казахстане и равнинных районах Средней Азии. В Монголии он заменяется восточным подвидом C. fausti orientalis Zherikhin. Mateриалы из Юго-Восточного Казахстана (Талды-Курганская обл.) позволяют предполагать, что этот регион населяют популяции, промежуточные по размерам жуков между C. fausti fausti и более крупным C. fausti orientalis. Несколько видов этого комплекса распространены на юге Ближнего Востока (С. pectoralis (Pic) и С. latifrons (Pic): Korotyaev, 1996). Неописанные виды есть в материалах ЗИН из южной Турции,

Средней Азии и Афганистана, большинство из них представлено единичными экземплярами. Возможно, к комплексу *С. fausti* относится и описанный из Алжира *С. bilineata* (Tournier), но этот вид нам в натуре неизвестен, а в описаниях (Tournier, 
1868; Brisout de Barneville, 1869) нет сведений о строении задних голеней и гениталий 
самца. Указание *С. bilineata* из «Южной России» (Winkler, 1932: column 1620) крайне 
сомнительно; в изученных нами обширных коллекционных материалах с территории 
СНГ нет экземпляров, соответствующих описаниям Турнье и Бризу-де-Барнвилля. 
Если *С. bilineata* действительно принадлежит к комплексу *С. fausti*, то ареал комплекса 
почти покрывает область распространения трибы Corimaliini в пределах Палеарктики 
в целом, за исключением некоторых ее периферийных частей, таких как Канарские 
острова, средиземноморское побережье Европы и Южная Сибирь.

По-видимому, все представители комплекса *C. fausti* обитают на видах рода *Tamarix*, развиваясь в его плодах, но точных сведений о видах их растений-хозяев мало.

#### Corimalia tadzhika Zherikhin et Korotyaev, sp. n. (рис. 1, 2).

Общая форма тела удлиненно-овальная.

Головотрубка у самца немного длиннее переднеспинки и в 4.5 раза длиннее своей ширины на вершине (рис.  $1,\,I$ ), у самки примерно равна голове и переднеспинке вместе взятым и в 5.6 раза длиннее своей ширины на вершине (рис.  $1,\,2$ ), у обоих полов голая, блестящая, явственно равномерно изогнутая, в дистальной половине почти параллельносторонняя, с 2 рядами очень мелких точек, в проксимальной половине слабо и равномерно сужается к основанию, без срединного киля, по обе стороны вдоль средней линии с рядом неглубоких удлиненных точек. Второй ряд таких же точек проходит над верхним краем усиковой бороздки. Несколько мелких точек есть на самом основании головотрубки. Ниже усиковой бороздки проходит продольный ряд очень тонких темных зернышек, более заметных у самца, явственно заходящий вперед за место прикрепления антенн. Голова полушаровидная, сверху и на боках в тонких нерезких точках, снизу блестящая и почти гладкая. Глаза большие, круглые, не выступающие из контура головы. Ширина лба между глазами составляет немного меньше половины ширины основания головотрубки; в профиль лоб выпуклый, его опушение плотно прижато и при взгляде сбоку совершенно не возвышается над поверхностью головы.

Антенны у обоих полов прикреплены у середины головотрубки. Их стебелек очень тонкий, изогнутый, с резким булавовидным апикальным утолщением (см. рис. 1), достигает переднего края глаза. Жгутик немного короче стебелька; его 1-й членик значительно толще остальных, сильно удлиненный; 2-й немного короче, три следующих приблизительно равной длины, вдвое короче 2-го, слабо удлиненные, 4-й слабо асимметричный. Булава равна по длине первым 4 членикам жгутика вместе взятым, узкая, веретеновидная, слабо асимметричная; ее 1-й членик вдвое короче и заметно у́же 2-го, вершинный в 1.8 раза длиннее двух первых вместе взятых.

Переднеспинка в 1.25 раза шире длины, в основании вдвое шире, чем на вершинном крае, от основания к вершине равномерно прямолинейно сужена, в густых и крупных, но плоских и потому нерезких точках. Основной край едва дуговидно оттянут назад посередине. Покровы между точками блестящие, в очень тонкой неотчетливой шагренировке. Базальный край без явственных темных зернышек.

Надкрылья овальные, с правильно округленными боками, без отчетливого тупоугольного перегиба перед вершиной, в 1.3 раза длиннее ширины, наиболее широкие немного позади середины, где они в 1.25 раза шире основания переднеспинки. Вершинный скат в профиль плавно и широко дуговидно покатый. Плечевые бугорки при взгляде сверху почти не выступают из контура надкрылий. Бороздки неглубокие, с плоским дном, довольно широкие, с густыми и крупными округлыми точками. Промежутки плоские, значительно шире бороздок, с неясной шагрениров-



**Рис. 1.** *Corimalia tadzhika* sp. n., самец (*I*) и самка (*2*), общий вид. Фотографии К. В. Макарова.

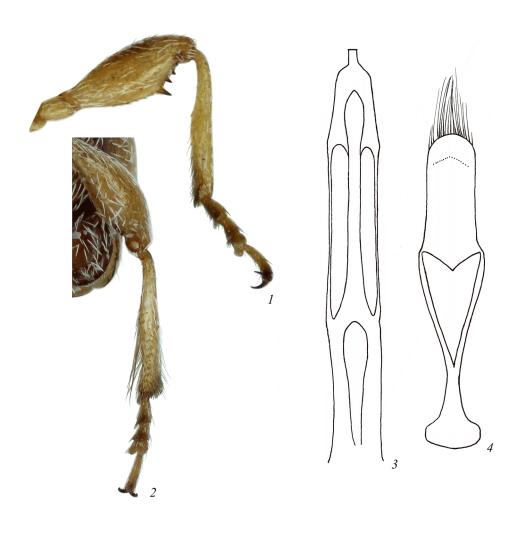
кой. Базальный край слабо приподнят, с мелкими коричневатыми зернышками (обычно по 3 в ширине промежутка).

Передние и средние тазики у обоих полов простые, без зубцевидного выступа на вершине. Передние ноги длиннее остальных. Бедра всех пар толстые, булавовидные, в тонкой и неглубокой густой пунктировке. Передние бедра на нижней стороне перед вершиной с 3 (рис. 2, 1), средние и задние – с 2 немного менее крупными зубцами; зубцы острые, шиповидные, затемненные на вершине, проксимальный на всех бедрах значительно длиннее остальных, дистальный очень маленький, иногда зернышковидный. Передние голени едва короче бедер, тонкие, в основании изогнуты, в проксимальной трети постепенно, но сильно расширяются от основания, дистальнее середины на внутреннем крае с плоской выемкой. Средние и задние голени заметно шире и короче передних, с тонким основанием и плоской выемкой на дорсальном крае. Задние голени при взгляде сверху несильно, но явственно изогнуты перед вершиной и несут здесь на внутренней поверхности очень длинные, густые, заметно приподнятые темные волоски, более густые и длинные у самца (рис. 2, 2). Вершинный венчик [= корзинка, apical comb] задних голеней состоит из тонких прямых коричневых щетинок, две дорсальные щетинки на наружном крае, расположенные непосредственно перед дорсальным разрывом венчика, длиннее и шире остальных, отчетливо уплощенные. Подошвы всех лапок с жесткими, направленными косо к вершине члеников и слегка изогнутыми щетинками, без шипиков. Передние лапки тонкие и очень длинные, лишь немного короче голеней, их 1-й членик узкий и сильно удлиненный; 2-й вдвое короче 1-го, длиннее своей ширины; 3-й короткий, с узкими лопастями; коготковый членик очень длинный и тонкий, равен по длине двум первым вместе взятым. Коготки явственно расходящиеся. Средние и задние лапки короче передних, отчетливо короче голеней, тонкие, их 1-й членик значительно длиннее своей ширины, 2-й значительно короче, лишь немного длиннее ширины, треугольный; 3-й членик короткий, с узкими лопастями; коготковый членик тонкий, короче двух первых вместе взятых.

Эдеагус в основных 0.4 длины почти параллельносторонний (рис. 2, 3), в вершинной части плавно и несильно сужен после угловатого перегиба контура и очень слабо асимметрично сужен перед вершиной, которая оттянута в узкий выступ, резко, почти под прямым углом загибающийся дорсально. Пластина тегмена (рис. 2, 4) с цельной, широко закругленной вершиной, не имеющей никаких следов срединной выемки и несущей многочисленные (не менее 16) волоски. Склеротизована пластина слабо на вершине и на боках, вся срединная часть не склеротизована, образует одно большое, сильно сужающееся к основанию пластины окошко, не показанное на рисунке.

Окраска тела коричневато-желтая, переднеспинка немного светлее головы и нижней стороны тела, с затемнением вдоль переднего края и с 2 более или менее явственными крупными удлиненными коричневатыми или красновато-коричневыми пятнами по бокам диска, обычно имеющими размытые границы, изредка исчезающими. Надкрылья желтые, светлее остального тела, с затемненным красновато-желтым или красновато-коричневым пришовным промежутком и с поперечным темным красновато-коричневым пятном на боках у середины 7–10-го промежутков. Пятно видно только при взгляде сбоку, имеет нерезкие границы и нередко редуцируется до короткого красноватого штриха на 7-м промежутке, иногда совершенно исчезает. Заднегрудь и иногда узкая срединная полоса на среднегруди черные. Вершины зубцов на бедрах и коготки затемнены. Вершины голеней без следов затемнения.

Опушение белое, прилегающее, состоит преимущественно из слабо утолщенных негустых заостренных волосков. Густые белые чешуйковидные волоски покрывают лоб (3–4 в его ширине), бока головы под глазами, срединную часть переднеспинки в форме неправильного продолговатого ромба с наибольшей шириной на расстоянии трети длины переднеспинки от ее основания, бока переднегруди, переднюю поверхность передних тазиков, основание 2-го промежутка надкрылий приблизительно на 0.2 его длины (в ширине промежутка – 3–4 волоска) и бока средне- и заднегруди. Волоски полностью скрывают покровы только на лбу, на переднеспинке более редкие, а на передних тазиках – более редкие и более узкие, чем на остальных участках.



**Рис. 2.** *Corimalia tadzhika* sp. n., самец. I – правая передняя нога; 2 –левая задняя нога; 3, 4 – эдеагус и тегмен сверху. 1, 2 – фотографии  $\Gamma$ . Э. Давидьяна.

Опушение лба направлено вперед, вершины волосков на лбу слегка заходят на основание головотрубки, лишенное собственного опушения. На боках головы волоски направлены косо вперед и вверх. На переднеспинке опушение вдоль заднего края направлено почти поперек, на диске в задней трети — косо вперед и наружу, в передней части — косо вперед и внутрь, у переднего края — вперед, на боках вперед и слегка вверх, на боках средне- и заднегруди — косо назад и вниз, к средней линии. Ноги и промежутки надкрылий в длинных (длина волосков на надкрыльях не меньше ширины промежутка) и очень тонких негустых прилегающих шелковистых желтоватых волосках. В ширине промежутка обычно помещается по 3, на пришовном — 2 или 3 волоска. Волоски на промежутках направлены назад (чешуйковидные на основании 2-го промежутка — назад и немного наружу). Волоски на плечах и иногда в вершинной части 2 боковых промежутков немного шире. На бедрах и голенях волоски направлены преимущественно от основания к

вершине. Передние и средние голени в вершинной половине на наружной, средние и задние — и на наружной, и на внутренней и задней поверхностях в приподнятых длинных тонких волосках, на задних голенях наиболее длинных и преимущественно темных. Специализированные торчащие хеты короткие, плохо заметные, имеются на лбу и на диске переднеспинки позади передних углов; на надкрыльях 1 короткая хета есть у основания 7-го промежутка; 1 хета есть у середины 6-й бороздки, и еще одна немного позади нее, эти две хеты длинные, длина их примерно равна ширине промежутка надкрылий. По одной вдвое более короткой хете есть в начале вершинной трети 3-го промежутка надкрылий и немного дистальнее — на 7-м промежутке. На голенях специализированные хеты нами не найдены.

Длина тела без головотрубки 1.45-1.75 мм.

Голотип (ЗИН), самец: **Таджикистан**, хр. Сурхку, Нурекское водохранилище, 30 км выше Нурека, на *Татагіх hohenackeri* Bunge у родника, 12.V.1983 (Б. А. Коротяев). Паратипы (ЗИН и Зоологический музей МГУ, Москва): те же данные, 12 самцов, 10 самок; 8.VI.1983, 10 самцов, 8 самок; Нурекское водохранилище, Вахшский хр.: 25 км выше Нурека, 11.V.1983, 4 самца, 4 самки; 10 км выше Нурека, 900 м, 23.V.1983 (Б. А. Коротяев), 1 самка.

Сравнительные замечания. Новый вид очень близок к *C. fausti*, но хорошо отличается деталями скульптуры, окраски и опушения, формой надкрылий и особенно необычным опушением задних голеней и строением гениталий самца. Основное опушение тоньше, особенно на промежутках надкрылий, где у C. fausti волоски явственно утолщенные, слегка чешуйковидные, и обычно немного короче, чем у С. tadzhika. У ближневосточных видов (C. pectoralis и C. latifrons) волоски еще толще, чем у C. fausti. Надкрылья у C. tadzhika правильно-овальные, тогда как у других описанных видов перед их вершиной имеется слабый, но явственно видимый при взгляде сверху тупоугольный перегиб контура бокового края. Белое прищитковое пятно надкрылий у С. tadzhika разбито на две продольные полоски, а у остальных видов занимает два первых промежутка надкрылий, хотя на 1-м промежутке участок, занятый чешуевидными волосками, обычно короче, чем на 2-м, так что задний край пятна оказывается выемчатым посередине. Головотрубка с более тонкой скульптурой, чем у С. fausti, особенно в апикальной половине у самца, и совершенно голая, тогда как у С. fausti в базальных точках расположены тонкие прилегающие белые волоски. Пятна на диске переднеспинки имеются только у С. tadzhika и у С. fausti orientalis. Пятна на боках надкрылий отличают С. tadzhika от всех известных видов комплекса С. fausti. Интересно отметить, что такие же пятна хорошо развиты у других видов, распространенных в Таджикистане, Афганистане, Иране и южной Туркмении – C. exsanguis Voss и C. pilosella Voss, совершенно не родственных комплексу C. fausti. По форме вершины эдеагуса, несущей узкий срединный выступ, С. tadzhika напоминает скорее такие более крупные виды с белым прищитковым пятном, как *C. obscuriceps* (Pic) и C. multilineata (Peyerimhoff) и принадлежащий к совершенно другой видовой группе C. postica (Gyll.), чем другие виды комплекса C. fausti. Широко закругленная вершина и форма несклеротизованного окошка пластины тегмена также необычны для видов с белым прищитковым пятном; по этим признакам C. tadzhika приближается скорее к C. pallida (Ol.). У C. fausti вершина пластины тегмена отчетливо выемчатая, с меньшим числом щетинок, основание пластины с двумя зубцевидными выступами, и рисунок склеротизованных участков совершенно иной.

Corimalia tadzhika пока известен только из долины Вахша. В районе сбора типовой серии тамариск не образует крупных сплошных зарослей, а встречается отдельными кустами и небольшими группами вдоль ручьев, впадающих в Вахш, в саванноидном

ландшафте нижнего горного пояса с фисташково-кленовым редколесьем. Вместе с  $C.\ tadzhika$  на нем собраны  $Hypophyes\ minutissimus\ (Tournier)$  (в сравнительно небольшом количестве) и  $Coniatus\ splendidulus\ (F.)$ .

### БЛАГОДАРНОСТИ

Материал по новому виду собран вторым автором в ходе полевых исследований в Таджикистане, для участия в которых он был приглашен Х. А. Насреддиновым. Авторы глубоко благодарны сотруднику Института ботаники АН Туркмении (Ашхабад) Левановой, определившему в 80-е годы ХХ в. кормовое растение *С. tadzhika*, а также К. В. Макарову (Московский педагогический государственный университет) и Г. Э. Давидьяну (Всероссийский институт защиты растений, С.-Петербург–Пушкин) за изготовление фотографий жуков нового вида.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа Б. А. Коротяева выполнена на основе коллекции ЗИН в рамках государственной темы 122031100272-3.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Brisout de Barneville H. 1869. Monographie du genre *Nanophyes*, d'Europe et d'Algérie. L'Abeille **6**: 305–352. Korotyaev B. A. 1996. New data on the weevil tribe Corimaliini (Coleoptera: Apionidae). Zoosystematica Rossica **5** (1): 149–152.

Tournier H. 1868. De quelques nouveaux coléoptères d'Europe et d'Algérie. Annales de la Société Entomologique de France (4) 7 (4) [1867]: 561–570.

Winkler A. 1932. Catalogus Coleopterorum Regionis Palaearcticae. Pars 13. Wien: A. Winkler, cols 1521–1702.

# A NEW SPECIES OF THE WEEVIL GENUS *CORIMALIA* GOZIS (COLEOPTERA, NANOPHYIDAE) FROM TAJIKISTAN

V. V. Zherikhin, B. A. Korotyaev

Key words: weevils, new species, Tamarix, Corimalia, Tajikistan.

#### SUMMARY

A new species, *Corimalia tadzhika* Zherikhin et Korotyaev **sp. n.,** is described from the lower mountain belt of southern Tajikistan. The new species is very similar to *C. fausti* Reitter, but may be easily distinguished by the long semi-erect pubescence of black hairs on the inner face of hind tibia of both sexes and by the structure of the male genitalia.

УДК 595.782

# НОВЫЙ ДЛЯ ФАУНЫ КРЫМА ВИД ПЛОСКИХ МОЛЕЙ РОДА *AGONOPTERIX* HÜBNER, [1825] (LEPIDOPTERA, DEPRESSARIIDAE)

# © 2022 г. А. Л. Львовский

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

Поступила в редакцию 3.06.2022 г. После доработки 15.08.2022 г. Принята к публикации 15.08.2022 г.

В Крыму обнаружен *Agonopterix xeranthemella* Buchner, 2018, недавно описанный из Южной Европы. Он относится к группе видов с бледно-желтой с коричневатым оттенком окраской передних крыльев и от остальных представителей группы отличается мелкими деталями строения гениталий. Приведены рисунки гениталий обоих полов.

Ключевые слова: Lepidoptera, Depressariidae, Agonopterix, Крым.

**DOI:** 10.31857/S036714452203011X, **EDN:** HPFSYE

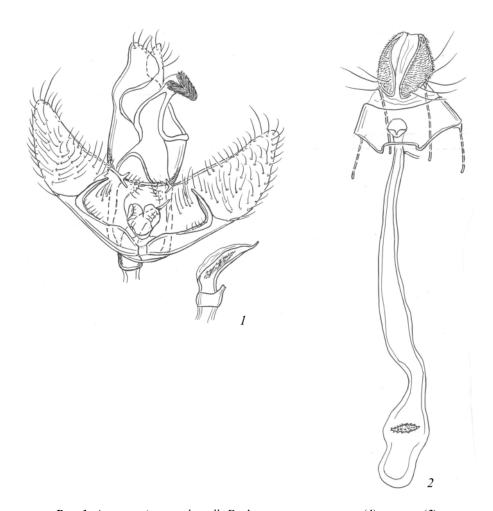
Род *Agonopterix* — самый обширный в семействе плоских молей и насчитывает более 250 видов, 29 из них было отмечено в Крыму. 32 экз. вновь обнаруженного вида хранятся в коллекции Зоологического института РАН, и 2 экз. — в коллекции Карадагского природного заповедника.

# Agonopterix xeranthemella Buchner, 2018 (рис. 1).

Материал. Южный берег Крыма, Карадаг: 25.VII.1984 (Будашкин), 1  $\circlearrowleft$ ; 18.III–25.IX.1985 (Будашкин), 6  $\circlearrowleft$ , 1  $\hookrightarrow$ ; 9.III–20.VII.1986 (Будашкин), 2  $\circlearrowleft$ ; 23.II–20.IX.1987 (Будашкин, Синёв), 16  $\circlearrowleft$ , 3  $\hookrightarrow$ ; 6. IV–31.VII.1988 (Будашкин), 1  $\circlearrowleft$ , 2  $\hookrightarrow$ ; 29.IV.1991 (Львовский), 3  $\circlearrowleft$ ; 18.IX.2009 (Львовский), 1  $\circlearrowleft$ .

Внешность бабочки. Длина переднего крыла 8.0–8.5 мм, размах передних крыльев 15.5–18.0 мм. Голова и грудь бледно-желтоватые со слабым коричневатым оттенком. Щупики дуговидно изогнутые вверх, светлые, иногда с темным ободком на вершинном членике. Переднее крыло бледно-желтое, с многочисленными темными крапинками. Две близко лежащие черные точки в середине радиальной ячейки не всегда заметны. Заднее крыло светлое, слегка сероватое.

Гениталии самца (рис. 1, *I*). Гнатос треугольный, покрыт крошечными шипиками. Клавус (склеротизованный отросток саккулуса) заметно сужается на вершине и доходит или почти доходит до верхнего края вальвы. Эдеагус короткий, заметно изогнутый, с многочисленными мелкими корнутусами.



**Рис. 1.** Agonopterix xeranthemella Buchner, гениталии самца (1) и самки (2).

Гениталии самки (рис. 1, 2). Яйцеклад короткий. Остиум расположен в середине 8-го стернита. Антрум маленький, чашевидный. Проток копулятивной сумки длинный, сама сумка маленькая. Сигнум в виде поперечной пластинки, покрытой маленькими зубчиками.

Сравнительный диагноз. Близок к *Agonopterix subpropinquella* (Stainton, 1849) и *A. laterella* ([Denis et Schiffermüller], 1775), от которых в строении гениталий самец отличается треугольной, а не овальной формой гнатоса с тупой вершиной, а самка – наличием двух маленьких выступов у проксимального края 8-го стернита.

Биология. Бабочки появляются в июле и после зимовки – в марте–мае. Гусеницы питаются на сухоцвете (*Xeranthemum* sp.) из семейства сложноцветных (Buchner, 2018).

Распространение. Франция, Македония, Греция, Турция и Крым (первое указание).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко благодарен Ю. И. Будашкину (Карадагский природный заповедник) и С. Ю. Синёву (Зоологический институт РАН) за помощь в сборе материала.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гостемы № 122031100272-3 «Систематика, морфология, экофизиология и эволюция насекомых».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Buchner P. 2018. Agonopterix xeranthemella, a new species of Depressariidae (Lepidoptera) from Europe and Turkey. Miscellaneous Papers. Ankara: Centre for Entomological Studies, no. 177, p. 1–9.

# A NEW TO THE FAUNA OF CRIMEA SPECIES OF THE FLAT MOTH GENUS *AGONOPTERIX* HÜBNER, [1825] (LEPIDOPTERA, DEPRESSARIIDAE)

# A. L. Lvovsky

Key words: Lepidoptera, Depressariidae, Agonopterix, Crimea.

#### SUMMARY

A little known moth *Agonopterix xeranthemella* Buchner, 2018 recently described from Southern Europe and Turkey was found in the southern Crimea. Figures of the genitalia of both sexes are given.

УДК 595.771

# ОБЗОР КОМАРОВ-ТОЛСТОНОЖЕК ГРУППЫ BIBIO POMONAE (F.) (DIPTERA, BIBIONIDAE) ФАУНЫ РОССИИ С ОПИСАНИЕМ НОВЫХ ВИДОВ

# © 2022. г. Н. П. 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 23.07.2022 г. После доработки 12.09.2022 г. Принята к публикации 12.09.2022 г.

Впервые исследован видовой состав группы *Bibio pomonae* на территории России. Подвид *B. pomonae iwasugensis* Ôuchi, 1940 впервые указан с о. Кунашир. По материалам с Курильских островов и из Тувы описаны три новых вида, сходных с *B. pomonae: Bibio kurilensis* **sp. n.**, *B. paramushirensis* **sp. n.** и *B. tuvensis* **sp. n.** Новые виды различаются по окраске и жилкованию крыла, строению шпор передних голеней и структурам гениталий: церок, тергита 9 и эдеагуса. Составлена определительная таблица видов группы *В. pomonae*.

Ключевые слова: Bibio kurilensis sp. n., B. paramushirensis sp. n., B. tuvensis sp. n., B. pomonae, B. pomonae iwasugensis, гениталии, тергит 9, церки, гипопрокт, эдеагус, стернит 9, определительная таблица, Россия.

DOI: 10.31857/S0367144522030121, EDN: HPINBL

Виды рода *Bibio* Geoffroy, 1762 разделяются на две основные группы по относительной длине поперечных жилок b-r и r-m. Первая (группа B. pomonae) характеризуется удлиненной базально-радиальной поперечной жилкой b-r, которая не менее чем вдвое превышает по длине радио-медиальную поперечную жилку r-m. В другой группе b-r и r-m равны по длине. К диагностическим признакам группы B. pomonae относится также темная окраска всего тела и конечностей у обоих полов, за исключением рыжих бедер.

В первую группу входят виды, близкие к *В. ротопае* (Fabricius, 1775) и *В. hortulanus* (Linnaeus, 1758), часть которых рассматривается в качестве самостоятельных, а часть – как подвиды и вариететы (Duda, 1930; Hardy, Takahashi, 1960; Fitzgerald, Skartveit, 1997). В состав группы помимо палеарктических видов *В. ротопае*, *В. consanguineus* и *В. kurentzovi* N. Krivosheina, 2022 (Кривошеина, 2022) входят неарктические виды *В. bryanti* Johnson, 1929 и *В. holtii* Мс Atee, 1921, распространенные в Канаде и США (Fitzgerald, Skartveit, 1997).

До последнего времени таксономический статус некоторых видов остается не совсем ясным. Так, в основной сводке по Bibionidae (Duda, 1930) рассматриваются В. pomonae и его темный вариетет В. pomonae var. consanguineus Loew, 1869, придание которому статуса самостоятельного вида или подвида считается необоснованным, тогда как по материалам с территории России В. consanguineus приводится в качестве самостоятельного вида (Кривошеина, 1969; Krivosheina, 1986). Описан также вариетет В. pomonae var. iwasugensis Ôuchi, 1940, который многие авторы считали синонимом В. pomonae. Позднее он был возведен в ранг подвида (Hardy, Takahashi, 1960), широко распространенного в Японии, на Северных Курильских островах и в северной Монголии (Hardy, 1973).

Анализ материала по *В. ротопае* из европейской части России, Тувы и с Дальнего Востока, в том числе из Южного Приморья, с Северных и Южных Курильских островов, показал значительное варьирование ряда признаков у изученных особей, что определило необходимость его более полного морфологического изучения.

Результаты исследования, приведенные впервые на основании анализа структур генитального аппарата самцов и строения головы самок, представлены в настоящей публикации. Большинство привлеченных признаков впервые используется в таксономии комаров-толстоножек, поэтому, возможно, их диагностическая значимость в дальнейшем будет уточняться.

#### ОПИСАНИЯ ВИДОВ ГРУППЫ *ВІВІО РОМОNAE*

**Bibio pomonae** (Fabricius, 1775) (рис. 1, *1*; 2).

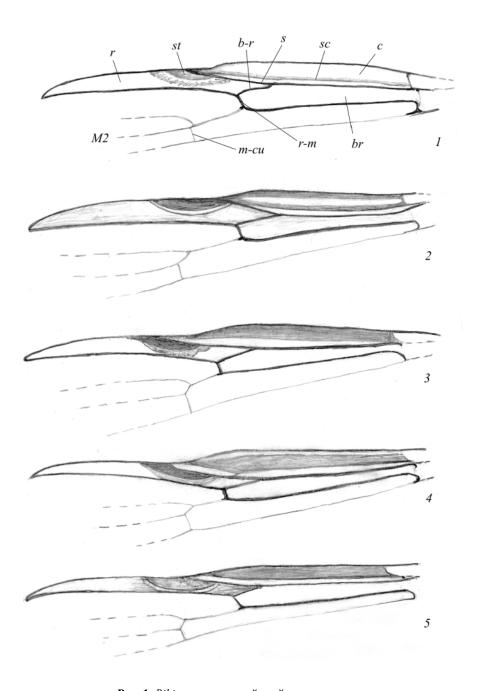
Материал. **Россия.** *Ямало-Ненецкий АО* [«Jamalo-Nenets. reg. Sal'evn. 67.06° N, 65.46° E»], 26-31.VII.2011 (К. Томкович),  $2 \, \bigcirc$ ,  $2 \, \bigcirc$ . *Вологодская обл.*, пос. Кадниковский, березняк-черничник: 11 и 17.VII.1962,  $2 \, \bigcirc$ . *Ярославская обл.*, Рыбинский р-н, ельник-кисличник с примесью березы, № 15, 25.V.1961 (Н. Кривошеина),  $1 \, \bigcirc$ . *Московская обл.*, Звенигородская биостанция, 20.VII.1979 (Г. Длусский),  $1 \, \bigcirc$  (Зоологический музей Московского государственного университета (МГУ)).

С а м е ц. Тело черное, с длинными черными волосками и щетинками; конечности, кроме темно-желтых бедер, темно-бурые. Крыло на всем протяжении светлое, прозрачное (рис. 1, I).

Голова черная, сверху овальная, ее длина немного меньше ширины (4:5). Глаза с торчащими темно-бурыми волосками, длина которых в 1.5–2.0 раза превосходит высоту глазкового бугорка. Пучок волосков, расположенный на глазковом бугорке, достигает его длины. Затылок с редкими черными волосками, вентральная сторона головы с волосками, длина которых достигает 2/3 ее высоты. Жгутик антенн 8-члениковый, последний членик округлый. Щупики 5-члениковые, длина последнего членика в 5 раз превосходит его ширину.

Грудь черная, на большем протяжении гладкая, блестящая. Плечевые бортики черные, с темно-бурыми краями. Среднеспинка и щиток мелко пористые, в светлом, сероватом опылении, наиболее заметном перед щитком. Длинные волоски расположены на среднеспинке в виде 4 продольных рядов, разделенных 3 голыми полосками. Длина волосков на среднеспинке в 2 раза превосходит высоту глазкового бугорка, перед щитком – в 3, а на щитке – в 4 раза. Плевры с пучком седоватых волосков на анэпистерне и катэпистерне.

Крыло прозрачное, с плоским небольшим прогибом над глазком. Костальная ячейка светло-серая, с размытой буроватой полоской перед светлой субкостой (см. рис. 1, *I*). Радиальная и базально-радиальная ячейка (далее в тексте — базальная) сероватые. Крыловой глазок удлиненный, в центре светло-бурый и с широкой размытой буроватой полоской по заднему краю. Глазок



**Рис. 1.** *Bibio* spp., передний край крыла самцов.

I-B. pomonae pomonae (Fabricius), 2-B. paramushirensis sp. n., 3-B. pomonae iwasugensis Ôuchi, 4-B. kurilensis sp. n., 5-B. tuvensis sp. n.

br — базальная ячейка, b-r — базально-радиальная поперечная жилка, c — костальная ячейка, m-cu — медиально-кубитальная поперечная жилка, r — радиальная ячейка, r-m — радиально-медиальная поперечная жилка, s — отрезок радиальной жилки перед глазком, sc — субкостальная жилка (субкоста), st — крыловой глазок.

расположен слегка дистальнее точки соприкосновения поперечных жилок b-r и r-m. Передние жилки (костальная и радиальные) желтовато-бурые, задние (медиальные и кубитальные) — бесцветные. Базально-радиальная поперечная жилка b-r в 3.0–3.5 раза длиннее r-m. Отрезок радиальной жилки перед глазком (s) в 1.7 раза короче глазка. Поперечная жилка m-cu отходит от развилка. Жужжальца черные.

Конечности. Коксы черные, с просвечивающими темно-бурыми пятнами. Бедра темно-желтые, голени и лапки темно-бурые. Задние бедра булавовидные, тонкие до середины, затемнены в основании, вершины бедер с узким черным кольцом. Внутренняя шпора передних голеней заострена, достигает середины наружной шпоры. Членики задних лапок вздуты. Базитарзус цилиндрический, сужен непосредственно в основании, в 3 раза короче голени, его длина в 4 раза превосходит ширину. Ширина базитарзуса составляет более половины ширины голени у вершины. Длина волосков на передних коксах превосходит ширину кокс и почти достигает их длины, на передних бедрах достигает их ширины, на средних — в полтора раза превосходит ширину бедер. Задние бедра, все голени и лапки с короткими щетинковидными волосками.

Брюшко черное, волоски на брюшке в 2 раза короче, чем на щитке.

Гениталии (рис. 2). Тергит 9 с глубокой, закругленной на дне выемкой, составляющей 2/3 длины тергита (рис. 2, 3). Поверхность тергита по краю выемки без волосков, но с длинными редкими щетинками. Базальная часть тергита под выемкой вдоль средней линии с шипиками, к которым вплотную примыкают тонкие волоски (рис. 2, 3, 4). Лопасти тергита широкие, скошены на вершине. Стернит 9 с широкой выемкой, достигающей в основании 2/3 ширины гонококсита (препарат). Наружный покров стернита под выемкой с мелкими простыми шипиками, окруженными тонкими волосками (рис. 2, 1).

Гоностили удлиненные, длина узкого вершинного отдела составляет не более половины его общей длины (рис. 2, 5). Аподема гонококситов с массивной треугольной вершиной и равным ей по длине стержневидным склеротизованным основанием (рис. 2, 1). Церки массивные, обрублены на вершине, их длина превышает ширину (рис. 2, 2), по всей поверхности с тонкими волосками и с длинными щетинками на вершине. Внутренняя часть церок с длинными тонкими и густыми перекрещивающимися волосками. Овальная темная пластинка гипопрокта в центре с ромбовидными и округлыми микропластинками, несущими по нескольку тупых бугорков. Базальный край темной пластинки с удлиненными шипиками. Боковые стороны гипопрокта с овальными пластинками, несущими многочисленные шипики. Эдеагус широкий, овальный, закруглен на вершине (рис. 2, 6), в базальном отделе сужен до относительно широкой трубки. Расширенная часть эдеагуса почти в 3 раза (28:10) превышает по длине трубчатый отдел. Оболочка эдеагуса двойная; внутренняя в виде колокола прикрывает 2/3 эдеагуса; наружная, более тонкая и прозрачная, охватывает весь комплекс фаллосомы (эдеагуса и парамер). Парамеры в виде двух пар дуговидно изогнутых стержней. Одна пара склеротизована, и ее внутренний конец примыкает к эдеагусу. Вторая пара светлая, с узким заостренным внутренним концом, расположенным вдоль боковой стороны эдеагуса. Наружные концы парамер расширены и сближены.

Длина тела 10 мм.

С а м к а. Тело черное, с черными волосками, конечности, кроме темно-желтых бедер, также черные. Крыло прозрачное, лишь слегка затемнено в костальной ячейке.

Голова черная, немного длиннее ширины (7 : 6), с редкими короткими черными волосками, на нижней стороне длина их едва достигает 2/3 высоты головы. Глазковый бугорок сзади с небольшим пучком черных волосков, длина которых равна высоте бугорка. Лоб плоский, с немного приподнятым закругленным, блестящим передним краем, в центре его – небольшое ромбовидное углубление, ближе к заднему краю которого расположен овальный лобный бугорок. Перед лобным бугорком и вдоль его боковых сторон – несколько косо направленных глубоких бороздок, непосредственно за бугорком несколько более тонких морщинок. Передний край лба с короткими блестящими валиками, сближающимися перед лобным бугорком под тупым углом.

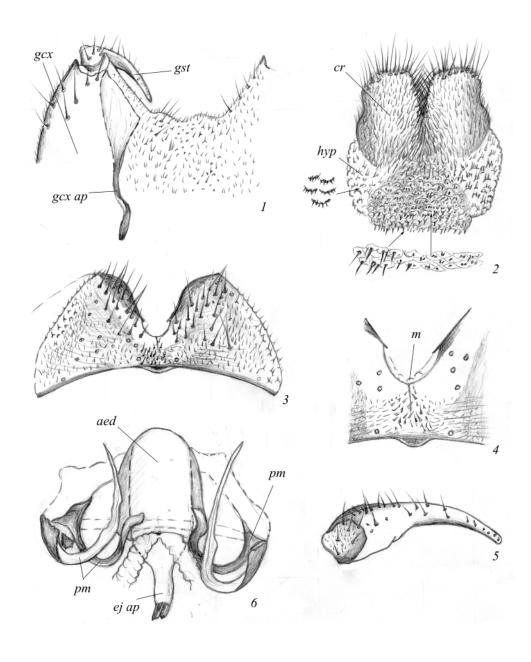


Рис. 2. Bibio pomonae pomonae (Fabricius), гениталии самца.

I — стернит 9 с аподемой гонококсита и гоностилем, 2 — церки и гипопрокт, 3 — тергит 9, 4 — участок тергита 9 под выемкой, 5 — гоностиль, 6 — парамеры и эдеагус.

aed — эдеагус, cr — церки,  $ej.\ ap$  — аподема эдеагуса, gcx — гонококсит,  $gcx.\ ap$  — аподема гонококсита, gst — гоностиль, hyp — гипопрокт, m — мембрана, pm — парамеры.

Валики продолжаются назад в виде узких блестящих полосок вдоль внутренних краев глаз. За лобным бугорком, вплоть до глазкового бугорка, лоб матовый, под срединным глазком с несколькими тонкими дуговидными бороздками. Вся матовая поверхность лба с равномерно расположенными щетинками, в основании которых — небольшие бугорки. Длина щетинок на лбу в 1.5 раза превышает высоту глазкового бугорка. Жгутик антенн с 8 четкими члениками, у одной самки виден маленький 9-й членик. Щупики удлиненные, два последних членика узкие, с немного расширенной вершиной, длина предпоследнего в 4 раза, последнего — в 5 раз превышает ширину.

Грудь черная, блестящая, с короткими черными волосками. Плечевые бортики черные, по краю темно-бурые. Среднеспинка со срединной блестящей полосой, наиболее широкой за плечевыми бортиками, вдоль нее, примерно как у самца, расположены густые короткие прилегающие волоски. Щиток с короткими густыми волосками, длина которых равна 1/2 его длины. Плевры с редкими, не образующими густых пучков волосками.

Крылья прозрачные; костальная ячейка светлая, буроватая перед светлой субкостой; радиальная ячейка прозрачная. Передние жилки (костальная и радиальные) светло-бурые, задние (медиальные и кубитальные) бесцветные. Основание крылового глазка расположено практически над точкой соединения b-r с r-m. Жилка b-r в 2-3 раза длиннее r-m. Отрезок радиальной жилки перед глазком в 1.5 раза короче глазка. Поперечная жилка m-cu отходит от медиальной за развилком. Жужжальца черные.

Конечности. Коксы и трохантеры черные, блестящие, передние и задние коксы заметно вздуты. Бедра темно-желтые, с черными кольцами на вершине, голени и лапки темно-бурые. Шпоры передних голеней темно-бурые, утолщены в основании, на вершине тупые. Вершина внутренней шпоры достигает середины наружной. Коксы с короткими волосками, лишь передние с волосками, длина которых равна ширине кокс. Все бедра, голени и лапки с короткими щетинковидными волосками.

Брюшко черное, блестящее, с короткими редкими волосками; церки черные.

Длина тела 11 мм.

Распространен в северной и средней полосе Западной Европы, особенно в горах (Duda, 1930). Конкретные сведения приводятся из Исландии, Скандинавии, Германии, Австрии, Швейцарии, Словакии и Болгарии (Ресіпа, 1965; Franz, 1989; Fitzgerald, Skartveit, 1997; Skartveit, Thaler, 2001). На территории России номинативный подвид обычен в лесных районах, включая весь север европейской и азиатской частей до Чукотки, Камчатки и о. Сахалин (Кривошеина, 1969; Krivosheina, 1986; Skartveit, Greve, 1995; Fitzgerald, Skartveit, 1997; Кривошеина, Хрулева, 2015). В старых публикациях (Маtsumura, 1916, 1931; Окаda, 1938) отмечен на о. Сахалин, северных и средних Курильских островах (Россия), на островах Хоккайдо и Хонсю (Япония).

# Bibio pomonae iwasugensis Ôuchi, 1940 (рис. 1, 3; 3).

Материал. **Россия**, *Сахалинская обл.*, о. Кунашир, пос. Менделеево, лёт в кронах бархата (*Phellodendron sachalinense*), № 35, 21.IX.1972; № 18, 19.IX.1976; № 4, 21.IX.1976, 3  $\circlearrowleft$ , и 9.IX 1972, 15.IX.1976, 2  $\supsetneq$  (Н. Кривошеина).

С а м е ц. Тело, за исключением рыжих бедер, черное, блестящее, с черными волосками; крыло прозрачное, затемнена только костальная ячейка.

Голова черная, сверху почти округлая, ее длина немного меньше ширины (4.0 : 4.5). Глаза с буроватыми волосками, их длина в 2.0–2.5 раза превышает высоту глазкового бугорка. Бугорок сзади с густым пучком длинных черных волосков, длина которых превышает его длину. Длина волосков на вентральной стороне головы меньше высоты головы. Жгутик антенн с 7 крупными и маленьким 8-м члениками. Базальный членик жгутика квадратный, остальные поперечные, их

длина в 2 раза меньше ширины. Щупики удлиненные, 5-члениковые, два последних членика цилиндрические, лишь слегка расширены на вершине, длина каждого из них в 5 раз превосходит ширину.

Грудь черная, блестящая, с тонкими поперечными бороздками на боковых сторонах и мелко пунктированная в основании щетинок. Плечевые бортики черные, с темно-бурыми концами. Среднеспинка в тонком светлом опылении, расположенном преимущественно на участках с волосками, остальная ее поверхность блестящая, с 4 продольными рядами щетинок, разделенными 3 голыми полосками; спереди щетинки густые и границы рядов слабо заметны. Плевры с пучками щетинок на анэпистернах и катэпистернах. Длина волосков на среднеспинке в 3–4 раза, на заднем крае перед щитком — в 4, на щитке — в 5 раз превосходит высоту глазкового бугорка и в 2 раза — его длину.

Крыло прозрачное, с плоским прогибом над глазком (рис. 1, 3). Костальная ячейка перед темной субкостой буроватая. Вся остальная поверхность крыла, включая заднюю половину костальной ячейки, радиальную и базальную ячейки, бесцветная. Передние жилки (костальная и радиальные) темно-бурые, задние — светло-желтые, при этом кубитальные — буровато-желтоватые. Крыловой глазок буроватый, как костальная ячейка. Его задний край с узкой белой и с более широкой размытой светло-бурой полоской, примыкающей к радиальной жилке. Основание глазка расположено перед точкой соприкосновения b-r с r-m. Жилка b-r в 2.5 раза длиннее r-m. Отрезок радиальной жилки перед глазком (s) в 1.5s-3.0 раза короче глазка. Жужжальца черные.

Конечности. Все коксы и трохантеры черные. Передние бедра целиком темно-желтые, средние и булавовидные задние с узкой темной полоской в основании и с бурым кольцом у вершины. Голени и лапки темно-бурые, шпоры рыжие. Передние голени узкие, их шпоры широкие в основании, сужены и округлены на вершине. Внутренняя шпора передних голеней достигает середины наружной шпоры, но иногда лишь на 1/4 короче наружной шпоры. Членики задних лапок вздуты, базитарзус цилиндрический, в 3 раза короче задней голени, его длина в 5 раз превышает ширину. Передние коксы с густыми длинными волосками, длина которых превосходит ширину кокс и почти равна их длине. Средние и задние коксы с более короткими и редкими волосками. Длина волосков передних бедер достигает 2/3 ширины бедра, средних — несколько превосходит его ширину, задних — меньше ее. Голени и лапки с короткими щетинковидными волосками.

Брюшко черное, с длинными черными волосками как на среднеспинке.

Генитали (рис. 3). Выемка тергита 9 с широко расходящимися боковыми сторонами, закруглена в основании (рис. 3, 1, 2), ее глубина составляет не более половины длины тергита. Конусовидные лопасти широкие, округлены на вершине. Длинные щетинки наиболее густые в вершинной половине лопастей. Мелкие тонкие волоски расположены преимущественно на наружной стороне лопастей, поверхность лопастей вдоль выемки и вдоль средней линии тергита 9 под выемкой без волосков и щетинок, иногда лишь с единичными тонкими волосками (рис. 3, 6). Стернит 9 с выемкой, ее глубина составляет 1/4 его длины (рис. 3, 4). Ширина выемки немного превосходит ее глубину и составляет не менее 2/3 ширины гонококсита. Наружная поверхность стернита с простыми тонкими волосками и единичными длинными щетинками.

Гоностили слегка дуговидно изогнуты, на вершине тупые и округленные, их узкий вершинный отдел слегка длиннее расширенного основания. Аподема гонококситов с пластинкой неправильной формы и с длинным склеротизованным стержнем (рис. 3, 5). Церки массивные, широкие, на вершине округлены (рис. 3, 3). Поверхность церок с короткими тонкими волосками, вершина с густыми длинными щетинками. Затемненная пластинка гипопрокта не вытянута в длину, овальная, ее поверхность с микропластинками, несущими короткие заостренные щетинки или тупые бугорки. Базальный край пластинки с удлиненными щетинками. Эдеагус удлиненно-овальный, с параллельными боковыми сторонами и с трубчатым основанием. Трубчатый отдел по ширине составляет не менее трети эдеагуса. Длина расширенного отдела эдеагуса в 3.5 раза превышает длину трубчатого отдела. Две пары удлиненных дуговидно изогнутых парамер окружают эдеагус (рис. 3, 7).

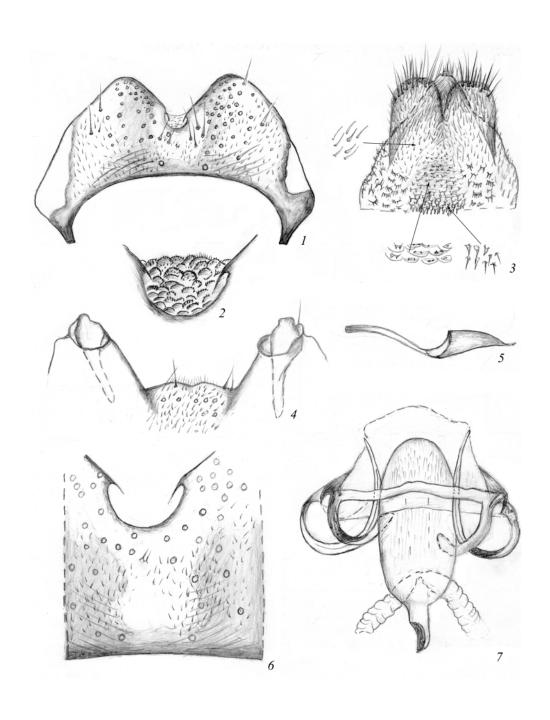


Рис. 3. Bibio pomonae iwasugensis Ôuchi, гениталии самца.

I — тергит 9, 2 — дно выемки тергита 9, 3 — церки и гипопрокт, 4 — вершина стернита с гоностилями, 5 — аподема гонококсита, 6 — участок тергита 9 под выемкой, 7 — эдеагус с парамерами.

Длина тела 9.5-10.5 мм.

Самка. Голова удлиненная, длина ее на четверть превосходит ширину. Длина вентральных волосков головы достигает 2/3 высоты головы. Глазковый бугорок сзади с разреженными короткими щетинками, длина которых не превышает половину длины бугорка. Лоб плоский, его ширина равна двойной ширине глаза. Передний приподнятый край лба гладкий, блестящий, с 2 короткими поперечными валиками и с узкими блестящими полосками вдоль внутренних краев глаз. Лобный бугорок расположен в небольшом углублении, ограниченном 2 или 3 косыми боковыми бороздками с каждой стороны. Поверхность лба между лобным и глазковым бугорками плоская, мелкобугристая, с редкими торчащими щетинками, длина которых превышает высоту глазкового бугорка. Жгутик антенн с 8 члениками. Базальный членик чашевидный, его длина составляет 2/3 ширины, 2—7-й членики короткие, поперечные, их длина в 2 раза меньше ширины. Последний членик маленький, округлый. Щупики удлиненные и тонкие, длина каждого из двух последних члеников в 5 раз превышает ширину.

Грудь черная, блестящая, с короткими черными волосками. Плечевые бортики черные, вдоль наружной стороны бурые. Плевры под крылом и между передними и средними коксами с бурыми пятнами. Среднеспинка с 4 рядами густых щетинок и 3 голыми, разделяющими их продольными полосками. Боковые голые полоски не сплошные, в среднем отделе с несколькими рядами щетинок, разделяющими их на две изолированные полоски. Волоски на щитке и на дорсальной стороне среднеспинки перед щитком не менее длины щитка.

Крыло прозрачное, костальная ячейка буроватая на всем протяжении от костальной до светлой субкостальной жилки. Радиальная, базальная ячейки и остальная поверхность крыла прозрачные. Передние жилки темно-бурые, задние — прозрачные, почти бесцветные, лишь с легким желтоватым оттенком. Длина жилки b-r в 3 раза превосходит длину r-m. Основание крылового глазка в виде узкой светлой полоски расположено непосредственно над точкой соединения b-r-c-r-m. Глазок в 1.5 раза длиннее отрезка радиальной жилки перед ним. Жужжальца черные.

Конечности. Коксы и трохантеры черные, блестящие, бедра темно-желтые, с узкими черными кольцами на вершине. Основания средних и булавовидных задних бедер затемнены снизу. Голени и лапки черно-бурые, шпоры передних голеней рыжие. Длина наружной шпоры в 1.5–1.7 раза превосходит длину внутренней шпоры. Передние коксы с длинными волосками, достигающими их ширины. Передние и средние бедра с тонкими длинными волосками. Задние бедра, все голени и лапки с короткими щетинковидными волосками.

Брюшко черное, блестящее, с редкими короткими волосками, церки черные.

Длина тела 11.5-12.0 мм.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Положение крылового глазка и поперечной жилки *теси*, судя по рис. За в работе Оучи (Ôuchi, 1940), соответствует признакам особей с о. Кунашир (см. рис. 1, 3, наши материалы). Совпадает также топография длинных щетинок на лопастях тергита 9 (рис. 26 в работе Харди и Такахаси (Hardy, Takahashi, 1960); рис. З, *I*, наши материалы). Уточнение таксономических признаков подвида в значительной степени затруднено из-за разногласий в литературе (Ôuchi, 1940; Hardy, Takahashi, 1960; Hardy, 1967). Так, по материалам из Японии (рис. За, Ôuchi, 1940) глазок крыла сильно удлинен, его основание расположено непосредственно над точкой соединения *b-г* с *г-т*, не смещен дистально, а отрезок радиальной жилки перед глазком в 2 раза короче глазка. У экземпляров из Монголии (рис. 3b, Нагdy, 1967) крыловой глазок значительно смещен дистальнее и отрезок радиальной жилки (*s*) перед ним в 2.5 раза длиннее глазка. Длинные щетинки на тергите 9 образуют густой пучок в среднем отделе лопастей (рис. 26с, Hardy, Takahashi, 1960) или равномерно рассеяны по всей их поверхности (рис. 3d, Hardy, 1967). Приведенный первоначально рисунок эдеагуса *В. ротопае iwasugensis* (Hardy, 1967) схематичен, и

детальное сравнение с нашими материалами затруднено, хотя общие контуры этой структуры совпадают.

Распространение. Подвид обычен в Японии, зарегистрирован в Монголии, указывается для Северных Курильских островов (Ôuchi, 1940; Hardy, Takahashi, 1960; Hardy, 1967, 1973), обнаружен в России на о. Кунашир.

# Bibio kurilensis N. Krivosheina, sp. n. (рис. 1, 4; 4).

Материал. Голотип, ♂: **Россия,** *Сахалинская обл.*, Северные Курильские острова, о. Уруп [Urup, Ukromnaya Bay], № 2, 20.VIII.1996. Паратипы: там же, 20.VIII.1996 (А. Лелей), 1 ♀; Южные Курильские острова, о. Кунашир, берег моря, 14.IX.1976 (Н. Кривошеина), 1 ♀. Голотип и паратипы нового вида передаются на хранение в Зоологический музей МГУ.

С а м е ц. Тело и конечности, кроме желтых бедер, темные, с черными волосками; крыло светлое, прозрачное, костальная ячейка затемнена перед субкостой.

Голова черная, на виде сверху округлая; длина длинных седоватых вентральных волосков достигает высоты головы. Глазковый бугорок с пучком длинных черных волосков, превышающих по длине бугорок. Глаза с торчащими темно-бурыми волосками, длина которых в 1.5 раза превосходит высоту глазкового бугорка. Жгутик антенн с 8 четкими члениками. Базальный членик массивный, его длина превосходит ширину, 2–7-й членики поперечные, в 2 раза короче ширины, последний маленький, округлый. Щупики с удлиненными и слегка расширенными на вершине двумя последними члениками, длина которых в 5–6 раз превосходит ширину.

Грудь черная, блестящая, плечевые бортики черные, края темно-бурые. Среднеспинка спереди за плечевыми бортиками с овальным широким блестящим выступом, ограниченным поперечным рядом густых волосков. Выступ с тонкими поперечными бороздками, а боковые стороны среднеспинки в мелкой пунктировке, местами с короткими светлыми волоскоми или светлым опылением. Поверхность среднеспинки с 4 продольными рядами волосков (узкими срединными и более широкими боковыми), разделенными 3 голыми полосками. Щиток с пучком длинных волосков, в 1.5 раза превышающих по длине щиток. Плевры с пучком редких волосков на анэпистернах и катэпистернах, на последнем также со светлым опылением. Длина волосков на среднеспинке в 2–3 раза, перед щитком — в 3–4, а на щитке — в 4–5 раз превосходит высоту глазкового бугорка.

Крыло прозрачное, беловатого оттенка, с прогибом над серединой крылового глазка (рис. 1, 4). Костальная ячейка перед субкостой светло-бежевая с просветлением непосредственно под костальной жилкой и с узкой буроватой полоской вдоль субкосты. Костальная ячейка за субкостой, радиальная и базальная ячейки прозрачные, как и остальная поверхность крыла. Передние жилки темно-бурые, задние бесцветные. Крыловой глазок в центре бурый, заметно темнее костальной ячейки; его задний край размыт, светло-бурый. Глазок слегка смещен дистальнее точки соединения b-r с r-m. Жилка b-r в 2.5 раза превосходит по длине r-m. Отрезок радиальной жилки перед глазком в 1.7 раза короче глазка. Жужжальца черные.

Конечности. Коксы и трохантеры черные, бедра равномерно желтые, на вершине с бурым кольцом. Задние бедра в основании светло-бурые, все голени и лапки темно-бурые. Шпоры передних голеней светло-бурые, вершина внутренней шпоры на четверть заходит за середину наружной шпоры. Задние лапки слегка вздуты, удлиненные, цилиндрические. Базитарзус задних лапок сужен непосредственно в основании, в 3 раза короче голени. Длина базитарзуса в 5 раз превосходит ширину, а ширина составляет не более половины ширины голени у ее вершины. Передние и задние коксы с густыми седоватыми волосками. Длина волосков превышает ширину кокс и почти достигает их длины. Передние и средние бедра с тонкими волосками, длина которых достигает ширины бедер. Задние булавовидные бедра, все голени и лапки с короткими щетинковилными волосками.

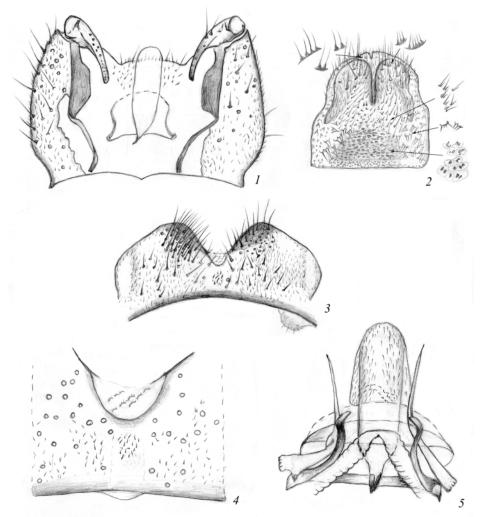


Рис. 4. Bibio kurilensis sp. п., гениталии самца.

I — внутренняя часть гениталий, 2 — церки и гипопрокт, 3 — тергит 9, 4 — участок тергита 9 под выемкой, 5 — эдеагус с парамерами.

Брюшко черное, блестящее, местами с серебристым опылением и с черными волосками, наиболее длинными в его основании. Волоски на брюшке не короче, чем на среднеспинке.

Ге н и т а л и и (рис. 4). Тергит 9 с конусовидной, округленной в основании выемкой (рис. 4, 3, 4) на 2/3 длины тергита. Лопасти асимметричные, расширены с наружной стороны, края тергита с довольно густыми волосками от основания почти до самой вершины, вдоль края выемки волоски отсутствуют. Срединный отдел тергита под выемкой на большем протяжении голый, с изолированной группой мелких шипиков лишь вдоль средней линии (рис. 4, 4). Длинные густые щетинки расположены преимущественно на внутренней стороне лопастей. Стернит 9 с выемкой, глубина которой не менее ширины гонококсита (рис. 4, 1), поверхность вдоль выемки с мелкими простыми волосками.

Гоностили слегка дуговидно изогнуты, на вершине тупые и округленные, их узкий вершинный отдел слегка длиннее расширенного основания. Аподема гонококситов с удлиненной, не-

правильной формы вершинной пластинкой и равным ей по длине дуговидно изогнутым базальным стержнем. Церки широкие, массивные, на вершине округлены и слегка скошены наружу, их длина превосходит ширину (рис. 4, 2). Вдоль внутренней границы церок опушение редкое и не образует густой полоски из перекрещивающихся волосков. Покровы вдоль внутренней стороны церок в их основании с удлиненными шипиками. Длинные щетинки расположены на поверхности гипопрокта и просвечивают на церках. Гипопрокт вблизи вершины с группами из 2–6 сближенных в основании длинных щетинок. Затемненная пластинка гипопрокта округлена, не оттянута в удлиненную вершину, ее поверхность с овальными микропластинками, на которых расположены короткие, слегка вытянутые темные бугорки. Эдеагус удлиненный, цилиндрический, округлен на вершине и конусовидно сужен до широкой короткой трубки в основании (рис. 4, 5), аподема эдеагуса с 2 заостренными выступами. Длина расширенной части эдеагуса не менее чем в 4.5–5.0 раза превосходит длину его конусовидного основания. Парамеры относительно короткие, слегка дуговидно изогнуты, одна пара склеротизована. Наружный конец светлых парамер решетчатый, соединен с воронковидными структурами базального отдела аподемы гонококсита.

Длина тела 8.5 мм.

С а м к а. Тело черное, с черными волосками; бедра рыжие; крыло прозрачное, со светло-бурой костальной ячейкой.

Голова. Длина головы на четверть превосходит ширину. Ширина лба равна двойной ширине глаза. Глазковый бугорок сзади с пучком волосков, длина которых меньше длины бугорка. Вентральные волоски головы редкие, длина их достигает 2/3 высоты головы. Лоб плоский, с приподнятым блестящим передним краем. Ромбовидное углубление в центре переднего края с округлым лобным бугорком, окруженным короткими боковыми бороздками, сходящимися перед бугорком под прямым углом. Узкие блестящие валики расположены вдоль внутренних краев глаз. За лобным бугорком и боковыми бороздками расположена узкая поперечная впадина, за которой поверхность лба до глазкового бугорка плоская, мелкобугорчатая, с рассеянными торчащими волосками, длина которых превышает высоту глазкового бугорка. В основании глазкового бугорка под срединным глазком — узкие дутовидные бороздки. Жгутики антенн 8-члениковые; базальный членик чашевидный, его длина равна ширине; 2—6-й членики поперечные, два последних членика частично слиты. Щупики с удлиненными тонкими члениками, два последних немного расширены на вершине, длина каждого из них в 5 раз превышает ширину.

Грудь черная, мелко пунктированная; плечевые бортики черные, края их темно-бурые. Среднеспинка с 2 узкими срединными рядами густых коротких волосков и с 2 более широкими боковыми рядами рассеянных волосков, разделенными 3 голыми полосками. Щиток с пучком коротких волосков, более коротких, чем он. Плевры с редкими рассеянными волосками. Катэпимеры в верхней половине с густыми светлыми микроволосками.

Крыло прозрачное, бесцветное. Костальная ячейка светло-бурая, с четкой беловатой полоской под костальной жилкой. Глазок светло-бурый, не смещен дистально от точки соединения поперечных жилок b-r и r-m. Передние жилки бурые, медиальные — бесцветные, кубитальные и анальная желтоватые или светло-бурые. Жилка b-r в 2.3-2.7 раза длиннее r-m. Глазок в 1.5-1.7 раза длиннее отрезка радиальной жилки перед ним. Жужжальца с темно-серой головкой и светлой рукояткой.

Конечности. Коксы и трохантеры черные. Передние и средние бедра рыжие, с узким темным кольцом на вершине. Задние бедра рыжие на боковой стороне, буроватые в основании и у вершины. Шпоры передних голеней рыжеватые, наружная шпора в 2 раза длиннее внутренней шпоры, но вершина последней не доходит до середины наружной шпоры. Передние коксы с длинными волосками, длина которых достигает их ширины, и с густыми, светлыми микроволосками на боковых сторонах. Бедра, голени и лапки с короткими щетинковидными волосками, задний край передних и средних бедер дополнительно с редкими удлиненными волосками.

Брюшко черное, блестящее, с короткими и редкими волосками; церки черные.

Длина тела 12 мм.

Распространение. Россия, Курильские острова (Уруп и Кунашир).

С равнительные замечания. Вид наиболее сходен с подвидом *В. ротопае iwasugensis*, но костальная ячейка крыла не равномерно бурая между костальной и субкостальной жилками, а с четкой беловатой полоской непосредственно под костальной жилкой. Отличия в строении гениталий указаны в определительной таблице.

# Bibio paramushirensis N. Krivosheina, sp. n. (рис. 1, 2; 5).

Материал. Голотип,  $\Diamond$ : **Россия**, *Сахалинская обл.*, о. Парамушир [«Paramushir, Vasil'eva Bay»], № 1, 16.VIII.1997 (А. Лелей, С. Стороженко). Паратипы: там же, о. Онекотан, 9.VIII.1996, 7.VIII.1996 [«Onekotan, Terrasny Cape, 9.VIII.1996, Resvy Stream, 7.VIII.1996»], 2  $\Diamond$ ; о. Уруп [«Urup, Ukromnaya Bay, 20.VIII.1996»] (А. Лелей), 1  $\Diamond$ . Голотип и паратипы нового вида передаются на хранение в Зоологический музей МГУ.

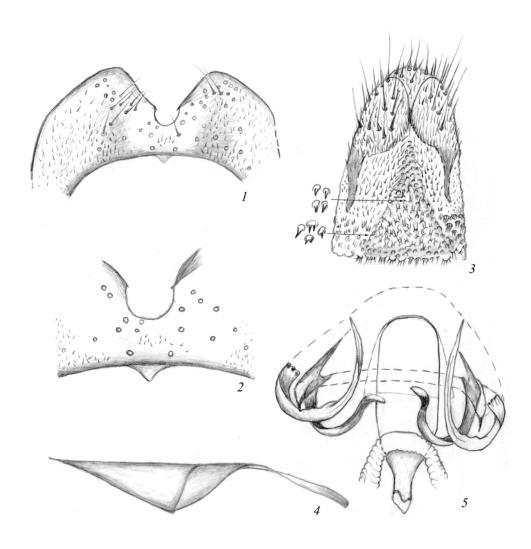
С а м е ц. Тело черное, с длинными черными волосками; бедра темно-рыжие; крылья прозрачные, костальная ячейка слегка затемнена, со срединной белой полосой.

Голова черная, овальная, с длинными черными волосками, ее ширина превышает длину (9:7). Глаза с торчащими светло-бурыми волосками, длина которых в 2 раза превышает высоту глазкового бугорка, сзади бугорок с редкими волосками, равными ему по длине. Вентральные волоски головы длинные, густые, длина их достигают высоты головы. Жгутик антенн с 8 члениками; базальный членик массивный, его длина превышает ширину; 2—6-й членики поперечные, два последних членика сближены. Щупики 5-члениковые, с удлиненными двумя последними члениками, длина 4-го в 4, 5-го – в 4.5–5.0 раза превосходит ширину.

Грудь черная, блестящая; плечевые бортики черные, со светло-бурыми концами над передними дыхальцами. Среднеспинка с 4 продольными рядами густых волосков и с 3 узкими голыми, разделяющими их полосками, с тонкими поперечными бороздками на голых полосках, и в мелкой пунктировке и сером опылении на волосистых. Длина волосков на среднеспинке в 2–3 раза превосходит высоту глазкового бугорка, длина волосков на щитке в 1.5 раза превосходит его длину и волосков перед ним. Плевры с густыми пучками волосков на ан- и катэпистернах.

Крыло прозрачное, с плоским прогибом над крыловым глазком (рис. 1, 2). Костальная ячейка перед субкостой буроватая, с широкой срединной белой полоской (рис. 1, 2). Радиальная и базальная ячейки со слабо выраженным буроватым или желтоватым оттенком, почти не отличаются от бесцветной мембраны остальной части крыла. Передние жилки (костальная и радиальные) темно-бурые, задние жилки (медиальные и кубитальные) бесцветные. Крыловой глазок бурый, темнее костальной ячейки, его задний край с узкими светлым и темным кантами. Узкое основание глазка расположено над точкой соединения b-r с r-m. Жилка b-r в 3 раза длиннее r-m. Отрезок радиальной жилки перед глазком в 1.5-2.0 раза короче глазка. Поперечная жилка m-cu отходит от медиальной жилки за развилком. Жужжальца черные.

Конечности. Коксы и трохантеры черные, блестящие; бедра темно-рыжие, с черным кольцом на вершине и с черной полосой снизу в основании. Голени и лапки темно-бурые. Шпоры передних голеней бурые, внутренняя шпора заметно короче наружной, ее вершина достигает лишь 1/3 длины наружной шпоры. Возможно, обе шпоры со сломанной вершиной, так как у всех паратипов внутренняя шпора более длинная, достигает середины наружной шпоры. Задние лапки вздуты, цилиндрические, базитарзус сужен непосредственно в основании, в 5 раз длиннее ширины, в 3 раза короче и в 2 раза уже задней голени. Наиболее длинные волоски на передних и задних коксах, волоски передних кокс по длине почти равны коксам. Длина тонких сероватых волосков на передних и средних бедрах превосходит ширину бедер. Задние бедра, голени и лапки с короткими щетинковидными волосками.



**Рис. 5.** *Bibio paramushirensis* sp. n., гениталии самца.

I — тергит 9, 2 — участок тергита 9 под выемкой, 3 — церки и гипопрокт, 4 — аподема гонококсита, 5 — эдеагус с парамерами.

Брюшко черное, блестящее, с длинными черными волосками, длина которых достигает длины тергита.

Гениталии (рис. 5). Тергит 9 с округленной в основании выемкой, занимающей 2/3 его длины (рис. 5, I). Лопасти тергита конусовидные, но асимметричные, с пологой наружной стороной. Поверхность тергита вдоль выемки без волосков, лишь с единичными длинными щетин-ками. Тергит под выемкой с группой мелких одиночных шипиков, разобщенных с волосками, расположенными в его базальном отделе (рис. 5, I, I). Аподема гонококситов с массивной треугольной заостренной пластинкой и с более коротким базальным стержнем (рис. 5, I). Церки овальные, длиннее ширины, к вершине заметно сужаются (рис. 5, I), с густыми волосками и просвечивающими длинными щетинками на гипопрокте. Темная пластинка гипопрокта сильно удлиненная, ее заостренная вершина с простыми конусовидными шипиками, а расширенная ба-

зальная часть — со сдвоенными шипиками. Основание пластинки с овальными микропластинками, несущими группы из 3 или 4 удлиненных щетинок. Эдеагус на большем протяжении с параллельными сторонами, округлен на вершине и резко сужен в основании, трубчатый. Расширенная часть эдеагуса в 3.5 раза длиннее суженного основания. В вершинной половине эдеагус покрыт конусовидным вершинным чехлом и более светлым прозрачным наружным покрывалом, прикрывающим весь комплекс фаллосомы, т. е. эдеагус и парамеры. Две пары парамер — в виде удлиненных, дуговидно изогнутых стержней (рис. 5, 5). Одна пара внутренними концами соприкасается со срединным отделом эдеагуса, а узкий светлый внутренний конец второй пары парамер расположен параллельно боковой стороне эдеагуса. Наружный конец светлых парамер решетчатый, соединяется с выступом базальной части аподемы гонококсита.

Длина тела 11 мм.

С а м к а. Тело черное, с короткими темными волосками; бедра темно-рыжие; крыло практически беспветное.

Голова удлиненная (6.5: 5.5), с разреженными черными волосками, вентральные волоски наиболее длинные. Длина волосков на задней поверхности глазкового бугорка достигает 2/3 длины бугорка. Лоб спереди слегка приподнят, овальный, блестящий. Две группы из 5 или 6 тонких дуговидных бороздок симметрично расположены вдоль средней линии, овальный лобный бугорок расположен во впадине между ними. Вдоль боковых сторон лба и внутренних краев глаз размещены узкие блестящие валики. Поверхность лба от лобного до глазкового бугорка мелкобугристая, с редкими щетинками. Непосредственно перед глазковым бугорком до 5 дуговидных бороздок. Лоб с торчащими короткими щетинками, длина которых в средней части лба в 1.5 раза превышает высоту глазкового бугорка. Жгутик антенн с 8 члениками; базальный членик почти квадратный, 2—7-й поперечные, последний крупный, округлый. Щупики удлиненные, закруглены на вершине, длина предпоследнего членика в 5 раз, а последнего — в 6 раз превосходит ширину.

Грудь черная, местами блестящая, плечевые бортики бурые на всем протяжении. Среднеспинка опушена как у самца, но с более короткими волосками, прилегающими спереди и торчащими сзади. Волоски на щитке равны ему по длине и длиннее волосков на среднеспинке. Плевры без заметных пучков волосков.

Крыло прозрачное, костальная ячейка в центре с широкой беловатой срединной полоской и с бурыми узкими полосками по краям. Передние жилки (костальная и радиальные) темно-бурые. Медиальные жилки частично бесцветные, кубитальные и анальная — светло-желтые. Глазок бурый, с белым и темно-бурым кантами по заднему краю, его основание расположено перед или над точкой соединения b-r с r-m. Глазок почти в 1.5 раза длиннее отрезка радиальной жилки, расположенного перед ним. Жилка b-r в 2.2—3.2 раза длиннее r-m. Жужжальца черные.

Конечности. Коксы и трохантеры черные, блестящие, бедра темно-рыжие с затемненными концами. Голени и лапки темно-бурые. Внутренняя шпора передних голеней удлиненная, превышает по длине половину наружной шпоры (2.0 : 3.5), но ее вершина достигает лишь середины наружной шпоры. Коксы, передние и средние бедра с тонкими, более короткими, чем у самца, волосками. Длина волосков на передних бедрах составляет не более половины ширины бедра, на средних достигает их ширины. Голени и лапки с короткими щетинковидными волосками.

Брюшко и церки черные.

Длина тела 12 мм.

Распространение. Россия, Курильские острова (Онекотан, Парамушир, Уруп).

Сравнительные замечания. Вид резко отличается от всех других рассмотренных видов окраской костальной ячейки крыла с белой срединной полосой перед субкостальной жилкой. Отличия в строении гениталий даны в определительной таблице.

# Bibio tuvensis N. Krivosheina, sp. n. (рис. 1, 5; 6).

Материал. Голотип,  $\circlearrowleft$ : **Россия**, *Тува*, предгорья хр. Западный Саян, окрестности г. Шагонар, № 5, 5.VIII.1973 (Н. Кривошеина). Паратипы: там же, березняк на склоне, 5.VIII.1973 (Н. Кривошеина), 2  $\circlearrowleft$ ; там же, № № 40, 41, 6.VIII.1973 (Б. Мамаев), 2  $\circlearrowleft$ . Голотип и паратипы передаются на хранение в Зоологический музей МГУ.

С а м е ц. Тело черное, с черными волосками; бедра темно-желтые; крылья прозрачные, слегка желтоватые, костальная ячейка перед субкостой буроватая.

Голова черная, с черными волосками, на виде сверху овальная, ее длина меньше ширины (7:8). Волоски на глазах темно-бурые, их длина в 1.5 раза превышает высоту глазкового бугорка. Бугорок сзади с небольшим пучком волосков, длина которых превосходит его длину. Длина вентральных волосков головы составляет не более половины высоты головы. Жгутик антенн 8-члениковый; базальный членик чашевидный, его длина меньше ширины; 2—6-й членики поперечные; 7-й — овальный, двойной. Щупики 5-члениковые, 1-й членик короткий, 3-й утолщен, его длина в 2 раза, а длина двух последних в 4 и 6 раз превосходит ширину.

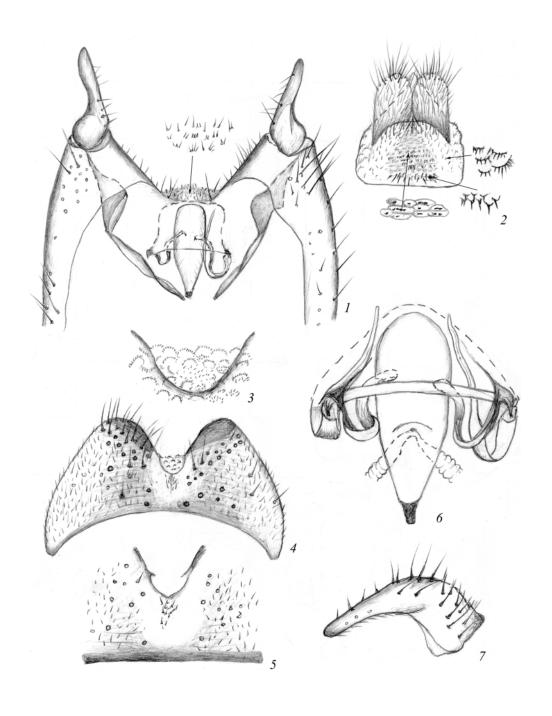
Грудь черная, блестящая, с темными, седоватыми на вершине, разреженными волосками; плечевые бортики бурые, по краям над передними дыхальцами – светло-бурые. Среднеспинка сверху в тонкой штриховке, с длинными волосками, собранными в 4 продольные, изолированные друг от друга полосы. Длина волосков в переднем отделе среднеспинки в 1.5–2 раза превышает высоту глазкового бугорка. Щиток с черными волосками, в 1.5 раза более длинными, чем щиток и волоски среднеспинки. Плевры с пучком густых волосков на анэпистерне и с более редкими волосками на катэпистерне.

Крыло прозрачное, с желтоватым оттенком, с прогибом над крыловым глазком. Костальная ячейка перед субкостой светлая, буроватая, с узкой темно-бурой полоской вдоль субкостальной жилки (рис. 1, 5). Радиальная ячейка и передний отдел базальной ячейки желтоватые вблизи глазка, почти не отличающиеся от более светлой окраски остальной поверхности крыла. Передние (костальная и радиальные) жилки бурые, задние (медиальные и кубитальные) темно-желтые, но медиальные жилки в основании бесцветные. Жилка b-r в 1.5-1.7 раза длиннее r-m. Крыловой глазок равномерно бурый, с тонким светлым и темным кантом по заднему краю, заметно смещен к вершине крыла от точки соединения b-r с r-m. Глазок в 1.5-2.0 раза длиннее отрезка радиальной жилки перед ним. Поперечная жилка m-cu расположена вблизи развилка медиальных жилок.

Конечности. Коксы и трохантеры темно-бурые, бедра темно-желтые, с затемненными концами. Голени и лапки темно-бурые, задние лапки вздуты, все членики цилиндрические. Обе шпоры передних голеней удлиненные, вершина внутренней шпоры достигает середины наружной (длина внутренней шпоры превосходит половину длины наружной шпоры). Базитарзус сужен в основании, его длина в 5 раз превосходит ширину, а ширина достигает 2/3 ширины голени у вершины. Длина волосков передних и задних кокс превышает ширину кокс. Передние бедра с волосками, длина которых достигает 2/3 ширины бедра, средние – с волосками, длина которых равна ширине бедер. Задние бедра, голени и лапки с короткими щетинковидными волосками. Жужжальца черные.

Брюшко черное, отчасти блестящее, с черными и седоватыми волосками.

Гениталии (рис. 6). Тергит 9 с округленной в основании выемкой, занимающей 2/3 его длины; лопасти тергита конусовидные, симметричные и дуговидно округленные на вершине (рис. 6, 3, 4). Тергит вдоль края выемки без волосков, лишь с единичными длинными щетинками, не образующими густых скоплений, но более плотно расположенными ближе к вершине лопа-



**Рис. 6.** *Bibio tuvensis* sp. n., гениталии самца.

I — внутренняя часть гениталий, 2 — церки и гипопрокт, 3 — дно выемки тергита 9, 4 — тергит 9, 5 — участок тергита 9 под выемкой, 6 — эдеагус с парамерами, 7 — гоностиль.

стей. Под выемкой — узкая изолированная полоска из единичных коротких шипиков (рис. 6, 4, 5). Стернит 9 с широкой выемкой, ее дно слегка выпуклое (рис. 6, 1). Ширина выемки в основании равна половине ширины гонококсита, а глубина превосходит его ширину.

Гоностили дуговидные, узкий вершинный отдел немного короче расширенного основания (рис. 6, 7). Аподема гонококситов с треугольной суженной и заостренной вершиной и узким, местами расширенным, стержневидным и заостренным на конце основанием (рис. 6, 1). Церки широкие, округлены на вершине, с густыми волосками по всей поверхности и длинными тонкими щетинками на вершине (рис. 6, 2). Темная площадка гипопрокта слабо удлинена, на вершине округлена, с густыми поперечными ромбовидными и округлыми микропластинками, несущими преимущественно тупые бугорки; основание пластинки с длинными тонкими щетинками. Гипопрокт вокруг темной пластинки с тонкими щетинками на овальных микропластинках. Эдеагус удлиненный, на вершине округлен, в базальной половине без обособленной трубки, постепенно сужается до узкого основания затемненной аподемы эдеагуса. Расширенная часть эдеагуса немного длиннее его сужающегося базального отдела (4 : 3). Парамеры в виде 2 пар извилистых стержней (рис. 6, 6), овальный расширенный внутренний конец склеротизованной пары парамер соприкасается с эдеагусом. Узкий светлый внутренний конец второй пары парамер на большей части длины расположен параллельно телу эдеагуса.

Длина тела 9.5 мм.

С а м к а. Тело черное, с черными волосками; бедра темно-желтые; крыло прозрачное, лишь костальная ячейка темно-желтая перед субкостой.

Голова черная, с черными волосками, слегка удлиненная (7:6), овальная. Ширина лба равна совокупной ширине глаз. Глазковый бугорок сзади с пучком волосков, длина которых достигает 2/3 длины бугорка. Длина вентральных волосков головы равна половине ее высоты. Лоб плоский, передний отдел не приподнят, закруглен, черный и блестящий, с маленьким овальным лобным бугорком, не выступающим над поверхностью лба (вид сбоку). Блестящие валики расположены вдоль внутренних краев глаз, дуговидно изогнуты в переднем отделе лба и сближены перед лобным бугорком. Валики на уровне переднего края глаз сплющены, с плотно расположенными округлыми мелкими выступами. Поверхность лба от лобного бугорка до уровня среднего отдела глаз матовая, с тонкими, слабо намеченными поперечными дуговидными бороздками, далее до глазкового бугорка мелкобугристая. Глазковый бугорок спереди под срединным глазком с блестящим выступом в тонких поперечных бороздках, доходящих до основания бугорка. Средний отдел лба с торчащими щетинками, длина которых достигает высоты глазкового бугорка. Жгутик антенн с 8 четко обособленными члениками. Базальный членик чашевидный, 2-7-й членики поперечные, 8-й меньших размеров, округлый. Щупики удлиненные, 5-члениковые, 3-й членик постепенно расширяется к вершине, его длина в 2.5 раза превосходит максимальную ширину. Два последних членика расширены на вершине, длина последнего членика в 5 раз превосходит его максимальную ширину.

Грудь черная, блестящая, с короткими черными волосками, плевры под крылом (на анэпимере) бурые. Плечевые бортики черные, по краю, над передними дыхальцами, светло-бурые. Среднеспинка с широкой блестящей срединной полосой. Щиток с густыми короткими, равного размера волосками, не превышающими его по длине. Плевры с редкими седоватыми волосками.

Крыло. Костальная ячейка полупрозрачная, светлая, буроватая с темной узкой полоской вдоль субкосты. Крыловой глазок с четкими границами, светлый, буроватый в центре и с узким темным кантом вдоль заднего края. Глазок заметно смещен к вершине крыла, от точки соединения b-r с r-m. Жилка b-r в 2-3 раза длиннее r-m. Размер отрезка радиальной жилки перед крыловым глазком варьирует: от равного глазку до в 2 раза более короткого. Жужжальца черные.

Конечности. Коксы и трохантеры темно-бурые, блестящие, бедра темно-желтые, с черными вершинными узкими кольцами, основания бедер не затемнены. Голени и лапки темно-бурые. Шпоры передних голеней рыжие, массивные, на вершине заострены. Вершина внутренней шпо-

ры достигает середины наружной шпоры. Длина наиболее длинных волосков на передних коксах достигает ширины кокс. Все бедра, голени и лапки с короткими щетинковидными волосками.

Брюшко темно-бурое, блестящее, с короткими редкими седоватыми волосками и с черными церками.

Длина тела 13-14 мм.

Распространение. Вид описан из Тувы (окр. г. Шагонар).

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. По общей окраске тела и жилкованию крыла вид относится к группе *В. ротопае*, но среди всех известных видов выделяется наиболее выраженной желтоватой окраской крыла и более короткой жилкой *b-r*. Первоначально предполагалось, что экземпляры из Тувы, близкой к территории Монголии, окажутся представителями *В. ротопае iwasugensis*, но детальное исследование наших материалов и сведений о подвиде из Монголии (Hardy, 1967) выявило резкие различия между ними. Крыловой глазок у самца *В. tuvensis* лишь слегка смещен к вершине крыла от точки соединения *b-r* с *r-m*, а отрезок радиальной жилки перед глазком почти в 2 раза короче глазка. У монгольского экземпляра *В. р. iwasugensis* крыловой глазок значительно смещен к вершине крыла от точки соединения *b-r* с *r-m*, а отрезок радиальной жилки перед глазком в 2.5 раза длиннее глазка (рис. 3b, Hardy, 1967). К сожалению, приведенный впервые рисунок эдеагуса схематичен (рис. 3c, Hardy, 1967), и детальное сравнение с нашими материалами затруднительно, но контуры эдеагусов резко различаются.

# ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ ГРУППЫ BIBIO POMONAE ПО CAMЦAM

3. Крылья бесцветные, лишь костальная ячейка светло-серая, с размытой буроватой полоской перед светлой субкостой (рис. 1, 1). Тергит 9 с мелкими шипиками под выемкой, которые вместе с мелкими волосками образуют сплошное поле в базальном отделе тергита (рис. 2, 3). Длина светлого трубчатого отдела эдеагуса в 2 раза превышает его ширину (рис. 2, 6). Жилка b-r в 3.0–3.5 раза длиннее r-m. Расширенная часть эдеагуса почти в 3 раза длиннее суженного основания ........ - Костальная ячейка перед субкостой от желтовато-бурой до светло-бурой или бежевой (рис. 1, 2-5). Тергит 9 под выемкой без шипиков или с единичными изолированными шипиками. Светлый отдел трубки эдеагуса короткий, не длиннее своей ширины, или эдеагус без трубчатого отдела ................................ 4. 4. Костальная ячейка крыла перед субкостой светло-бурая, с белой срединной полосой (рис. 1, 2). Радиальная и первая базальная ячейки со слабо выраженным буроватым или желтоватым оттенком, почти не отличаются от бесцветной остальной части крыла. Глазок бурый, темнее костальной ячейки. Эдеагус удлиненно-овальный, с трубчатым основанием (рис. 5, 5). Расширенная часть эдеагуса в 3.5 раза длиннее трубчатого отдела. Внутренняя шпора достигает 1/3 длины наружной шпоры. Жилка b-r в 3 раза длиннее r-m ...... **B. paramushirensis** sp. n. - Костальная ячейка перед субкостой окрашена равномерно, желтовато-бурая или буроватая, без срединной светлой полосы (рис. 1, 3-5). Внутренняя шпора передних голеней не короче половины наружной шпоры ...... 5. 5. Глазок смещен от точки соединения b-r с r-m к вершине крыла (рис. 1, 5). Задние жилки желтые, медиальные – бесцветные в основании. Жилка b-r короткая, лишь в 1.5-1.7 раза длиннее r-m. Эдеагус наиболее широкий на вершине, в базальной половине постепенно сужается непосредственно к основанию аподемы эдеагуса (рис. 6, 6). Расширенная апикальная часть эдеагуса немного длиннее конусовидной базальной части (4:3). Тергит 9 под выемкой с единичными ред-- Глазок расположен над точкой соединения b-r с r-m или приближен к их уровню (рис. 1, 3, 4). Задние жилки бесцветные, или медиальные жилки светло-желтые. Жилка b-r в 2.5 раза длиннее r-m. Эдеагус с четко суженным трубчатым основа-6. Костальная ячейка перед субкостой бурая, равномерно окрашена по всей поверхности. Задние жилки светло-желтые. Эдеагус удлиненно-овальный, с параллельными боковыми сторонами и трубчатым основанием (рис. 3, 7). Расширенный отдел эдеагуса в 3.5 раза длиннее суженного основания. Тергит 9 под выемкой, как правило, без волосков и шипиков или с редкими волосками (рис. 3, 1, 6) ..... ...... B. pomonae iwasugensis Ôuchi. - Костальная ячейка перед субкостой светлая, буроватая, с беловатой полоской непосредственно под костальной жилкой и с узкой буроватой полоской вдоль субкосты (рис. 1, 4). Задние жилки бесцветные. Эдеагус удлиненный, цилиндрический, округлен на вершине и конусовидно сужен до широкой короткой трубки в основании (рис. 4, 5). Расширенный отдел эдеагуса не менее чем в 4.5-5.0 раза длиннее его трубчатого основания. Тергит 9 под выемкой с изолированной группой мелких шипиков (рис. 4, 3) ...... **B. kurilensis** sp. n.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кривошеина Н. П. 1969. Сем. Bibionidae Комары-толстоножки. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 5. Двукрылые, блохи. Первая часть. М.; Л.: Наука, Ленинградское отделение, с. 433—442.
- Кривошеина Н. П. 2022. Новый вид рода *Bibio* Geoffroy, 1764 *B. kurentzovi* sp. n., близкий к *B. consanguineus* Loew, 1869 (Diptera, Bibionidae). Энтомологическое обозрение **101** (1): 173–182. https://doi.org/10.31857/S0367144522010129
- Кривошеина Н. П., Хрулева О. А. 2015. Новый вид рода *Bibio* (Diptera, Bibionidae) из тундр азиатской части России. Зоологический журнал **94** (1): 56–61. https://doi.org/10.7868/S0044513415010079
- Duda O. 1930. Bibionidae. In: E. Lindner (ed.). Die Fliegen der palaearktischen Region. Lieferung 45. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Erwin N\u00e4gele) G. M. B. H., p. 1-72.
- Fitzgerald S., Skartveit J. 1997. Holarctic distributions in the genus *Bibio* (Diptera: Bibionidae). Entomologica Scandinavica **28** (1): 103–119.
- Franz H. 1989. Familie Bibionidae. In: H. Franz Diptera Orthorrhapha. Die Nordost Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Eine Gebietsmonographie VI/I. Innsbruck: Wagner, p. 103–107.
- Hardy D. E. 1967. Bibionidae. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei (Diptera). Reichenbachia 9 (22): 191–200.
- Hardy D. E. 1973. Bibionidae II. Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr. Z. Kaszab in der Mongolei. Faunistische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden 4 (12): 105–111.
- Hardy D. E., Takahashi M. 1960. Revision of the Japanese Bibionidae (Diptera, Nematocera). Pacific Insects 2 (4): 383–449.
- Krivosheina N. P. 1986. Family Bibionidae. In: Á. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 4. Sciaridae–Anisopodidae. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 319–330.
- Matsumura S. 1916. [Thousand insects of Japan. Additamenta]. Vol. 2 (Diptera). Keisei-sha, Tokyo. p. [2] + 185–474 + [4], pls. 16–25. [In Japanese]
- Matsumura S. 1931. 6000 Illustrated Insects of Japan-Empire. Tokyo: Toko Shoin, 406 p.
- Okada I. 1938. Die Bibioniden Japans (Diptera, Nematocera). Journal of the Faculty of Agriculture Hokkaido Imperial University 42 (2): 189–220.
- Ouchi Y. 1940. On some March flies from China and Japan with new species description. Journal of the Shanghai Science Institute. Sect. **3**, **4**: 289–297.
- Pecina P. 1965. Bohemian March-flies (Diptera, Bibionidae) in the National Museum, Prague. Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae 11 (108): 285–298.
- Skartveit J., Thaler K. 2001. Neue Fundortangaben von Haarmücken (Diptera, Bibionidae) aus Tirol. Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck 88: 281–286.

# A REVIEW OF THE MARCH FLIES OF THE *BIBIO POMONAE* (F.) (DIPTERA, BIBIONIDAE) SPECIES GROUP FROM RUSSIA WITH THE DESCRIPTIONS OF NEW SPECIES

#### N. P. Krivosheina

Key words: Bibio kurilensis sp. n., Bibio paramushirensis sp. n., Bibio tuvensis sp. n., Bibio pomonae, B. pomonae iwasugensis, genitalia, tergite 9, cercus, hypoproct, aedeagus, sternite, key, Russia.

#### SUMMARY

The composition of the *pomonae* species group of the genus *Bibio* Geoffroy, 1762 is studied in Russia for the first time. The subspecies *B. pomonae iwasugensis* Ôuchi, 1940 is recorded from Kunashir Island for the first time. Three new species very similar to *Bibio pomonae* are described: *B. kurilensis* **sp. n.** and *B. paramushirensis* **sp. n.** from the Kuril Islands, and *B. tuvensis* **sp. n.** from the Republic of Tyva. The new species differ in the coloration of wing, morphology of the spurs on fore tibia and the structure of genitalia: the shape of cerci, tergite 9 and aedeagus. A key to species of the *pomonae* group is composed.

# ЮБИЛЕИ И ПАМЯТНЫЕ ДАТЫ

УДК 59.007

# СЕРГЕЙ ПЕТРОВИЧ ТАРБИНСКИЙ (1902–1942): К 120-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

© 2022 г. А. А. Федотова, <sup>1</sup>\* А. В. Горохов, <sup>2</sup>\*\* А. В. Лачининский <sup>3</sup>\*\*\*

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники РАН
Университетская наб., 5/2, С.-Петербург, 199034 Россия
\*e-mail: f.anastasia.spb@gmail.com

<sup>2</sup>Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

\*\*e-mail: orthopt@zin.ru

<sup>3</sup>Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций (ФАО), Виале делле Терме ди Каракалла, Рим, 00153 Италия [Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) Viale delle Terme di Caracalla, Rome, 00153 Italy]

\*\*\*e-mail: alexandre.latchininsky@fao.org

Поступила в редакцию 17.08.2022 г. После доработки 3.09.2022 г. Принята к публикации 3.09.2022 г.

Сергей Петрович Тарбинский (1902—1942) был выдающимся энтомологом, трудившимся в Институте прикладной зоологии и фитопатологии в Ленинграде (= Санкт-Петербурге) в 1925—1941 гг. Его деятельность была связана с исследованиями по систематике и экологии прямокрылых, а также с прикладной энтомологией (биологическим контролем сельскохозяйственных вредителей) и чтением лекций для студентов. За время службы в этой организации он участвовал в экспедициях на Кавказ, опубликовал множество статей по систематике и фаунистике прямокрылых (включая описания новых видов, родов и таксонов более высоких рангов), а также монографию по фауне прямокрылых Азербайджана с таблицами для определения всех известных таксонов этого региона. С. П. Тарбинский работал также над книгой по сверчковым фауны СССР и над определителем насекомых европейской части СССР, но в 1941 г. он был призван в Советскую Армию, и в 1942 г. погиб, защищая Ленинград. Материалы к его книге по сверчковым не сохранились, но первый определитель насекомых европейской части СССР был опубликован в виде книги только в 1948 г. (с С. П. Тарбинским и Н. Н. Плавильщиковым как редакторами и секционными авторами).

*Ключевые слова:* Сергей Петрович Тарбинский, биография, Институт прикладной зоологии и фитопатологии, Ленинград (= Санкт-Петербург), прямокрылые, систематика, экология, биологический контроль.

### DOI: 10.31857/S0367144522030133, EDN: HPINWR

Сергея Петровича Тарбинского помнят главным образом как систематика прямокрылых, но официально почти вся его карьера была связана с прикладной энтомологией. Он трудился на станциях защиты растений (СТАЗРА) в Москве и Ленинграде, преподавал в Институте прикладной зоологии и фитопатологии (ИЗИФ) (Ленинград), по заданиям сельскохозяйственных ведомств ездил в командировки для изучения прямокрылых и организации мер борьбы с вредителями сельского хозяйства. Сохранность документов этих организаций оставляет желать лучшего. В 1920-х и 1930-х гг. Тарбинский работал как систематик с коллекциями Зоологического музея Академии наук (с 1930 г. – Зоологический институт), однако эта деятельность оставила мало документальных следов, а их поиск в данный момент невозможен из-за переезда Санкт-Петербургского филиала Архива РАН.

По случаю 120-летия С. П. Тарбинского мы публикуем те немногие сведения о его судьбе, которые удалось найти в архивах С.-Петербурга и Москвы, а также в переписке, сохранившейся в фонде Б. П. Уварова<sup>1</sup>. Мы надеемся, что это поможет поиску более подробных сведений о судьбе этого талантливого ортоптеролога, чья недолгая жизнь оборвалась в первую, самую тяжелую блокадную зиму 1941–1942 гг.

Больше всего биографических данных, которые нам удалось обнаружить в Санкт-Петербургских архивах, содержатся в двух анкетах из фонда Ленинградского губернского отдела народного образования, датированных сентябрем 1925 г. и октябрем 1926 г. (ЦГА СПб, ф. 2552, оп. 2, д. 2859, лл. 221–225). Из них мы узнаем, что Сергей Петрович Тарбинский родился 27 января 1902 г. в Сергиевом Посаде в семье мелких служащих. Его отцу, Петру Петровичу, в 1925 г. было 58 лет, матери, Анне Ивановне, – 53 года. У Сергея был младший брат Серафим², сестры Агния 15 лет и Вера 12 лет³. С. П. Тарбинский учился в Первой единой трудовой школе второй степени в Сергиеве, а затем поступил на естественное отделение физико-математического факультета Московского государственного университета (МГУ), где специализировался по зоологии. Еще в студенческие годы он начал работать в системе защиты растений Наркомата земледелия. В весенне-летние сезоны 1922 и 1923 гг. он был инструктором Отдела защиты растений от вредителей Наркомзема в Москве; с июля по ноябрь

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Борис Петрович Уваров (1886—1970) эмигрировал в Великобританию в 1920 г., но до начала Второй мировой войны он поддерживал активную переписку с энтомологами в Советском Союзе: как со своими давними друзьями (В. Ф. Болдыревым, А. П. Семеновым-Тян-Шанским, Н. Я. Кузнецовым и многими другими), так и с молодыми ортоптерологами, которых он, вероятно в шутку, называл своими заочными аспирантами. Среди них были С. П. Тарбинский, Г. Я. Бей-Биенко, Л. Л. Мищенко. Переписка сохранилась в фонде Лондонского противосаранчового центра в Национальном архиве Великобритании (The National Archives, Kew, AY 20).

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Серафим Петрович Тарбинский (1907–1966) и его сын Юрий Серафимович Тарбинский (1937–2003) также стали энтомологами, изучали главным образом энтомофауну Киргизии.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> В фонде ВИЗР имеется отчет за 1937 г. фитопатолога Щекинского опорного пункта ВИЗР В. Тарбинской «Изучение биофенологии парши яблок в связи с экологическими условиями и сортовым составом насаждений» (ЦГА НТД СПб, ф. 356, оп. 2-1, д. 196). Возможно, это отчет Веры Петровны Тарбинской.

1924 г. – специалистом по борьбе с амбарными вредителями Московской СТАЗРА<sup>4</sup>, параллельно занимаясь систематикой прямокрылых в Зоологическом музее МГУ.

С февраля 1925 г. он – специалист Северной областной СТАЗРА в Ленинграде и преподаватель Курсов по борьбе с вредителями сельского хозяйства, организационно связанных с этой станцией<sup>5</sup>. В анкете 1925 г. указано, что с июня 1925 г. С. П. Тарбинский состоял в Профсоюзе работников земли и леса СССР, а в армии он никогда не служил. Анкета, датированная октябрем 1926 г., в качестве адреса указывает Девятую линию Васильевского острова, дом 32, квартиру 4 и упоминает, что на его иждивении находится младший брат Серафим 19 лет.

Курсы по борьбе с вредителями сельского хозяйства, организованные усилиями Н. Н. Богданова-Катькова из Северной областной СТАЗРА в 1922 г., подвергались реорганизации чуть ли не каждый год. Их помнят главным образом под названием Институт прикладной зоологии и фитопатологии (Колчинский, Федотова, 2011). Из отчетов этого института следует, что С. П. Тарбинский заведовал лабораторией морфологии и систематики насекомых и читал курс по вредным прямокрылым «Отчет о работе высших курсов прикладной зоологии и фитопатологии за 1934—1936 гг.» сообщает нам, что С. П. Тарбинский был в числе тех преподавателей, кто получал у слушателей высокие оценки (РГАЭ, ф. 7486, оп. 17, д. 450).

Из отчетов ИЗИФ и других обнаруженных нами архивных источников<sup>7</sup> мы узнаем, что в 1927, 1928 и 1930 гг. С. П. Тарбинский совершал поездки на Кавказ для изучения фауны прямокрылых и других вредителей, в 1929 г. – в Ашхабад на борьбу с пустынной саранчой, а в 1933 г. – в Уральскую обл. В письмах к Б. П. Уварову в 1930-е гг. Тарбинский жаловался на высокую педагогическую нагрузку в ИЗИФ (например, в 1934–1936 гг. у него было по 600 часов в год), из-за которой на таксономическую работу у него оставалось крайне мало времени, а для работы с коллекциями Зоологического института он мог выделять только 1–2 дня в месяц.

Документы, размещенные на портале pamyat-naroda.ru, говорят, что 9 августа 1941 г. С. П. Тарбинский был призван на фронт (Архив военкомата по г. Санкт-Петербургу, Отдел по Центральному району, д. 10000221, с. 362). Он был ранен и скончался зимой 1941—1942 гг. в блокадном Ленинграде.

Бо́льшая часть публикаций С. П. Тарбинского посвящена фаунистике и систематике прямокрылых СССР. Им были описаны многочисленные новые таксоны ранга от подвида до подсемейства: около 10 новых родов и подродов, а также свыше 30 новых

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup> Московская СТАЗРА располагалась тогда по адресу: ул. Садовая-Триумфальная, д. 10.

<sup>5</sup> И станция, и курсы располагались в 1920–1930-х гг. по адресу: ул. Чайковского, д. 7.

<sup>&</sup>lt;sup>6</sup> См. отчеты в изданиях этих курсов / института: «Известия Курсов прикладной зоологии и фитопатологии» (1923–1929), «Известия Института борьбы с вредителями и болезнями растений» (1930–1932), «Известия Высших курсов прикладной зоологии и фитопатологии» (1936–1941) и др. Небольшое количество документов по ИЗИФ сохранилось в Центральном государственном историческом архиве С.-Петербурга, Центральном государственном архиве историко-политических документов С.-Петербурга и в Российском государственном архиве экономики. В 1958 г. ИЗИФ был преобразован в Факультет усовершенствования агрономов по защите растений Великолукского сельскохозяйственного института.

 $<sup>^7</sup>$  Личное дело С. П. Тарбинского, 1925–1927 (ЦГА СПб, ф. 2004, оп. 2, д. 4901); письма С. П. Тарбинского к Б. П. Уварову сохранились за период с 1924 по 1938 г. (The National Archives, Kew, AY 20/77, Pt 2, и AY 20/79, Pt 3).

видов и подвидов саранчовых; 2 новых подсемейства, 3 новых рода и подрода, а также около 10 новых видов и подвидов кузнечиковых; 4 новых рода и 6 новых видов сверчковых. Большинство из этих таксонов признаются валидными до сих пор, хотя для некоторых иногда предлагается иной статус. Так, в известном интернет-каталоге «Orthoptera Species File» установленные им подсемейства Glyphonotinae и Onconotinae приняты как трибы в составе подсем. Tettigoniidae, что логично для Onconotini, но, очевидно, неправильно для Glyphonotinae; последний таксон явно заслуживает сохранения в своем первоначальном ранге. Кроме того, в поисковой системе этого же каталога Сергей Петрович Тарбинский спутан с его братом, Серафимом Петровичем, и последнему приписаны все таксоны прямокрылых, описанные Сергеем Петровичем; в действительности же Серафим Петрович описал лишь Conophyma pavlovskii в 1955 г., а все другие таксоны прямокрылых с авторством С. П. Тарбинского были описаны Сергеем Петровичем (с 1925 г. по 1948 г. включительно).

В 1940 г. был опубликован основной ортоптерологический труд Сергея Петровича – определитель прямокрылых Азербайджана (Тарбинский, 1940), который содержал много новых данных и впервые позволил определять все известные на тот период таксоны прямокрылых для одной из важных территорий юга СССР. По словам покойного Л. Л. Мищенко, перед самым началом Великой Отечественной войны Сергей Петрович интенсивно работал над монографией по фауне сверчковых СССР. К сожалению, ее рукопись или иллюстрации к ней в блокадном Ленинграде не сохранились, но в коллекции Зоологического института РАН хранятся экземпляры сверчковых с определительными этикетками, из которых можно понять, что Сергей Петрович собирался описывать новые роды и виды. В частности, он намеревался разделить бывший род Brachytrupes Serville на два: африканский и азиатский (последний был описан лишь в 1983 г. и назван Tarbinskiellus Gorochov в честь его фактического первооткрывателя). Именем Сергея Петровича было названо около 10 видов и подвидов прямокрылых (как «tarbinskii» и «tarbinskyi»), а также один род саранчовых (Tarbinskia Mistshenko). Венцом его короткой, но плодотворной жизни стал первый определитель насекомых европейской части СССР, подготовленный коллективом авторов (включая Сергея Петровича) и опубликованный под редакцией С. П. Тарбинского и Н. Н. Плавильщикова (Тарбинский, Плавильщиков, 1948) уже после смерти Сергея Петровича.

В ряде публикаций С.П. Тарбинский рассматривал экологические особенности изучаемых им прямокрылых, важные для понимания роли некоторых видов как вредителей сельского хозяйства. В 1930 г. он опубликовал ревизию саранчовых рода Calliptamus Serville, в которой описал новые виды, ранее не различавшиеся в составе сборного вида итальянский прус — C. italicus (Linnaeus) (Тарбинский, 1930). Из них в Средней Азии наряду с настоящей итальянской саранчой распространен туранский (или богарный) прус — C. turanicus Tarbinsky. Помимо отличий в структурных признаках и окраске эти два вида различаются и по фототаксису: туранский прус летит на свет, а итальянский — нет. В 1932 г. вышли 2 публикации Сергея Петровича по марокской саранче. В одной из них он описал необычную форму Dociostaurus maroccanus (Thunberg) (он назвал ее xanthocnema) с желтыми голенями, а в другой — убедительно показал наличие стадной и одиночной фаз у этого вида, подробно описав фазовые различаю в строении и окраске у личинок и имаго. Его наблюдения подтвердили осторожное предположение Б. П. Уварова (Уваров, 1927: с. 236) о существовании четко различающихся по строению и окраске фаз у D. maroccanus. С. П. Тарбинский вы-

делил следующие признаки одиночной фазы в отличие от стадной: более мелкие размеры; более низкий индекс Е/F (отношение длины надкрылья к длине заднего бедра), и более яркую окраску с более явственными темными перевязями на задних бедрах и темными точками на надкрыльях. С. П. Тарбинский пытался также найти фазовые различия в строении эпифаллуса мароккской саранчи; сделать это ему не удалось, зато его исследования позволили выявить различия в строении эпифаллуса у самцов из разных географических регионов. Последняя находка весьма интересна, так как многие гнездилища мароккской саранчи отделены друг от друга непреодолимыми естественными барьерами, что препятствует обмену генетическим материалом между местными популяциями и может приводить к микроэволюционным процессам на внутривидовом уровне. К сожалению, после С. П. Тарбинского этот вопрос никто не изучал. Резюмируя, следует подчеркнуть, что именно С. П. Тарбинскому первому удалось доказать наличие четко различающихся по строению и окраске фаз у мароккской саранчи, что позволило безоговорочно причислить ее к стадным видам<sup>8</sup>. Действительно, начиная с 1932 г. (после публикаций Г. Я. Бей-Биенко) в отечественной литературе в отношении D. maroccanus вместо названия «мароккская кобылка» стал употребляться термин «мароккская саранча», который используется и сейчас.

#### АРХИВНЫЕ ИСТОЧНИКИ

Архив военкомата по г. Санкт-Петербургу. Отдел по Центральному району, д. 10000221. Списки призыва и демобилизации, август 1941 г., с. 362.

РГАЭ (Российский государственный архив экономики), ф. 7486, оп. 17, д. 450.

ЦГА СПб (Центральный государственный архив С.-Петербурга), ф. 2004, оп. 2, д. 4901.

ЦГА СПб, ф. 2552, оп. 2, д. 2859, л. 221-225.

ЦГАНТД СПб (Центральный государственный архив научной и технической документации С.-Петербурга), ф. 356, оп. 2-1, д. 196.

The National Archives, Kew, AY 20.

The National Archives, Kew, AY 20/77, Pt 2; AY 20/79, Pt 3.

The National Archives, Kew, AY 20/77, Pt 2.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Колчинский Э. И., Федотова А. А. 2011. Институт прикладной зоологии и фитопатологии (ИЗИФ). В кн.: Э. И. Колчинский, А. А. Федотова (ред.-сост.). Биология в Санкт-Петербурге. 1703–2008. Энциклопедический словарь. СПб.: Нестор-История. (N. V.).

Тарбинский С. П. 1930. К познанию рода *Calliptamus* Serv. (Orthoptera, Acrididae). Известия АН СССР. Отделение физико-математических наук **2**: 177–186.

Тарбинский С. П. 1940. Прыгающие прямокрылые насекомые Азербайджанской ССР. М.; Л.: Издательство АН СССР, 245 с.

Тарбинский С. П., Плавильщиков Н. Н. (ред.) 1948. Определитель насекомых европейской части СССР. М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1128 с.

Уваров Б. П. 1927. Саранча и кобылки. Библиотека хлопкового дела, книга 8. М.: Промиздат, 306 с.

<sup>&</sup>lt;sup>8</sup> 25 мая 1930 г. С. П. Тарбинский писал Б. П. Уварову: «В Закавказье я нахожусь уже полтора месяца. Цель поездки — выяснение наличия фаз у мароккской кобылки, выяснение причин движения личинок и перелётов imago этой кобылки, экологические условия мест обитания её и общее обследование фауны Orthoptera. Первый вопрос мною решён. Наличие фаз у мароккской кобылки моими исследованиями подтверждается» (The National Archives, Kew, AY 20/77, Pt 2).

# SERGEI PETROVICH TARBINSKY (1902–1942): ON THE 120TH ANNIVERSARY

# A. A. Fedotova, A. V. Gorochov, A. V. Latchininsky

Key words: Sergei Petrovich Tarbinsky, biography, Institute of Applied Zoology and Phytopathology, Leningrad (= Saint Petersburg), Orthoptera, taxonomy, ecology, biological control.

#### SUMMARY

Sergei Petrovich Tarbinsky (1902–1942) was an outstanding entomologist who worked at the Institute of Applied Zoology and Phytopathology in Leningrad (= Saint Petersburg) in 1925–1941. His work was connected with the study of the taxonomy and ecology of Orthoptera as well as with applied entomology (biological control of agricultural pests) and lecturing for students. During his work at this institution, he participated in expeditions to the Caucasus, published a number of papers on the taxonomy and faunistic of orthopterans (including descriptions of new species, genera and higher taxa) as well as a monograph of the Orthoptera fauna of Azerbaijan with tables for determination of all known taxa from this region. He also worked on a book on the cricket (Grylloidea) fauna of the USSR and on a key to insects from the European part of the USSR, but in 1941 he was drafted into the Soviet Army, and in 1942 he died defending Leningrad. The materials for his book on crickets have not been preserved, but the first key to insects of the European part of the USSR was published as a book only in 1948 (with S. P. Tarbinsky and N. N. Plavilshchikov as editors and section authors).

# ХРОНИКА

УДК 65.012.427

# ОТЧЕТ О ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РУССКОГО ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ЗА 2021 Г.

# [REPORT ON ACTIVITIES OF THE RUSSIAN ENTOMOLOGICAL SOCIETY FOR 2021]

Деятельность Русского энтомологического общества и его отделений в 2021 г. в основном нормализовалась и проходила в традиционных направлениях: исследования энтомофауны разных регионов России и других стран, активной популяризации энтомологических знаний, организации и проведения разнообразных научных собраний, конференций и Чтений, подготовки и публикации центральных и региональных энтомологических изданий.

#### ОРГАНИЗАЦИОННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

К концу отчетного года численность РЭО составила 687 человек. Среди них почетные члены РЭО: Д. И. Берман, проф. Н. А. Вилкова, проф. Н. Н. Винокуров, проф. Р. Д. Жантиев, проф. Н. П. Кривошеина, проф. А. С. Лелей, проф. Э. П. Нарчук, действительный член РАН проф. В. А. Павлюшин, проф. А. П. Расницын, проф. М. Г. Сергеев, проф. А. А. Стекольников, проф. С. Ю. Чайка, а также иностранные почетные члены: проф. К. ван Ахтерберг (Нидерланды), проф. П. А. Ангелов (Болгария), д-р А. Константинов (США), д-р С. Копонен (Финляндия), проф. С. Масаки (Япония), д-р В. Пулавский (США), действительный член НААН Украины В. П. Федоренко (Украина), д-р Д. Штюнинг (Германия).

В 2021 г. ушли из жизни председатель Воронежского отделения РЭО, почетный член РЭО, член Совета РЭО, профессор Олег Павлович Негробов; почетный член РЭО, казначей РЭО Виктор Анатольевич Кривохатский; почетный член РЭО, профессор Ежи Юзефат Липа; председатель Кемеровского отделения РЭО, член Совета РЭО, профессор Наталья Ивановна Еремеева, и профессор Инесса Христиановна Шарова, выдающийся советский и российский энтомолог и педагог, много лет работавшая в редколлегии журнала «Энтомологическое обозрение».

В 2021 г. функционировало 22 отделения Общества: Бурятское (10 чл., председатель – Л. Ц. Хобракова), Волгоградское (19 чл., председатель – О. Г. Брехов), Воронежское (40 чл., временно без председателя), Дальневосточное (33 чл., председатель – С. Ю. Стороженко), Казанское (11 чл., председатель – Н. В. Шулаев), Коми (13 чл., председатель – проф. М. М. Долгин), Кубанское (44 чл., председатель – проф. А. С. Замотайлов), Московское (63 чл., председатель – К. Г. Михайлов), Нальчикское (7 чл.,

председатель — А. В. Якимов), Нижегородское (13 чл., председатель — В. А. Зрянин), Пензенское (13 чл., председатель — О. А. Полумордвинов), Ростовское (24 чл., председатель — М. В. Набоженко), Саратовское (21 чл., председатель — проф. В. В. Аникин), Сибирское (58 чл., председатель — А. В. Баркалов), Ставропольское (18 чл., председатель — Е. В. Ченикалова), Томское (15 чл., председатель — М. В. Щербаков), Тувинское (5 чл., председатель — В. В. Заика), Тульское (11 чл., председатель — Л. В. Большаков), Уральское (16 чл., председатель — Ю. Е. Михайлов), Чувашское (14 чл., председатель — Л. В. Егоров), Якутское (9 чл., председатель — Н. Н. Винокуров). В Санкт-Петербурге 119 чл.; индивидуальных, не состоящих в отделениях, — 111.

Президиум РЭО работал в следующем составе: проф. А. В. Селиховкин (президент), академик РАН, проф. В. А. Павлюшин (вице-президент), С. А. Белокобыльский (вице-президент), А. Г. Мосейко (ученый секретарь), В. А. Кривохатский (казначей), Л. Н. Анисюткин, Ю. В. Астафурова, Н. А. Белякова, И. Я. Гричанов, Г. Э. Давидьян, Д. А. Дубовиков, В. Д. Иванов, И. И. Кабак, Д. Р. Каспарян, Б. М. Катаев, Ф. В. Константинов, А. Г. Коваль, Б. А. Коротяев, проф. В. Г. Кузнецова, Г. Р. Леднев, А. Л. Львовский, проф. С. Г. Медведев, Д. Л. Мусолин, проф. Э. П. Нарчук, О. Г. Овчинникова, Б. Г. Поповичев, С. Ю. Синёв, проф. А. А. Стекольников, проф. Г. И. Сухорученко, С. Р. Фасулати, проф. А. Н. Фролов, И. В. Шамшев.

Совет РЭО, состоявшийся 2 апреля 2021 года, был посвящен текущим вопросам деятельности РЭО. Были заслушаны информация о подготовке к проведению XVI Съезда РЭО (А. Г. Мосейко) и отчет о деятельности РЭО за 2019–2020 гг. (А. Г. Мосейко), финансовый отчет за 2019–2020 гг. (В. А. Кривохатский) и отчет об издательской деятельности РЭО в 2019–2020 гг. (С. А. Белокобыльский). Сделано сообщение о деятельности Московского отделения РЭО (К. Г. Михайлов). Было принято решение об утверждении к печати очередного выпуска Трудов РЭО. Советом было принято решение расформировать Уфимское отделение РЭО. Совет РЭО поддержал инициативу ИБПС ДВО РАН о представлении Д. И. Бермана к почетному званию «Заслуженный деятель науки РФ». Были подведены итоги конкурса работ молодых ученых – членов РЭО. На Совете были приняты в состав РЭО новые члены.

52-е Чтения памяти акад. Е. Н. Павловского состоялись 18 марта 2021 г. На заседании были сделаны четыре доклада. Е. Я. Адоева и Н. Г. Перевозчикова рассказали о морфологических механизмах адаптации личинок кошачьего цепня и эхинококка к тканевому паразитизму; Е. П. Самойлова с соавторами сделали доклад о многолетнем мониторинге численности опасных для человека иксодовых клещей *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* (Acari: Ixodinae) на территории С.-Петербурга и Ленинградской области; Л. А. Григорьева рассказала о многолетних жизненных циклах этих видов клещей, а В. В. Агасой сделала доклад о фауне, биологии и экологии слепней Псковской области.

На состоявшихся 2 апреля 2021 г. 73-х Чтениях памяти проф. Н. А. Холодковского были сделаны два научных доклада: К. Г. Михайлов рассказал об арахнологических исследованиях в СССР и России, а Н. И. Кириченко — о современных подходах к исследованию фауны и процессов инвазий минирующих насекомых в азиатской части России.

В отчетном году в библиотеке РЭО продолжалась работа по инвентаризации библиотечных фондов и составлению компьютерного каталога периодических и непериоди-

ческих изданий. За 2021 г. было внесено в базу данных электронного каталога 459 единиц хранения, 6 из них получены по обмену, 17 – из библиотеки РАН, 173 – через библиотеку ЗИН, 154 единицы – в виде пожертвований, и 109 поступили от читателей с печатью РЭО, но без шифра. Отредактировано 2474 записи в электронной базе данных.

#### РЕДАКЦИОННО-ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

В журнале «Энтомологическое обозрение» в 2021 г. опубликовано 57 статей 107 авторов.

По содержанию работы распределяются следующим образом: экологии и физиологии посвящены 6 статей, сельскохозяйственной энтомологии -6, лесной энтомологии -1, морфологии -8, фаунистике -16, зоогеографии и эволюции (в том числе фауногенезу) -1, палеонтологии -1, систематике насекомых -15 статей (в том числе полужесткокрылым -1, жесткокрылым -10, чешуекрылым -1, двукрылым -3 статьи).

Из общего числа 32 статьи поступили из С.-Петербурга, 9 из Москвы, 3 из Самары, по 2 статьи из Иркутска, Сыктывкара и Якутска, и по 1 статье из Гуся-Хрустального, Екатеринбурга, Ижевска, Новосибирска и Феодосии.

Среди авторов есть энтомологи из Армении (1), Белоруссии (1), Казахстана (1), Канады (1), Китая (1), Нигерии (1), Польши (1), США (1), Украины (2) и Швейцарии (1 статья).

Тремя статьями начата серия публикаций Э. П. Нарчук с соавторами, посвященных описанию типового материала по двукрылым в коллекции ЗИН, с фотографиями типовых экземпляров и их этикеток.

Опубликован некролог В. А. Кривохатского, памятные статьи к 110-летию со дня рождения А. А. Рихтера и к 80-летию со дня рождения А. С. Плешанова.

В разделе «Хроника» опубликован отчет о деятельности РЭО в 2019 и 2020 гг.

С 2021 г. по предложению НИСО РАН начиная со 2-го выпуска «Обозрения» переводы от одной до трех статей в журнале Entomological Review бесплатно для авторов публиковались в режиме открытого доступа за счет средств, которые издатель раньше использовал для выплат авторам всех опубликованных переводов или оригинальных статей на английском языке. Всего таким образом были опубликованы 7 статей; 3 — о типах двукрылых в коллекции ЗИН, 1 — о типах жесткокрылых (долгоносиков) из коллекции В. И. Мочульского в Зоомузее Московского государственного университета (МГУ), 2 статьи от сотрудников лаборатории экспериментальной энтомологии ЗИН, и 1 — от ведущих специалистов по физиологии слуха с кафедры энтомологии МГУ.

В отчетном году вышел один выпуск «Трудов РЭО» (том 92). Он посвящен памяти проф. О. П. Негробова и включает 10 статей по систематике двукрылых.

### ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ОТДЕЛЕНИЙ

Лишь 12 отделений прислали отчеты о своей деятельности в 2021 г., поэтому сформировать целостную картину их активности достаточно сложно. Члены отделений, по

которым имеется информация, работали в традиционных направлениях: публиковали научные работы, популяризировали энтомологические знания, проводили научные собрания, семинары, летние детские школы, экологические лагеря и городские олимпиады, организовывали конференции, совещания, симпозиумы и Чтения и участвовали в их работе, а также в издании региональных и общероссийских научных журналов, сборников и книг.

В 9 отделениях (Волгоградском, Дальневосточном, Казанском, Пензенском, Ростовском, Саратовском, Томском, Чувашском и Якутском) проходили заседания, на которых решались организационные вопросы и делались научные доклады.

Публикационная активность членов РЭО остается высокой, приславшие отчеты отделения заявили примерно о пятистах опубликованных работах. Известно о выпуске 13 монографий без непосредственного участия РЭО в их издании. В частности, членами Саратовского и Пензенского отделений опубликованы работы по фауне чешуекрылых, а членами Воронежского отделения — учебные пособия по энтомологии.

При участии отделений РЭО продолжился выпуск научных журналов. Московским и Сибирским отделениями совместно издается «Евразиатский энтомологический журнал»; при участии Московского отделения публикуются англоязычные «Русский энтомологический журнал/Russian Entomological Journal», «Arthropoda Selecta» и «Асагіпа»; Дальневосточное отделение издает журнал «Far Eastern Entomologist», Ростовское отделение – «Кавказский энтомологический бюллетень», Тульское и Ростовское отделения совместно – журнал «Эверсманния». Саратовское отделение публикует регулярно выходящие сборники трудов «Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье». В Чувашском отделении продолжилась публикация Научных трудов государственного природного заповедника «Присурский».

В Дальневосточном отделении РЭО были проведены тридцать вторые чтения памяти А. И. Куренцова (Владивосток). Энтомологи отделений приняли также участие в ряде других конференций в России и за ее пределами.

Полевые исследования проводились как в «домашних» регионах отделений, так и в дальних, в том числе зарубежных, экспедициях, несмотря на продолжающиеся проблемы с перемещениями между странами. В пределах России активно изучались Астраханская, Кемеровская, Ростовская, Тамбовская области, Алтайский, Краснодарский, Красноярский, Хабаровский и Приморский края, ряд регионов Северного Кавказа; Поволжье, Алтай, Бурятия, Сахалин. Из зарубежных стран активно изучались Албания, ДНР, Казахстан, республики Средней Азии и Турция. Проводились сборы в некоторых странах Африки и тропической Азии.

Все отделения РЭО, приславшие отчеты, активно занимались просветительской деятельностью — члены их проводили экскурсии, выступали в средствах массовой информации, давали консультации, устраивали экологические акции, участвовали в написании Красных книг и т. д. Энтомологи отделений поддерживают и развивают сайты в Интернете, посвященные насекомым. В 2021 году продолжал функционировать профиль РЭО в соцсети Вконтакте (https://vk.com/club\_reo), способствующий координации членов РЭО и привлечению внимания к организации. Наиболее заметные сайты по энтомологической тематике — «Жуки и колеоптерологи» http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/index.htm, «Heteroptera and Heteropterist's» http://www.bio.vsu.ru/heteroptera/, «Палеоэнтомология в России» http://www.palaeoentomolog.ru/russian.html,

страница Ростовского отделения РЭО, http://entomodon.ru/, сайт про муравьев http://www.lasius.narod.ru/. Активно формируются страницы про насекомых в русско-язычном сегменте Википедии: В. А. Красильниковым за 2021 г. написано более 800 статей о членистоногих, преимущественно о насекомых; отрецензированная статья «Зеленоголовый муравей» получила высший статус «Избранная статья».

Не поступили сведения о деятельности в 2021 г. от 9 отделений: Кемеровского (по состоянию на конец года временно без председателя), Кубанского (председатель – А. С. Замотайлов), Московского (председатель – К. Г. Михайлов), Нальчикского (председатель – А. В. Якимов), Нижегородского (председатель – В. А. Зрянин), Сибирского (председатель – А. В. Баркалов), Ставропольского (председатель – Е. В. Ченикалова), Тувинского (председатель – В. В. Заика) и Уральского (председатель – Ю. Е. Михайлов).

Президиум Русского энтомологического общества