Учредители:

ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН

ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ

Главный редактор Б. А. КОРОТЯЕВ

Редакционная коллегия

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

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

ТОМ XCIX
2020

Журнал основан в 1901 г.
Выходит 4 раза в год

МОСКВА
ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

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. XCIX
2020

© Российская академия наук, 2020
© Редакционная коллегия журнала
“Энтомологическое обозрение” (составитель), 2020

СОДЕРЖАНИЕ

Е. Б. Лопатина, С. Я. Резник, А. Н. Овчинников, А. А. Овчинникова, О. С. Безман-Мосейко, Е. В. Гриценко. Фенотипическая пластичность температурных норм развития азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) 495

С. Я. Попов, С. В. Дмитриева. Таблицы выживания популяций яблонного цветоеда *Anthonomus pomorum* (L.) (Coleoptera, Curculionidae) на яблоне и груше на урбанизированных территориях в Московской и Тверской областях 520

Г. А. Закладной. Первое обнаружение резистентности природной популяции рисового долгоносика *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera, Dryophthoridae) к фосфину в России 535

В. Г. Каплин, И. А. Володина, А. А. Курьянович, В. Г. Васин. Динамика состава и численности насекомых на надземных органах люцерны в лесостепи Самарской области 540

Т. О. Маркова, Е. В. Канюкова, М. В. Маслов. Экология щавелевого клопа *Coreus marginatus orientalis* (Kir.) (Heteroptera, Coreidae), хозяина паразитических двукрылых (Diptera, Tachinidae), на юге Приморского края 576

Н. П. Кривошеина. Первые сведения о морфологии преимагинальных стадий мух сем. Pseudopomyzidae (Diptera) 588

О. Г. Овчинникова, В. С. Сорокина. Мускулатура абдоминальных сегментов и терминалий самцов рода *Spilogona* Schnabl, 1911 (Diptera, Muscidae: Coenosiinae) 598

В. И. Рожина. Первая находка в России трипса *Bolacothrips jordani* Uzel, 1895 (Thysanoptera, Thripidae) 611

Л. В. Егоров. Первая находка листоеда *Oomorphus concolor* (Sturm, 1807) (Coleoptera, Chrysomelidae) в европейской части России 616

С. В. Дедюхин. Распространение и трофические связи травоядных короедов рода *Thamnurgus* Eichhoff (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Поволжье и на Урале 622

М. Ю. Мандельштам, А. В. Селиховкин. Короеды Северо-Запада России (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): история изучения, состав и генезис фауны 631

В. Б. Голуб, М. Ю. Сыромятников, А. В. Кокина, В. А. Соболева, Е. В. Нестерова, В. Н. Попов. Диагностика группы видов рода *Polymerus* Hahn (Heteroptera, Miridae), включающей вредителей агрокультур в восточноевропейской лесостепи, по морфологическим и молекулярным признакам 666

Ю. И. Будашкин, А. В. Бидзиля. Обзор рода *Apocopta* Falkovitsh, 1987 (Lepidoptera, Coleophoridae) с описанием нового вида из Крыма и Украинского Приазовья 680

Е. М. Давидьян. Новый вид наездников-афидиид рода *Trioxy*s Haliday (Hymenoptera, Aphidiidae) из Оренбургской области России 686

О. П. Негробов, О. О. Селиванова, О. О. Маслова. Новый вид мухзеленушек рода *Dolichopus* Latr. (Diptera, Dolichopodidae) из Монголии и Казахстана 692

С. И. Сухарева, Ф. Е. Четвериков. Адаптивная радиация четырехногих клещей сем. Phytoptidae (Acariformes, Eriophyoidea) на двудольных: паразитохозяинные связи и способность к индукции галлогенеза 697

Потери науки

И. В. Шамшев, И. Я. Гричанов, Ф. А. Карлик. Памяти Марии Александровны Булыгинской (1928–2019) 721

CONTENTS

E. B. Lopatina, S. Ya. Reznik, A. N. Ovchinnikov, A. A. Ovchinnikova, O. S. Bezman-Moseyko, E. V. Gritsenko. Phenotypic plasticity of the thermal reaction norms for development of the Multicolored Asian Ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) 495

S. Ya. Popov, S. V. Dmitrieva. Life tables of apple blossom weevil (*Anthonomus pomorum* L.) (Coleoptera, Curculionidae) populations on apple and pear trees in urbanized territories of Moscow and Tver provinces 520

G. A. Zakladnoy. First detection of the resistance to phosphine in a natural population of the rice weevil *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera, Dryophthoridae) in Russia 535

V. G. Kaplin, I. A. Volodina, A. A. Kuryanovich, V. G. Vasin. Dynamics of the composition and density of insect complexes on aboveground organs of alfalfa in the forest-steppe of Samara Province 540

T. O. Markova, E. V. Kanyukova, M. V. Maslov. Ecology of the dock bug, *Coreus marginatus orientalis* (Kir.) (Heteroptera, Coreidae), a host of parasitic dipterans (Diptera, Tachinidae), in the south of Primorskii Territory 576

N. P. Krivosheina. First data on the morphology of immature stages of flies of the family Pseudopomyzidae (Diptera) 588

O. G. Ovtshinnikova, V. S. Sorokina. Musculature of the male abdominal segments and terminalia of *Spilogona* Schnabl, 1911 (Diptera, Muscidae: Coenosiinae) 598

V. I. Rozhina. First record of the thrips *Bolacothrips jordani* Uzel, 1895 (Thysanoptera, Thripidae) in Russia 611

L. V. Egorov. First find of the leaf beetle *Oomorphus concolor* (Sturm, 1807) (Coleoptera, Chrysomelidae) in European part of Russia 616

S. V. Dedyukhin. Distribution and trophic associations of herbivorous bark beetles of the genus *Thamnurgus* Eichhoff (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in the Volga Region and in the Urals 622

M. Yu. Mandelshtam, A. V. Selikhovkin. Bark and ambrosia beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) of North-Western Russia: history of the study, composition and genesis of the fauna 631

V. B. Golub, M. Yu. Syromyatnikov, A. V. Kokina, V. A. Soboleva, E. V. Nesterova, V. N. Popov. Diagnostics of a genus *Polymerus* Hahn (Heteroptera, Miridae) species group including agricultural pests in the East European forest-steppe, based on the morphological and molecular characters 666

Yu. I. Budashkin, O. V. Bidzilya. A review of the genus *Apocopta* Falkovitsh, 1987 (Lepidoptera, Coleophoridae) with the description of a new species from the Crimea and the Sea of Azov Region in Ukraine 680

E. M. Davidian. A new species of the aphidiid wasp genus *Trioxys* Haliday (Hymenoptera, Aphidiidae) from Orenburg Province of Russia 686

O. P. Negrobov, O. O. Selivanova, O. O. Maslova. A new species of the long-legged fly genus *Dolichopus* Latr. (Diptera, Dolichopodidae) from Mongolia and Kazakhstan 692

S. I. Sukhareva, F. E. Chetverikov. Adaptive radiation of the four-legged mites (Acariformes, Eriophyoidea) on dicotyledons: host-parasite relationships and ability of inducing gallogenesis 697

Obituary

I. V. Shamshev, I. Ya. Grichanov, F. A. Karlik. In Memoriam: Mariya Aleksandrovna Bulyginskaya (1928–2019) 721

УДК 595.763.79 (591.5)

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ТЕМПЕРАТУРНЫХ НОРМ РАЗВИТИЯ АЗИАТСКОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

© 2020 г. Е. Б. Лопатина, [1*] С. Я. Резник, [2] А. Н. Овчинников, [2***] А. А. Овчинникова, [2****] О. С. Безман-Мосейко, [2*****] Е. В. Гриценко [1******]**

[1] Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: elena.lopatina@gmail.com (автор, ответственный за переписку),
******e-mail: lisagritsenko@mail.ru
[2] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
**e-mail: sreznik@zin.ru, ***e-mail: anovchi@gmail.com,
****e-mail: antoninaovch@gmail.com, *****e-mail: bezman-moseyko@mail.ru

Поступила в редакцию 24 июня 2020 г.
После доработки 4 августа 2020 г.
Принята к публикации 4 августа 2020 г.

Фенотипическая пластичность температурных норм развития (ТНР) насекомых (температурного порога, коэффициента термолабильности, суммы градусодней) обеспечивает тонкую подстройку сезонного цикла к локальным условиям местообитаний, изменяя характер зависимости скорости развития от температуры. В различных географических популяциях пластичность ТНР может проявляться по-разному. Мы исследовали фотопериодическую и трофическую пластичность ТНР, веса и линейных размеров имаго азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* из иркутской (автохтонной) и сочинской (инвазионной) лабораторных популяций. В эксперименте использовали 4 температурных (17, 20, 24 и 28 °С), 2 фотопериодических (10 и 16 ч света в сутки) режима и 2 диеты для выкармливания личинок (замороженные яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* и личинки и имаго персиковой тли *Myzus persicae*), т. е. 16 комбинаций условий для каждой популяции. Развитие яиц проходило при температуре 20 °С, по вариантам эксперимента распределяли личинок 1 возраста. В обоих фотопериодических режимах питание менее пригодным кормом (яйцами зерновой моли) и в той, и в другой популяциях вызывало неодинаковое в разных температурных режимах замедление преимагинального развития, более выраженное при низкой температуре. Наблюдалось также повышение температурных порогов преимагинального развития. При питании личинок яйцами зерновой моли у *H. axyridis* иркутской популяции термолабильность преимагинального развития понижалась (уменьшался угол наклона линии регрессии скорости развития по температуре к оси абсцисс, что является показателем снижения температурной чувствительности развития), а у жуков сочинской популяции – не изменялась (угол наклона линии регрессии к оси абсцисс оставался постоянным). У *H. axyridis* иркутской популяции фотопериодическая пластичность ТНР практически отсутствовала. У жуков

сочинской популяции короткодневный режим вызвал снижение температурного порога и температурной чувствительности развития при выкармливании личинок как тлями, так и яйцами моли: при температуре 17 и 20 °С развитие в условиях короткого дня протекало быстрее, чем в условиях длинного дня, а при 28 °С, напротив, несколько медленнее. У *H. axyridis* из исследованных популяций в зависимости от фотопериодических условий выращивания личинок и их корма температурная пластичность веса имаго (и длины заднего бедра) проявлялась по-разному и в разной степени. С ростом температуры вес имаго мог уменьшаться, увеличиваться или оставаться постоянным. Несмотря на достаточно длительное разведение в лаборатории, популяции *H. axyridis* из Сочи и Иркутска сохранили различия в физиологических реакциях на фотопериодические условия и диету личинок.

Ключевые слова: *Harmonia axyridis*, Coccinellidae, температура, фотопериод, пища, скорость развития, вес, температурные нормы развития, фенотипическая пластичность.

DOI: 10.31857/S0367144520030016

Ключевую роль в регуляции сезонного развития насекомых и других эктотермных животных играют температурные условия местообитаний. От температуры окружающей среды зависят скорость роста, масса тела, плодовитость, выживаемость особей и другие особенности жизненного цикла. Под влиянием биотических и абиотических факторов среды обитания все перечисленные показатели проявляют фенотипическую пластичность, которая обеспечивает приспособление организмов к локальным климатическим условиям (Angiletta, 2009; Liefting et al., 2009; Bouton et al., 2011). Для описания фенотипической пластичности используют такое понятие, как норма реакции (Groeters, 1992; Stearns, 1992; Nylin, 1994; Roff, 2002). Норма реакции скорости развития насекомых на температуру в диапазоне благоприятных для жизнедеятельности температур, которые наиболее часто наблюдаются в характерных для них естественных местообитаниях (Ikemoto, Takai, 2000), на графике отображается прямой линией, т. е. при повышении температуры в пределах заданного интервала скорость развития линейно возрастает. Подобную зависимость обычно описывают с помощью уравнения линейной регрессии $R = a + bT$, где R – скорость развития (величина, обратная продолжительности развития), a (константа, или интерсепта) – точка пересечения графика с осью ординат, b – коэффициент линейной регрессии, T – температура. Коэффициент линейной регрессии b, или коэффициент термолабильности развития (Кожанчиков, 1961; Медников, 1966, 1987), который равен тангенсу угла наклона линии регрессии к оси абсцисс, является мерой термолабильности, или температурной чувствительности развития. Чем больше (или меньше) значение коэффициента, т. е. чем больше (или меньше) угол наклона линии регрессии к оси абсцисс, тем быстрее (или медленнее) происходит изменение скорости развития с изменением температуры, т. е., тем выше (или ниже) термолабильность, или термочувствительность развития. Таким образом, по изменению угла наклона линии регрессии к оси абсцисс на графике мы можем судить об изменении температурной чувствительности развития, т. е. об изменении нормы реакции скорости развития на температуру. Обратная величина коэффициента регрессии – это сумма эффективных температур, или сумма градусодней (Кипятков, Лопатина, 2010). Она соответствует сумме температур выше порога развития, необходимой для завершения развития (Медников, 1966; Ratte, 1985; Groeters, 1992; Atkinson, 1994). Линия регрессии пересекает ось абсцисс в точке, обозначающей нижний температурный порог развития, т. е. температуру, при которой скорость развития близка к нулю. Температурный порог, коэффициент термолабильности и сумма градусодней (параметры термолабильности развития) характеризуют температурные

нормы развития в случае использования линейной модели для описания температурной зависимости скорости развития.

Влияние фотопериодических условий и пищевого рациона на скорость и температурные нормы развития преимагинальных стадий, а также на вес и размер имаго, отмечено у десятков видов насекомых из разных отрядов (Nylin, 1994; Padua et al., 1996; Gotthard, 1998, 2004; Gotthard et al., 2000; Petersen et al., 2000; Honěk et al., 2002; Saska, Honěk, 2003; Kingsolver et al., 2006, 2007; Aksit et al., 2007; Diamond, Kingsolver, 2010; Couret, Benedict, 2014; Pazyuk et al., 2014). Установлено, что в зависимости от фотопериодических условий и корма чувствительность скорости развития особей к изменениям температуры окружающей среды может повышаться, понижаться или оставаться постоянной. Например, короткодневные режимы при одних температурах могут ускорять (или замедлять) развитие по сравнению с длиннодневными режимами, а при других температурах оказывать противоположное действие (Lopatina et al., 2007). При этом значения нижнего температурного порога развития и коэффициента линейной регрессии могут возрасти или уменьшиться. Соответственно изменится взаимное расположение линий регрессии скорости развития по температуре на графике, описывающем норму реакции в различных фотопериодических условиях (или при разных пищевых рационах). Это означает, что в ответ на изменение длины дня в течение сезона или при использовании насекомыми того или иного корма в зависимости от его доступности в разные годы может наблюдаться модификация температурных норм развития. К настоящему времени выявлено большое разнообразие форм модификации температурных норм развития и продемонстрировано широкое распространение фенотипической пластичности параметров термолабильности развития у насекомых (Кучеров, Кипятков, 2011а; Лопатина и др., 2011а; Kutcherov et al., 2011, 2015, 2018, 2019; Lopatina et al., 2014; Резник, Войнович, 2015; Рыжкова, Лопатина, 2015а, 2015б; Лопатина, 2018; Гусев, Лопатина, 2018; Лопатина, Гусев, 2019). Кроме того, показано, что фотопериодическая и трофическая пластичность температурных норм развития может по-разному проявляться в разных географических популяциях (Nakamura, 2002; Diamond, Kingsolver, 2012; Kutcherov et al., 2015).

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта исследования нами была выбрана хищная азиатская божья коровка *Harmonia axyridis*, широко распространенный вид, образующий инвазионные и автохтонные популяции. Эту коровку широко использовали и продолжают использовать для биологической борьбы с вредными насекомыми в различных агроценозах (Koch, 2003; Белякова, Балуева, 2007; Koch, Galvan, 2008), однако в конце XX в. она стала проникать в естественные сообщества. В настоящее время инвазионные популяции отмечены в природных условиях более чем в 40 странах Европы, Америки и Африки (Lombaert et al., 2010; Brown et al., 2011; Sloggett, 2012; Roy et al., 2016; Raak-van den Berg et al., 2017). Недавно инвазионные популяции *H. axyridis* появились в некоторых районах российского Кавказа (Belyakova, Reznik, 2013; Коротяев, 2013; Ukrainsky, Orlova-Bienkowskaja, 2014; Orlova-Bienkowskaja et al., 2015). В России существуют природные популяции *H. axyridis* на Дальнем Востоке и в Сибири. Показано, что *H. axyridis* из инвазионных европейских популяций помимо тлей может питаться представителями различных групп сосущих (Sternorrhyncha, Heteroptera, Thysanoptera) и листогрызущих насекомых (Coleoptera, Lepidoptera), а также пыльцой, нектаром

и фруктами, т. е. является достаточно широким полифагом (обзор литературы см.: Honěk et al., 2019).

Проведено немало исследований по влиянию пищи и длины дня на продолжительность развития преимагинальных стадий, вес имаго, плодовитость, выживаемость и другие параметры жизненного цикла *H. axyridis.* Показано, что в зависимости от количества и качества корма все перечисленные показатели могут значительно варьировать (Ueno, 2003; Soares et al., 2004; Phoofolo et al., 2009; Santos et al., 2009; Castro-Guedes et al., 2016; Ricupero et al., 2020). Данные о влиянии фотопериодических режимов на параметры жизненного цикла противоречивы. В одних работах ускорение личиночного развития *H. axyridis* вызывают длиннодневные условия (Berkvens et al., 2008), а в других – короткодневные (Резник и др., 2015). В первом случае исследования проводили при температуре 23 °С, а во втором – при 20 °С. Это наводит на мысль о возможности разнонаправленного действия фотопериодических условий в зависимости от использованного температурного режима, т. е. о существовании фотопериодической пластичности температурных норм развития у *H. axyridis.* Мета-анализ данных по продолжительности развития преимагинальных стадий азиатской божьей коровки из разных популяций показал, что в целом короткодневные фотопериодические режимы могут ускорять развитие (Raak-van den Berg et al., 2017). Было также установлено, что влияние трофического фактора и фотопериодических условий на продолжительность развития может проявляться по-разному в разных популяциях *H. axyridis* (Резник и др., 2015; Reznik et al., 2015a, 2015b; Ovchinnikova et al., 2016; Raak-van den Berg et al., 2017). Внедряясь в естественные сообщества, *H. axyridis* вытесняет автохтонных афидофагов и вызывает снижение их видового разнообразия (обзор литературы см.: Honěk et al., 2019), поэтому дальнейшее изучение степени пластичности параметров жизненного цикла у особей из автохтонных и инвазионных популяций представляется весьма актуальным.

Целью нашего исследования была проверка гипотезы о существовании межпопуляционных различий в изменчивости характера фотопериодической и трофической пластичности температурных норм развития и веса имаго между иркутской (автохтонной) и сочинской (инвазионной) популяциями *H. axyridis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили в Лаборатории экспериментальной энтомологии и теоретических основ биометода Зоологического института РАН (ЗИН) с лабораторными популяциями *H. axyridis*, которые ранее уже были использованы в исследованиях (Ovchinnikova et al., 2016; Резник и др., 2017, 2019). «Автохтонная» популяция происходила от 420 имаго, собранных в окрестностях Иркутска (52.3° с. ш., 104.3° в. д.), «инвазионная» – от 670 имаго, собранных в Сочи (43.6° с. ш., 39.6° в. д.). Как уже отмечено во введении, юг Сибири входит в первичный ареал *H. axyridis*, а на Северном Кавказе инвазионные популяции этой божьей коровки обнаружены недавно (Brown et al., 2011; Belyakova, Reznik, 2013; Коротяев, 2013; Orlova-Bienkowskaja et al., 2015).

До начала проведения экспериментов жуков в течение 3 лет разводили в стандартных условиях, предотвращающих индукцию диапаузы (температура 20–25 °С, длина светового дня 18 ч) и кормили персиковой тлей *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae), которая размножалась на проростках бобов *Vicia faba* L. Как было показано в предыдущих исследованиях, параметры фотопериодической реакции остаются стабильными в течение многих лет у десятков поколений *H. axyridis* при разведении в таких условиях (Reznik, Vaghina, 2011).

Жуков из каждой лабораторной популяции *H. axyridis* группами по 40–50 особей помещали в стеклянные цилиндры диаметром 170 мм и высотой 250 мм и содержали при температуре 20 °С и длине дня 16 ч, используя в качестве корма персиковую тлю *M. persicae*. Ежедневно проводили сбор яиц, отложенных самками на кусочки бумаги или листья бобов. В чашки Петри диаметром 90 мм помещали по одной кладке и содержали в тех же условиях, что и имаго. Таким образом, развитие яиц всегда проходило в одном и том же температурном и фотопериодическом режиме. Личинок первого возраста, отродившихся в течение суток из не менее чем 20 кладок (одна когорта), рассаживали по одной в вентилируемые чашки Петри диаметром 60 мм и случайным образом распределяли по экспериментальным режимам: температуры 17, 20, 24 и 28 °С (точность измерения ± 0.5°С) и фотопериоды 10 и 16 ч света в сутки. В каждом из восьми фототермических режимов для выкармливания личинок использовали две диеты: 1) замороженные яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv. (Lepidoptera, Gelechiidae), приклеенные 30%-ным водным раствором сахара к кусочку картона, или 2) личинок и имаго персиковой тли *M. persicae*, которых помещали в чашку Петри на проростке боба. Это означает, что для каждой исследуемой популяции было использовано по 16 различных комбинаций условий. В предыдущих исследованиях было показано, что личинки могут развиваться при питании обоими видами корма, но кормление яйцами моли приводит к замедлению их развития (Резник и др., 2015). Для каждой популяции *H. axyridis* было прослежено развитие 4 или 5 когорт личинок, которых распределяли по всем вариантам эксперимента, помещая не менее 10 особей в каждую из 16 комбинаций фототермического и трофического режимов. Пищу личинкам предоставляли в избытке. В чашки Петри с личинками, которые питались замороженными яйцами зерновой моли, в качестве источника влаги помещали пробирки с водой, заткнутые ватным тампоном. Смертность личинок, окукливание и выход имаго отмечали ежедневно. Сразу после отрождения определяли пол имаго и взвешивали их на лабораторных аналитических весах OHAUS PA-64C с точностью до 0.1 мг. Затем у предварительно обездвиженного (заморенного) жука отчленяли заднюю ногу и для оценки линейных размеров делали промер длины бедра с точностью до 0.025 мм, используя окуляр-микрометр стереоскопического микроскопа МСП-2 (увеличение – 45×). Таким образом, для каждой выращенной особи из сочинской и иркутской популяций в каждом из 16 вариантов эксперимента были получены следующие параметры: продолжительность преимагинального развития (кроме времени развития яиц), пол, вес и длина заднего бедра.

Анализ данных по выживаемости и соотношению полов проводили с использованием многофакторного пробит-анализа, попарное сравнение – с использованием критерия «хи-квадрат». Для анализа данных по продолжительности преимагинального развития, весу и линейному размеру отрождающихся имаго применялся многофакторный дисперсионный анализ с предварительным ранжированием, для попарного сравнения – непараметрический критерий Краскела–Уоллиса. Корреляцию веса имаго и длины заднего бедра оценивали с применением коэффициента ранговой корреляции Спирмена при помощи программы SYSTAT 10.2.

Для вычисления всех параметров, характеризующих температурные нормы развития, определяли скорость преимагинального развития каждой особи (R) как величину, обратную продолжительности ее развития (D): $R = 1/D$. После этого проводили регрессионный анализ по всей совокупности индивидуальных скоростей развития и вычисляли параметры уравнения линейной регрессии ($R = a + bT$) и значение нижнего температурного порога с их статистическими ошибками (Campbell et al., 1974; Sokal, Rohlf, 1995). Сумму градусодней определяли как величину, обратную коэффициенту линейной регрессии ($1/b$). Все указанные вычисления и их первичную статистическую обработку проводили в специально разработанной форме DevRate 4.4 (© V. E. Kipyatkov 1998–2010), реализованной в приложении QuattroPro 9.0 (© Corel Corporation 1998–2000). Несколько линий регрессии сравнивали с результатами теста на эквивалентность наклонов с вычислением критерия F и его значимости и проводили последующее попарное сравнение коэффициентов регрессии, констант и значений температурного порога с помощью теста MSD по методу Тьюки–Крамера ($\alpha = 0.05$) (Sokal, Rohlf, 1995). Попарное сравнение значений суммы градусодней проводили по t-критерию Стьюдента ($p < 0.5$).

Выживаемость и соотношение полов

Выживаемость особей от момента появления личинок первого возраста до имагинальной стадии в целом была весьма высокой. Она составила 96.4 (объем выборки (n) = 500) и 96.9 % (n = 486) для иркутской и сочинской популяций соответственно. Судя по результатам многофакторного пробит-анализа (табл. 1), достоверное влияние на выживаемость оказывало только взаимодействие факторов «корм» и «популяция». Действительно, выживаемость особей из иркутской популяции практически не зависела от корма личинок (p = 0.809): при питании яйцами зерновой моли она составила 96.2 % (n = 236), а при питании тлями – 96.5 % (n = 264), в то время как у сочинской популяции была выявлена достоверная (p = 0.002) зависимость выживаемости от корма: при питании яйцами моли и тлями выживаемость составила соответственно 94.0 % (n = 234) и 99.6 % (n = 252). В результате межпопуляционные различия были недостоверными (p = 0.277) при выкармливании личинок яйцами зерновой моли и достоверными (p = 0.024) при выкармливания личинок тлями.

По результатам эксперимента в целом соотношение самок и самцов среди отрождающихся имаго было практически равным (51.1 % самок, n = 953). Как видно из табл. 1, на соотношение полов оказали очень слабое влияние (на грани достоверности) питание личинок, принадлежность особей к той или другой популяции и взаимодействие факторов «температура» и «фотопериод». Зато достоверность взаимодействия факторов «корм» и «популяция», как и в случае выживаемости, была высокой. Раздельный пробит-анализ данных для особей из двух популяций показал, что среди жуков из сочинской популяции, личинки которых питались тлями, доля самок была достоверно (p = 0.004) выше, чем среди жуков, личинки которых питались яйцами зерновой моли: 57.4 % (144 из 251 особей) и 44.1 % (97 из 220 особей) соответственно.

Таблица 1. Влияние температуры, фотопериода и корма на выживаемость преимагинальных стадий и на соотношение полов у отродившихся имаго *Harmonia axyridis* (Pall.) из иркутской и сочинской популяций (результаты многофакторного пробит-анализа)

Фактор или сочетание факторов	Достоверность влияния	
	Выживаемость (n = 986)	Соотношение полов (n = 953)
Температура	p = 0.874	p = 0.380
Фотопериод	p = 0.103	p = 0.332
Корм	p = 0.472	p = 0.031
Популяция	p = 0.401	p = 0.047
Температура × фотопериод	p = 0.296	p = 0.045
Температура × корм	p = 0.083	p = 0.400
Температура × популяция	p = 0.381	p = 0.296
Фотопериод × корм	p = 0.651	p = 0.344
Фотопериод × популяция	p = 0.126	p = 0.523
Корм × популяция	p = 0.018	p = 0.003

У особей из иркутской популяции эти различия были противоположными, хотя и недостоверными ($p = 0.194$): доля самок составила 48.2 % (123 из 255 особей) и 54.2 % (123 из 227 особей) для жуков, личинки которых питались соответственно тлями и яйцами зерновой моли. В результате при кормлении личинок тлями доля самок среди жуков из сочинской популяции была достоверно ($p = 0.040$) выше, а при кормлении яйцами – достоверно ($p = 0.033$) ниже, чем среди жуков из иркутской популяции.

Продолжительность развития

В табл. 2 приведены данные по продолжительности преимагинального развития самцов и самок *H. axyridis* из двух популяций, выращенных в различных экспериментальных условиях. Многофакторный дисперсионный анализ всей совокупности ран-

Таблица 2. Влияние фототермических условий и корма личинок на продолжительность преимагинального развития самцов и самок *Harmonia axyridis* (Pall.) из иркутской и сочинской популяций

Температура, °C	Длина дня, ч	Корм	Продолжительность развития (средние арифметические и стандартные отклонения; в скобках указано число особей), сут			
			Самцы		Самки	
			Иркутск	Сочи	Иркутск	Сочи
17	10	Яйца	42.7 ± 6.4 (11)	41.5 ± 3.4 (20)	41.6 ± 4.3 (17)	41.4 ± 4.2 (11)
		Тли	30.9 ± 1.4 (20) **	32.4 ± 1.7 (20)	31.8 ± 1.4 (13)	31.6 ± 1.2 (14)
	16	Яйца	43.9 ± 5.1 (13)	45.0 ± 2.8 (15)	44.4 ± 4.9 (18)	46.5 ± 2.3 (11)
		Тли	31.7 ± 1.4 (17) ***	35.2 ± 2.4 (13)	32.9 ± 1.5 (16) **	34.3 ± 1.7 (21)
20	10	Яйца	26.4 ± 2.4 (14)	27.8 ± 1.7 (18)	26.4 ± 2.2 (15)	27.6 ± 1.5 (16)
		Тли	21.4 ± 1.2 (18)	22.0 ± 1.3 (22)	21.9 ± 1.2 (19)	22.3 ± 1.0 (17)
	16	Яйца	27.3 ± 2.6 (19) **	29.8 ± 2.0 (18)	29.4 ± 1.6 (11)	30.4 ± 2.0 (17)
		Тли	22.8 ± 1.1 (18)	23.2 ± 1.0 (18)	22.0 ± 1.3 (17) **	23.4 ± 0.8 (21)
24	10	Яйца	17.0 ± 1.4 (8)	18.3 ± 2.0 (10)	18.0 ± 1.6 (17)	18.3 ± 2.1(11)
		Тли	14.9 ± 1.3 (12)	15.6 ± 0.8 (7)	14.6 ± 1.3 (14)	14.9 ± 1.1 (20)
	16	Яйца	17.8 ± 1.5 (10)	18.4 ± 1.7 (14)	17.6 ± 1.7 (13)	17.8 ± 2.3 (10)
		Тли	14.0 ± 1.0 (10)	14.5 ± 0.8 (6)	14.7 ± 1.2 (13)	15.3 ± 1.4 (21)
28	10	Яйца	13.6 ± 0.9 (15)	13.7 ± 1.6 (12)	14.2 ± 1.1 (15) **	12.8 ± 1.0 (12)
		Тли	11.8 ± 0.9 (17)	12.3 ± 1.1 (8)	12.0 ± 0.8 (18)	12.1 ± 1.1 (18)
	16	Яйца	14.5 ± 1.6 (14) **	12.9 ± 1.0 (16)	14.4 ± 1.0 (17) *	13.3 ± 1.2 (9)
		Тли	11.5 ± 0.6 (20)	11.8 ± 1.1 (13)	11.9 ± 0.7 (13)	11.9 ± 0.8 (12)

Примечание. Достоверность различий между популяциями для каждого параметра по критерию Краскела–Уоллиса: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$. Все остальные различия указаны в тексте.

жированных данных показал, что длительность преимагинального развития зависела в первую очередь от температурных условий и питания личинок (табл. 3). Влияние длины дня и различия между популяциями были намного слабее, а различие по продолжительности развития между самцами и самками (по совокупности данных) оказалось недостоверным. Следует также особо отметить высокую достоверность взаимодействия температуры с факторами «фотопериод», «корм» и «популяция»: очевидно, термолабильность продолжительности развития зависела от длины дня, характера питания и популяционной принадлежности особи. Статистически достоверно и весьма значительно также взаимодействие факторов «корм» и «популяция», следовательно, относительная пригодность тлей и яиц зерновой моли для развития личинок из двух популяций была неодинаковой. Достоверным, хотя и относительно слабым, оказалось и взаимодействие факторов «пол» и «популяция». Остальные двухфакторные взаимодействия были статистически недостоверны. Единственное достоверное из трехфакторных взаимодействий, не включенных в таблицу – взаимодействие температуры, популяции и корма ($df = 3$, $F = 7.0$, $p < 0.001$), свидетельствует о том, что трофическое влияние на термолабильность развития было разным у разных популяций.

Сравнение средних позволило конкретизировать результаты дисперсионного анализа (табл. 2) У особей из обеих популяций продолжительность развития сокращалась с ростом температуры. Во всех температурных и фотопериодических режимах развитие особей, питающихся яйцами зерновой моли, длилось дольше, чем у особей, питающихся тлями (сравнение по критерию Краскела–Уоллиса, $p < 0.001$). В тех случаях, когда межпопуляционные различия были достоверными, особи из сочинской популяции при температурах 17–20 °C развивались дольше, а при 28 °C – быстрее, чем особи из иркутской популяции.

Сравнение длительности преимагинального развития в разных фотопериодических условиях при одном и том же температурном и пищевом режиме выявило достоверные различия по средней продолжительности развития между особями из длиннодневного и короткодневного режимов только для самок и самцов сочинской популяции при температурах 17 и 20 °C после выкармливания личинок тлями и яйцами зерновой моли (сравнение по критерию Краскела–Уоллиса, $p < 0.01 – 0.001$). Во всех остальных случаях различия были недостоверными.

Температурные нормы развития

Поскольку мы не выявили достоверных различий в продолжительности преимагинального развития между самцами и самками *H. axyridis* обеих популяций (см. выше), для анализа температурных норм развития данные для самок и самцов были обобщены. Параметры уравнения линейной регрессии скорости преимагинального развития по температуре представлены в табл. 4. Сравнение линий регрессии было проведено с помощью теста MSD по методу Тьюки–Крамера при $\alpha = 0.05$ (Sokal, Rohlf, 1995). Тест на эквивалентность наклонов линий регрессии к оси абсцисс показал в целом значимое влияние фактора популяции и экспериментальных условий ($F = 10.98$, $df = 7$, $p << 0.00001$), однако популяции различались по особенностям реакции на пищу и фотопериодические условия.

Наибольшее влияние на температурные нормы развития оказало питание личинок. В обеих популяциях кормление личинок яйцами зерновой моли привело к повышению температурных порогов в условиях как длинного, так и короткого дня. Линии ре-

Таблица 3. Влияние температуры, фотопериода и корма на продолжительность преимагинального развития, вес и размер самцов и самок *Harmonia axyridis* (Pall.) из иркутской и сочинской популяций (результаты многофакторного дисперсионного анализа ранжированных данных, $n = 953$)

Фактор или сочетание факторов, число степеней свободы	Коэффициент Фишера (F) и достоверность влияния (p)		
	Продолжительность преимагинального развития	Вес отродившихся имаго	Длина заднего бедра отродившихся имаго
Температура, $df = 3$	$F = 8181.7$, $p < 0.001$	$F = 20.7$, $p < 0.001$	$F = 11.4$, $p < 0.001$
Фотопериод, $df = 1$	$F = 26.4$, $p < 0.001$	$F = 25.1$, $p < 0.001$	$F = 2.6$, $p = 0.105$
Корм, $df = 1$	$F = 1404.4$, $p < 0.001$	$F = 6.5$, $p = 0.011$	$F = 5.0$, $p = 0.025$
Популяция, $df = 1$	$F = 12.0$, $p = 0.001$	$F = 3.6$, $p = 0.059$	$F = 20.9$, $p < 0.001$
Пол особи, $df = 1$	$F = 2.7$, $p = 0.102$	$F = 257.5$, $p < 0.001$	$F = 205.5$, $p < 0.001$
Температура × фотопериод, $df = 3$	$F = 14.6$, $p < 0.001$	$F = 19.2$, $p < 0.001$	$F = 10.4$, $p < 0.001$
Температура × корм, $df = 3$	$F = 7.1$, $p < 0.001$	$F = 7.4$, $p < 0.001$	$F = 6.3$, $p < 0.001$
Температура × популяция, $df = 3$	$F = 16.8$, $p < 0.001$	$F = 16.8$, $p < 0.001$	$F = 7.7$, $p < 0.001$
Температура × пол особи, $df = 3$	$F = 0.1$, $p = 0.950$	$F = 0.2$, $p = 0.918$	$F = 0.2$, $p = 0.914$
Фотопериод × корм, $df = 1$	$F = 3.0$, $p = 0.082$	$F = 0.1$, $p = 0.716$	$F = 0.0$, $p = 0.989$
Фотопериод × популяция, $df = 1$	$F = 1.0$, $p = 0.321$	$F = 0.8$, $p = 0.362$	$F = 0.4$, $p = 0.507$
Фотопериод × пол особи, $df = 1$	$F = 2.3$, $p = 0.130$	$F = 1.5$, $p = 0.222$	$F = 0.4$, $p = 0.536$
Корм × популяция, $df = 1$	$F = 18.3$, $p < 0.001$	$F = 0.0$, $p = 0.968$	$F = 0.5$, $p = 0.460$
Корм × пол особи, $df = 1$	$F = 0.0$, $p = 0.885$	$F = 0.0$, $p = 0.934$	$F = 0.3$, $p = 0.616$
Популяция × пол особи, $df = 1$	$F = 5.7$, $p = 0.017$	$F = 0.3$, $p = 0.615$	$F = 1.2$, $p = 0.271$

грессии при питании личинок яйцами зерновой моли смещались правее линий регрессии, характеризующих преимагинальное развитие при кормлении личинок тлями (рис. 1). У особей из иркутской популяции в обоих фотопериодических режимах при питании личинок яйцами моли происходило отчетливое снижение термолабильности преимагинального развития, т. е. понижение угла наклона линии регрессии к оси абсцисс (табл. 4, рис. 1). Сумма градусодней, необходимая для завершения развития, достоверно возрастала ($p < 0.05$). У особей из сочинской популяции изменений температурной чувствительности преимагинального развития при выкармливании личинок яйцами моли почти не наблюдалось. И в длиннодневных, и в короткодневных фотопериодических режимах происходил параллельный перенос вправо линий регрессии скорости развития по температуре почти без изменения угла наклона к оси абсцисс. Сумма градусодней варьировала незначительно. Температурные пороги до-

Таблица 4. Влияние корма и фотопериодических условий на параметры термолабильности преимагинального развития азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pall.) (коэффициент детерминации $R^2 = 0.95–0.97$, указана стандартная ошибка)

Длина дня, ч	Корм	N	Коэффициент регрессии (*b*), 1/*град* × *сут*	Константа (*a*), 1/*сут*	Температурный порог, °C	Сумма градусодней, *град* × *сут*
			Иркутская популяция			
10	Яйца	112	0.004401 ± 0.000097 a	–0.050050 ± 0.004326	11.4 ± 0.26 a	227 ± 5 ac*
	Тли	131	0.004810 ± 0.000092 c	–0.049408 ± 0.004456	10.3 ± 0.24 ab	208 ± 4 bc
16	Яйца	115	0.004322 ± 0.000100 bc*	–0.050037 ± 0.004601*	11.6 ± 0.26 b*	231 ± 5 b*
	Тли	124	0.005111 ± 0.000087 ab	–0.056035 ± 0.004137	11.0 ± 0.20	196 ± 3 ab
			Сочинская популяция			
10	Яйца	110	0.004744 ± 0.000111 a	–0.057525 ± 0.004760	12.1 ± 0.24 bc	211 ± 5 ad*
	Тли	126	0.004764 ± 0.000093	–0.049586 ± 0.004192 ab	10.4 ± 0.23 ab	210 ± 4 bc
16	Яйца	110	0.005113 ± 0.000108*	–0.066926 ± 0.004576 a*	13.1 ± 0.21 ac*	196 ± 4 cd*
	Тли	125	0.005189 ± 0.000096 a	–0.059688 ± 0.004288 b	11.5 ± 0.20 a	193 ± 4 ab

П р и м е ч а н и е. N – число особей. Попарное сравнение параметров уравнений линейной регрессии проведено с помощью теста MSD по методу Тьюки–Крамера при $\alpha = 0.05$ (Sokal, Rohlf, 1995). Для каждой популяции одинаковыми буквами обозначены достоверно различающиеся значения. Сравнение между популяциями проводили при одном фотопериодическом режиме и одинаковом корме. Звездочками обозначены достоверные межпопуляционные различия. Отсутствие букв и звездочек означает, что различия не обнаружены.

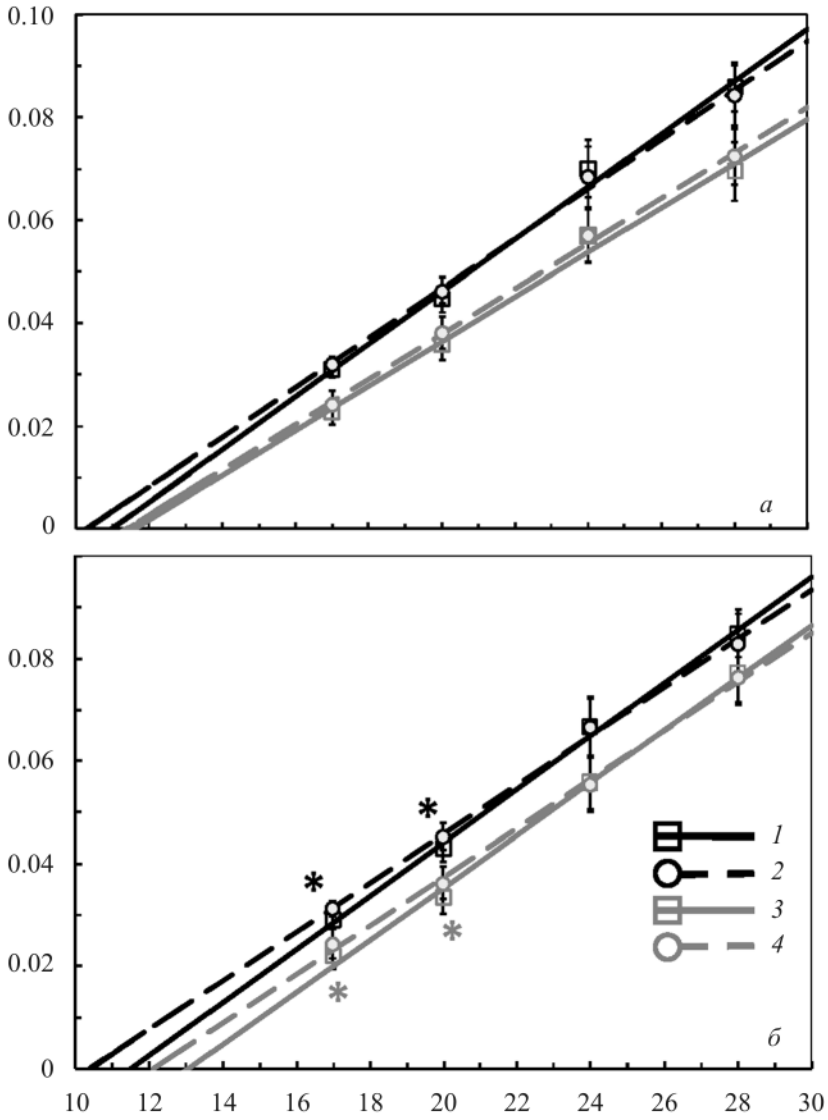

Рис. 1. Температурные нормы преимагинального развития для азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pall.) в различных условиях эксперимента.

По горизонтальной оси – температура (°С), *по вертикальной оси* – скорость преимагинального развития (1/сут.). *а* – иркутская, *б* – сочинская популяции.

1 – питание личинок тлями при длине дня 16 ч; *2* – то же при длине дня 10 ч; *3* – питание личинок яйцами зерновой моли при длине дня 16 ч; *4* – то же при длине дня 10 ч.

Приведены средние значения скорости развития. Вертикальными линиями обозначены стандартные отклонения. Звездочками обозначены достоверно различающиеся значения скорости преимагинального развития в двух фотопериодических режимах при одной и той же температуре в случае питания личинок тлями (черные звездочки) и яйцами зерновой моли (серые звездочки).

стоверно повышались, причем значительнее, чем у иркутской популяции (табл. 4, рис. 1, *б*).

Фотопериодические условия оказали очень слабое влияние на преимагинальное развитие *H. axyridis* из иркутской популяции при кормлении личинок как тлями, так и яйцами зерновой моли. Значения температурных порогов, коэффициентов термолабильности развития и суммы градусодней, полученные в длиннодневном и короткодневном режимах, практически не различались, линии регрессии почти совпали (табл. 4, рис. 1, *а*). Для сочинской популяции выявлены другие закономерности: наблюдалось достоверное снижение термолабильности и температурных порогов преимагинального развития в короткодневных условиях при использовании и того, и другого кормов. Скорость развития при температурах 17 и 20 °С была достоверно выше в условиях короткого дня. Межпопуляционные различия по параметрам термолабильности преимагинального развития были выражены в целом слабо. Достоверно различались только температурные нормы развития при питании личинок яйцами моли в длиннодневном фотопериодическом режиме (табл. 4). Температурные пороги и термолабильность развития оказались достоверно выше у особей из сочинской популяции, т. е. при температурах 17 и 20 °С быстрее развивались особи из иркутской популяции, а при 28 °С – из сочинской. Это подтвердили достоверные межпопуляционные различия по продолжительности развития (табл. 2).

Вес и размеры имаго

Значения веса и длины заднего бедра самок и самцов *H. axyridis*, выращенных в разных экспериментальных условиях, приведены в табл. 5. Вес отродившихся имаго с высокой достоверностью зависел от температурных и фотопериодических условий. Влияние корма оказалось относительно слабым (см. табл. 3, рис. 2). Межпопуляционные различия были в целом слабыми (достоверность несколько ниже пороговой) и разнонаправленными. Различия между самцами и самками по силе влияния превосходили все остальные факторы опыта. Во всех экспериментальных режимах самки из обеих популяций были крупнее самцов (табл. 5, сравнение по критерию Краскела–Уоллиса, $p < 0.001$); взаимодействие температуры с факторами «фотопериод», «корм» и «популяция» было высоко достоверным (табл. 3). Взаимодействие факторов «температура» и «пол» практически отсутствовало. Как и в случае продолжительности преимагинального развития, единственным достоверным из трехфакторных было взаимодействие температуры, популяции и корма ($df = 3$, $F = 3.3$, $p = 0.020$).

Предварительный анализ показал, что вес самок и вес самцов одинаково варьировали с изменением температуры, поэтому для дальнейшего обсуждения температурной пластичности веса у *H. axyridis* мы объединили данные для самцов и самок. На рис. 2 показано изменение веса жуков, выращенных в разных экспериментальных условиях. В короткодневном фотопериодическом режиме вес особей увеличивался с ростом температуры (рис. 2, *а*, *в*), причем в обеих популяциях значительнее, когда личинки питались яйцами зерновой моли (рис. 2, *в*). В длиннодневных условиях наблюдались межпопуляционные различия по температурной пластичности веса имаго (рис. 2, *б*, *д*). С ростом температуры вес жуков сочинской популяции заметно уменьшался в случае выкармливания личинок тлями и практически не изменялся после кормлении их яйцами зерновой моли. У особей иркутской популяции изменение веса не обнаруживало четко выраженной связи с температурными условиями при питании

Таблица 5. Влияние фототермических условий и корма личинок на вес и размеры самцов и самок *Harmonia axyridis* (Pall.) из иркутской и сочинской популяций. Приведены средние арифметические и стандартные отклонения, $n = 6–21$ (см. табл. 2)

T, °C	ДД, ч	Корм	Вес имаго, мг				Длина заднего бедра, мм			
			Самцы		Самки		Самцы		Самки	
			Иркутск	Сочи	Иркутск	Сочи	Иркутск	Сочи	Иркутск	Сочи
17	10	Яйца	24.1 ± 2.7	23.0 ± 2.9	27.2 ± 2.6	***25.1 ± 5.1***	1.92 ± 0.05 **	1.86 ± 0.07	1.99 ± 0.07	***1.92 ± 0.14***
		Тли	24.1 ± 2.6	23.8 ± 2.3	26.0 ± 4.2	***28.6 ± 3.1***	1.92 ± 0.09	1.87 ± 0.08	1.98 ± 0.13	***2.02 ± 0.08***
	16	Яйца	26.1 ± 3.6	28.2 ± 4.3	***28.9 ± 4.0***	31.8 ± 4.1	1.94 ± 0.07	1.96 ± 0.08	***2.00 ± 0.13***	2.01 ± 0.08
		Тли	26.4 ± 2.2	28.1 ± 3.9	***31.2 ± 3.8***	32.8 ± 2.8	1.98 ± 0.07	1.94 ± 0.10	***2.08 ± 0.11***	2.06 ± 0.05
20	10	Яйца	24.1 ± 2.9**	27.2 ± 3.3	28.4 ± 2.7 *	31.1 ± 4.0	1.92 ± 0.06	1.94 ± 0.09	2.03 ± 0.07	2.01 ± 0.08
		Тли	24.4 ± 3.3*	26.8 ± 3.3	28.3 ± 3.7	29.6 ± 2.9	1.96 ± 0.10	1.97 ± 0.09	2.04 ± 0.10	2.04 ± 0.06
	16	Яйца	24.4 ± 1.9***	27.6 ± 2.4	30.5 ± 2.9	31.0 ± 4.9	1.93 ± 0.07	***1.92 ± 0.07***	2.05 ± 0.07	***2.00 ± 0.07***
		Тли	25.0 ± 2.9***	28.9 ± 2.6	27.8 ± 5.5 **	32.6 ± 3.9	1.98 ± 0.09	***2.00 ± 0.06***	2.03 ± 0.13	***2.08 ± 0.10***
24	10	Яйца	29.6 ± 2.7	27.6 ± 2.9	32.5 ± 2.2	30.9 ± 4.7	2.01 ± 0.06 *	***1.93 ± 0.05***	2.10 ± 0.06 **	1.99 ± 0.09
		Тли	27.5 ± 1.9	27.7 ± 1.3	31.6 ± 2.1	31.2 ± 4.4	2.01 ± 0.06	***1.99 ± 0.04***	2.09 ± 0.07	2.04 ± 0.09
	16	Яйца	29.4 ± 2.7	27.3 ± 4.8	***33.1 ± 2.9*** *	31.4 ± 1.8	2.02 ± 0.06 *	1.91 ± 0.11	2.07 ± 0.06	2.02 ± 0.06
		Тли	29.4 ± 1.4 **	24.7 ± 4.5	***30.0 ± 2.4***	30.9 ± 3.0	2.04 ± 0.05 **	1.88 ± 0.10	2.04 ± 0.05	2.03 ± 0.06
28	10	Яйца	28.4 ± 2.4	***28.5 ± 3.4***	30.7 ± 4.8	***32.3 ± 2.6***	1.98 ± 0.05	1.97 ± 0.08	2.03 ± 0.12	2.04 ± 0.06
		Тли	26.7 ± 3.6	***25.1 ± 2.8***	30.1 ± 2.9	***28.6 ± 4.1***	1.96 ± 0.09	1.92 ± 0.04	2.04 ± 0.08	2.01 ± 0.09
	16	Яйца	26.9 ± 2.2	27.6 ± 2.1	31.5 ± 2.9	***31.9 ± 3.1***	1.94 ± 0.07	1.94 ± 0.05	2.04 ± 0.06	2.04 ± 0.07
		Тли	26.5 ± 3.7	25.9 ± 2.7	31.3 ± 4.5	***27.9 ± 4.0***	1.94 ± 0.07	1.92 ± 0.07	2.02 ± 0.09	1.99 ± 0.11

Примечание. Т – температура, ДД – длина дня. Звездочками обозначена достоверность по критерию Краскела–Уоллиса межпопуляционных различий для особей одного пола, развивавшихся на одинаковом корме в одних и тех же фототермических условиях: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$. Жирным шрифтом и курсивом выделены данные для особей одного пола, развивавшихся в одних и тех же фототермических условиях, но питавшихся разными видами корма, достоверно различающиеся по критерию Краскела–Уоллиса ($p < 0.05$). Отсутствие выделения означает, что достоверные различия не обнаружены. Количество особей в каждом варианте эксперимента приведено в табл. 2.

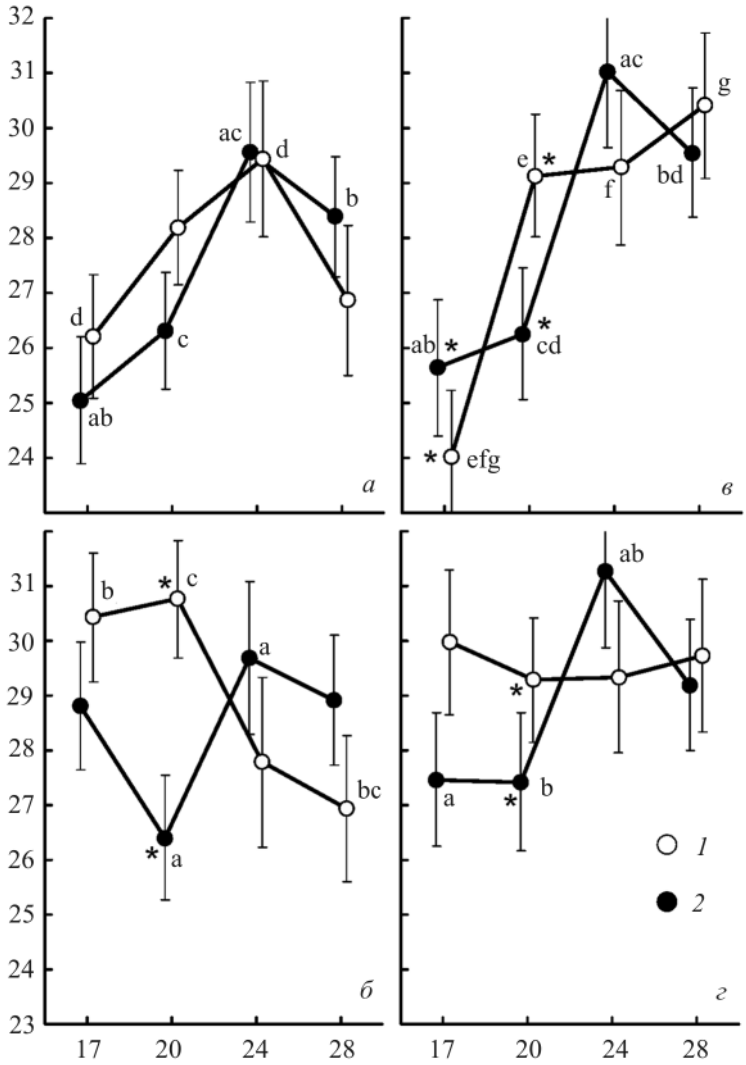

Рис. 2. Вес имаго *Harmonia axyridis* (Pall.) из иркутской и сочинской популяций при выкармливания личинок персиковой тлёй или яйцами зерновой моли в различных температурных и фотопериодических условиях.

По горизонтальной оси – температура (°C), *по вертикальной оси* – вес имаго (мг).

а – питание личинок тлями при длине дня 10 ч, *б* – то же при длине дня 16 ч, *в* – питание личинок яйцами зерновой моли при длине дня 10 ч, *г* – то же при длине дня 16 ч.

1 – сочинская, *2* – иркутская популяции. Приведены средние значения веса имаго. Вертикальными линиями обозначен доверительный интервал 0.95. Для наглядности символы сдвинуты относительно оси абсцисс. Одинаковыми латинскими буквами отмечены достоверно различающиеся в разных температурных условиях значения среднего веса жуков для каждой популяции в каждом фотопериодическом режиме и при кормлении личинок одинаковой пищей (критерий Краскела–Уоллиса, $p < 0.01$). Звездочкой отмечены достоверные межпопуляционные различия (критерий Краскела–Уоллиса, $p < 0.01$).

личинок тлями, однако в случае кормления их яйцами моли вес имаго слабо увеличивался с ростом температуры.

Длина заднего бедра жуков, которая была выбрана для оценки линейных размеров тела, так же как и вес, зависела прежде всего от пола особей (см. табл. 5). Во всех случаях самки были крупнее самцов. Влияние температуры и различия между популяциями оказались весьма существенными, влияние корма – слабым, а фотопериодических условий (в целом) – недостоверным (см. табл. 3). Вместе с тем высоко достоверным было взаимодействие температуры с фотопериодом и с факторами «корм» и «популяция», так же как и в случае с весом особей. Остальные двухфакторные и трехфакторные взаимодействия были статистически недостоверными. Во всех экспериментальных режимах наблюдалась сильная положительная корреляция веса самцов и самок с длиной заднего бедра ($r = 0.85$, $p < 0.001$). Варьирование длины заднего бедра имаго с изменением температуры в целом повторяло особенности варьирования веса жуков, отраженные на рис. 2, и поэтому не нуждалось в отдельном рассмотрении и обсуждении.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования выявили различия по температурным нормам развития между иркутской и сочинской популяциями *H. axyridis* в зависимости от диеты личинок (яйца зерновой моли или тли) и от фотопериодических условий.

Выживаемость особей и соотношение полов

Из всех исследуемых факторов наибольшее влияние на выживаемость особей и соотношение числа самцов и самок у выращенных имаго *H. axyridis* оказывает корм, получаемый личинками (см. табл. 1). Популяции различаются по уровню смертности особей при питании личинок разным кормом, а значит, по относительной пригодности тлей и яиц зерновой моли для их развития. После кормления личинок яйцами зерновой моли смертность в сочинской популяции была выше, чем в иркутской, потому что в этом случае выживаемость самок сочинской популяции была ниже, чем у самцов. При выкармливании же личинок тлями смертность оказалась немного выше у самок из иркутской популяции. Подобная дифференциальная смертность самок в результате питания личинок *H. axyridis* различным кормом привела к соответствующему изменению соотношения полов в исследуемых популяциях. Среди выращенных имаго сочинской популяции после кормления личинок яйцами зерновой моли соотношение самок и самцов оказалось 0.8 : 1, а при выкармливании тлями – 1.3 : 1 (в среднем по всем температурным и фотопериодическим режимам). Среди выращенных имаго иркутской популяции в первом случае соотношение самок и самцов составило 1.2 : 1, а во втором – 0.9 : 1. В целом выживаемость *H. axyridis* сочинской популяции выше, чем иркутской, в случае выкармливания личинок тлями, а при выкармливании яйцами зерновой моли выживаемость особей из обеих популяций достоверно не различается.

Продолжительность развития

Продолжительность развития самок и самцов у *H. axyridis* из обеих популяций в целом (по совокупности данных) практически одинаковая. Обнаруженные несовпадения имеют разнонаправленный характер и не демонстрируют явных закономерностей (см. табл. 2). Как правило, особи более крупного пола развиваются дольше, однако

у некоторых насекомых, например, у бабочек-нимфалид и у клопов, самки крупнее самцов, но развиваются с той же скоростью или даже быстрее, как и в случае с *H. axyridis* в нашем эксперименте (Teder, 2014; Гусев, Лопатина, 2018; Лопатина, Гусев, 2019).

Наибольшее влияние на продолжительность преимагинального развития *H. axyridis* оказывают температурные условия и особенности питания личинок. Продолжительность развития уменьшается с ростом температуры, что типично для всех эктотермных организмов. Особи, питающиеся яйцами зерновой моли, развиваются медленнее особей, питающихся тлями. Можно сделать вывод, что яйца зерновой моли являются для личинок *H. axyridis* менее пригодным и питательным кормом, чем персиковая тля, что подтверждает полученные ранее данные (Резник, 2010; Резник и др., 2015). Замедление преимагинального развития более заметно при низкой температуре. У *H. axyridis* иркутской популяции оно возрастает от 14 % при 28 °C до 26 % при 17 °C в условиях короткого дня, и от 19 % при 28 °C до 27 % при 17 °C в условиях длинного дня. У особей сочинской популяции задержка развития вследствие питания личинок менее пригодным кормом увеличивается от 8 % при 28 °C до 23 % при 17 °C в короткодневном режиме, и от 9 % при 28 °C до 24 % при 17 °C в длиннодневном режиме. Значит, у *H. axyridis* сочинской популяции замедление развития в результате выкармливания личинок яйцами зерновой моли менее выражено, чем у *H. axyridis* иркутской популяции, особенно при высокой температуре, т. е. относительная пригодность яиц зерновой моли для развития личинок сочинской популяции выше. Таким образом, влияние вида корма на преимагинальное развития в двух популяциях различается, хотя и в том и в другом случае происходит неравномерная, зависящая от температурных условий, задержка развития.

В обеих популяциях возрастает изменчивость продолжительности развития в случае питания личинок менее пригодным кормом, особенно отчетливое у *H. axyridis* из иркутской популяции (см. табл. 2). Возрастание изменчивости длительности преимагинального развития азиатской божьей коровки при кормлении личинок яйцами зерновой моли было отмечено ранее (Резник и др., 2015). Повышение дисперсии продолжительности развития в результате использования менее питательной диеты отмечено и у других насекомых (Stamp, Bowers, 1990; Na, Ryoo, 2000; Saska, 2005; Lopatina et al., 2014).

Короткодневные фотопериодические условия практически не вызывают изменения продолжительности развития *H. axyridis* из иркутской популяции, хотя в предыдущих исследованиях, проведенных при одной температуре 20 °C, наблюдалось ускорение развития (Резник и др., 2015). Вероятно, это может быть связано с некоторыми различиями в питании личинок в проведенных экспериментах. В то же время, короткодневный режим оказывает ощутимое воздействие на развитие жуков из сочинской популяции. В короткодневном режиме наблюдается ускорение преимагинального развития при температуре 17 °C на 7 и 9 %, когда личинок выкармливают соответственно тлями или яйцами моли, а при температуре 20 °C – на 5 и 8 %. Нетрудно заметить, что в зависимости от получаемой личинками пищи короткодневный фотопериод может оказать большее или меньшее влияние на продолжительность преимагинального развития *H. axyridis*. При более высоких температурах происходит слабое торможение развития (см. табл. 2). Это подтверждает наше предположение о том, что в разных температурных режимах воздействие фотопериодических условий на развитие азиат-

ской божьей коровки может оказаться разнонаправленным. Кроме того, нами получено новое доказательство существования у *H. axyridis* межпопуляционных различий по реакции на вид корма и фотопериодические условия, которые были отмечены в более ранних работах (Резник и др., 2015; Reznik et al., 2015b; Ovchinnikova et al., 2016; Raak-van den Berg et al., 2017).

Температурные нормы развития

Наибольшие изменения температурных норм развития *H. axyridis* вызывает диета личинок. Вследствие диспропорциональной задержки развития при выкармливании личинок яйцами зерновой моли и в той, и в другой популяциях происходит повышение температурных порогов развития (линии регрессии скорости развития по температуре смещаются на графике вправо, см. рис. 1). При этом у жуков из иркутской популяции в обоих фотопериодических режимах наблюдается снижение термолабильности развития (угол наклона линии регрессии к оси абсцисс становиться меньше).

В то же время, у *H. axyridis* из сочинской популяции температурная чувствительность развития при питании личинок яйцами моли остается практически такой же, как и в случае кормления их тлями, и в короткодневных, и в длиннодневных условиях (угол наклона линий регрессии почти не изменяется). Если снижение термолабильности развития насекомых в результате использования менее благоприятного корма – достаточно обычное явление (Lopatina et al., 2014), то постоянство значений коэффициента регрессии и суммы градусодней при получении личинками малопитательной пищи отмечено нами впервые (см. табл. 4). Это объясняется резко выраженной неравномерностью замедления развития особей сочинской популяции вследствие питания личинок менее пригодным кормом, которое в 3 раза больше при низкой температуре, чем при высокой (см. выше). Таким образом, популяции различаются по характеру трофической пластичности температурных норм развития, т. е. зависимости параметров термолабильности развития от качества пищи.

В нашем эксперименте у *H. axyridis* из иркутской популяции в короткодневных условиях модификации температурных норм развития практически не наблюдается (см. табл. 4). Линии регрессии скорости преимагинального развития по температуре для двух фотопериодических режимов при кормлении личинок тлями и яйцами зерновой моли почти совпадают (см. рис. 1, *а*). Однако длина дня оказывает ощутимое воздействие на развитие азиатской божьей коровки из сочинской популяции, которое проявляется одинаково при питании личинок разным кормом (см. рис. 1, *б*). Поскольку в короткодневном режиме наблюдается ускорение преимагинального развития при низких температурах и некоторое замедление при высоких (см. выше), линии регрессии для двух фотопериодических режимов пересекаются. В короткодневном режиме происходит снижение температурного порога и небольшое понижение термолабильности развития, т. е. уменьшение угла наклона линии регрессии к оси абсцисс (см. табл. 4, рис. 1*б*). Подобный характер фотопериодической пластичности температурных норм развития отмечен у ряда исследованных ранее видов насекомых, в том числе и некоторых божьих коровок (Ali, El-Saeady, 1981; Aksit et al, 2007; Lopatina et al., 2007; Kutcherov et al., 2011; Резник, Войнович, 2015; MacLean, Gilchrist, 2019). В то же время, у божьей коровки *Coccinella septempunctata brucki* из центральной Японии в условиях короткого дня (10 ч) при низких температурах наблюдалось замедление развития по сравнению с длинным днем (16 ч), а при высоких температурах –

наоборот, ускорение (Sakurai et al., 1991), т. е. реакция на фотопериодические условия оказалась противоположной той, которую мы обнаружили у *H. axyridis* из сочинской популяции. Вероятно, подобная реакция на короткодневный фотопериод связана с формированием у *C. septempunctata brucki* летней диапаузы.

Различия по температурным нормам развития между иркутской и сочинской популяциями *H. axyridis* в целом малы. Наибольшие межпопуляционные различия параметров термолабильности развития отмечены в длиннодневных фотопериодических условиях при выкармливании личинок яйцами зерновой моли (см. табл. 4). Высокая пластичность преимагинального развития *H. axyridis*, проявляющаяся под влиянием биотических и абиотических факторов среды и их взаимодействия, не дает возможности непосредственно сравнить полученные нами значения температурного порога, коэффициента термолабильности развития, суммы градусодней и продолжительности развития с данными, имеющимися в литературе (LaMana, Miller, 1998; Koch, 2003; Castro et al., 2011; Ramos et al., 2014). Однако результаты наших исследований не противоречат существующим данным. В целом можно сделать вывод о достаточно слабых межпопуляционных различиях температурных норм развития *H. axyridis.* Тем не менее, проведенный ранее мета-анализ данных по продолжительности развития азиатской божьей коровки и влияющих на нее факторов (Raak-van den Berg, 2017) показывает, что инвазионные популяции *H. axyridis* обладают более высокой температурной чувствительностью развития и развиваются быстрее при высоких температурах (в одних и тех же фотопериодических условиях), чем природные популяции, что подтверждают и результаты нашего исследования.

Как было показано в предыдущих исследованиях (Kutcherov et al., 2015), могут существовать различные способы адаптации насекомых к окружающей среде. В результате эволюционных процессов возникают разнообразные формы трофической и фотопериодической пластичности температурных норм развития. Они постепенно приобретают все большее значение и могут обеспечить тонкую и быструю подстройку к условиям среды в локальных местообитаниях на разных широтах, изменяя характер зависимости скорости развития от температуры в ответ на удлинение или сокращение дня или при переходе на новые виды пищи. Таким образом, ограниченность географической изменчивости температурных норм развития можно частично объяснить разнообразием проявлений их трофических и фотопериодических модификаций.

Вес и линейные размеры имаго

В обеих популяциях *H. axyridis* самки крупнее самцов, что характерно для многих видов насекомых (Stillwell et al., 2010). Температурная пластичность веса и длины заднего бедра, зависящая от фотопериодического режима и диеты личинок, у самок и самцов проявляется одинаково. Длина заднего бедра имаго положительно коррелирует с весом молодых, не начавших питаться, особей и варьирует в зависимости от условий эксперимента таким же образом, как и вес. Поэтому вес не питавшихся имаго *H. axyridis* можно считать в целом характеристикой размеров жуков, что позволяет использовать в дальнейших исследованиях только один параметр для оценки размеров особей.

Популяции различаются особенностями проявления температурной пластичности веса (и размеров) имаго. В целом у *H. axyridis* из иркутской популяции наблюдается

возрастание веса с ростом температуры во всех экспериментальных режимах, более выраженное в случае питания личинок яйцами зерновой моли в короткодневном режиме (см. рис. 2, *в*). Жуки из сочинской популяции демонстрируют более сложную зависимость веса от температуры. В условиях короткого дня, как и у *H. axyridis* иркутской популяции, происходит увеличение веса имаго с ростом температуры, более заметное при кормлении личинок яйцами зерновой моли. В то же время в длиннодневном режиме с повышением температуры питание личинок тлями приводит к уменьшению веса имаго, а при питании яйцами зерновой моли изменения веса имаго не происходит. Таким образом, в зависимости от фотопериодических условий и диеты личинок особенности проявления температурной пластичности веса (и линейных размеров) имаго могут оказаться диаметрально противоположным и различаться у *H. axyridis* из разных популяций. В нашем эксперименте только в одном случае из восьми (при выкармливании тлями личинок сочинской популяции в длиннодневных условиях: см. рис. 1, *б*) соблюдается правило о характере зависимости размеров эктотермных организмов от температурных условий («temperature–size rule»), согласно которому особи с бóльшим весом должны появляться при низких температурах (Atkinson, 1994). В короткодневных условиях отмечено увеличение веса имаго с ростом температуры, при которой развивались личинки и куколки, наиболее отчетливое в случае питания личинок яйцами зерновой моли. Аналогичная реверсия правила «температура–размер» отмечена, например, у табачного бражника *Manduca sexta* при выращивании гусениц на неподходящем кормовом растении (Diamond, Kingsolver, 2010). В настоящее время для многих видов насекомых продемонстрированы различные проявления температурной пластичности веса имаго, зависящие от фотопериодических условий и корма при выращивании преимагинальных стадий (Diamond, Kingsolver, 2010; Кучеров, Кипятков, 2011б; Kutcherov et al., 2011; Лопатина и др., 2011а; Рыжкова, Лопатина, 2015а, 2015б; Reznik et al., 2015a; Гусев, Лопатина, 2018). Кроме того, степень выраженности температурной пластичности веса имаго может различаться у особей из разных географических популяций (Kingsolver et al., 2007; Лопатина и др., 2011б; Diamond, Kingsolver, 2012; Hassall, 2013; Kutcherov et al., 2015; Лопатина, Гусев, 2019), что подтверждают результаты нашего исследования.

ВЫВОДЫ

1. Несмотря на достаточно длительное разведение в лаборатории, популяции *H. axyridis* из Сочи и Иркутска продолжают демонстрировать различия в физиологических реакциях на фотопериодические условия и диету личинок.

2. Популяции *H. axyridis* различаются по степени влияния пищи на преимагинальное развитие, которое выражается в изменении соотношения полов вследствие неодинаковой смертности самок из Сочи и Иркутска, вызванной питанием личинок яйцами зерновой моли или тлями.

3. Питание личинок менее подходящим кормом (яйцами зерновой моли) замедляет развитие особей из инвазионной сочинской популяции *H. axyridis* слабее, чем особей из автохтонной иркутской популяции, особенно при высокой температуре. Таким образом, особи из сочинской популяции менее чувствительны к неблагоприятной пище.

4. Фотопериодическая и трофическая пластичность температурных норм развития по-разному проявляется у особей из двух исследованных популяций, что может иметь определяющее значение в процессе адаптации *H. axyridis* к локальным условиям ме-

стообитания. В то же время межпопуляционные различия по температурным нормам развития невелики.

5. Температурная зависимость веса и линейных размеров имаго может проявляться диаметрально противоположным образом в зависимости от фотопериодических условий и питания при развитии личинок и значительно различаться у разных популяций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Н. А. Беляковой (Всероссийский институт защиты растений РАН, С.-Петербург–Пушкин) за предоставление лабораторных популяций *H. axyridis* для проведения экспериментов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 20-04-00185 -а), гранта СПбГУ (проект № 1.40.503.2017) и гостемы ЗИН № АААА-А19-119020690082-8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белякова Н. А., Балуева Е. Н. 2007. Перспективы использования полиморфных культур и бессамцовых линий *Harmonia axyridis* для биологической защиты. Информационный бюллетень ВПРС МОББ **38**: 35–39.

Гусев И. А., Лопатина Е. Б. 2018. Температурный и фотопериодический контроль развития зеленого древесного щитника *Palomena prasina* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae) в Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **97** (4): 585–606. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36476694

Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. 2010. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы. Энтомологическое обозрение **89** (1): 33–61.

Кожанчиков И. В. 1961. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высшая школа, 283 с.

Коротяев Б. А. 2013. О массовом размножении азиатской коровки *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae) в равнинной части Северо-Западного Кавказа. Энтомологическое обозрение **92** (4): 856–858.

Кучеров Д. А., Кипятков В. Е. 2011а. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae). Энтомологическое обозрение **90** (2): 249–271. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=16495807

Кучеров Д. А., Кипятков В. Е. 2011б. Половой диморфизм по фотопериодической пластичности массы тела у щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula.* Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (5): 388–390. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=16772825

Лопатина Е. Б. 2018. Пластичность температурных норм развития насекомых. Евразиатский энтомологический журнал **17** (1): 63–72. doi: 10.15298/euroasentj.17.1.07

Лопатина Е. Б., Гусев И. А. 2019. Новая форма фенотипической пластичности температурных норм развития у клопа *Graphosoma lineatum* (L.) (Heteroptera, Pentatomidae). Энтомологическое обозрение **98** (2): 255–280. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38027372

Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Кучеров Д. А. 2011а. Взаимодействие фотопериода и температуры – новая форма сезонной регуляции роста и развития у насекомых, исследованная на примере жужелицы *Amara communis* (Coleoptera, Carabidae). Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (6): 491–503. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17047009

Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Дубовиков Д. А., Соколова И. В. 2011б. Адаптивная широтная изменчивость продолжительности и температурных норм развития жужелицы *Amara communis* (Panz.) (Coleoptera, Carabidae). Энтомологическое обозрение **90** (4): 723–732.

Медников Б. М. 1966. Эволюционные аспекты термолабильности развития насекомых. Успехи современной биологии **61** (2): 247–259.

Медников Б. М. 1987. Проблемы видообразования и адаптивные нормы. Журнал общей биологии **48**: 15–26.

Резник С. Я. 2010. О влиянии корма и фотопериода на развитие личинок *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **89** (2): 273–278. https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/addpages/Andrey_Ukrainsky_Library/References_files/Reznik10.pdf

Резник С. Я., Войнович Н. Д. 2015. Влияние температуры и фотопериода на скорость развития *Trichogramma principium* Sug. et Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение **94** (2): 290–299. https://www.zin.ru/labs/expent/PDFs/Reznik_Voinovich_2015_Rus.pdf или https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23770675

Резник С. Я., Овчинников А. Н., Долговская М. Ю., Белякова Н. А. 2015. Внутривидовая изменчивость влияния фотопериода на скорость преимагинального развития *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **94** (1): 35–52. https://elibrary.ru/item.asp?id=23220252

Резник С. Я., Белякова Н. А., Овчинников А. Н., Овчинникова А. А. 2017. Влияние плотностно-зависимых факторов на развитие личинок автохтонной и инвазионной популяций *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae). Зоологический журнал **96** (9): 1048–1053. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29961627

Резник С. Я., Овчинников А. Н., Белякова Н. А., Овчинникова А. А. 2019. Устойчивость к голоданию личинок из инвазивной и автохтонной популяций азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **98** (1): 20–34. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=37068980

Рыжкова М. В., Лопатина Е. Б. 2015а. Пластичность температурных норм развития у бабочки дневной павлиний глаз *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae). Журнал эволюционной биохимии и физиологии **51** (3): 222–234. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23327297

Рыжкова М. В., Лопатина Е. Б. 2015б. Температурные нормы развития и их фотопериодическая модификация у брянской популяции бабочки *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae). Вестник Санкт-Петербургского университета **91** (3): 19–35. https://cyberleninka.ru/article/n/temperaturnye-normy-razvitiya-i-ih-fotoperiodicheskaya-modifikatsiya-u-bryanskoy-populyatsii-babochki-inachis-io-lepidoptera/viewerhttps://www.elibrary.ru/item.asp?id=24307662

Aksit T., Cakmak I., Ozer G. 2007. Effect of temperature and photoperiod on development and fecundity of an acarophagous ladybird beetle, *Stethorus gilvifrons*. Phytoparasitica **35** (4): 357–366. https://doi.org/10.1007/BF02980698

Ali M. A., El-Saeady A. A. 1981. Influence of temperature, photoperiod and hostplant on the bionomics of the melon ladybird *Epilachna chrysomelina* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae). Zeitschrift für Angewandte Entomologie **91**: 256–262.

Angilletta M. J. 2009. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. New York: Oxford University Press, Inc., 304 p.

Atkinson D. 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? Advances in Ecological Research **25**: l–58.

Belyakova N. A., Reznik S. Ya. 2013. First record of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in the Caucasus. European Journal of Entomology **110** (4): 699–702. doi: 10.14411/eje.2013.093 или https://www.eje.cz/pdfs/eje/2013/04/19.pdf

Berkvens N., Bonte J., Berkvens D., Tirry L., De Clercq P. 2008. Influence of diet and photoperiod on development and reproduction of European populations of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). BioControl **53** (1): 211–221. http://hdl.handle.net/1854/LU-387971

Bouton N., Iserbyt A., van Gossum H. 2011. Thermal plasticity in life-history traits in the polymorphic blue-tailed damselfly, *Ischnura elegans*: No differences between female morphs. Journal of Insect Science **11**: 112. https://doi.org/10.1673/031.011.11201

Brown P. M., Thomas C. E., Lombaert E., Jeffries D. L., Estoup A., Handley L. J. L. 2011. The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion. BioControl **56** (4): 623–641. https://doi.org/10.1007/s10526-011-9379-1

Campbell A., Fraser B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. Journal of Applied Ecology **11** (2): 431–438. doi:10.2307/2402197

Castro C. F., Almeida L. M., Penteado S. R. C. 2011. The impact of temperature on biological aspects and life table of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). Florida Entomologist **94** (4): 923–932. https://doi.org/10.1653/024.094.0429

Castro-Guedes C. F., Almeidaa L. M., Penteado S. R. C., Moura M. O. 2016. Effect of different diets on biology, reproductive variables and life and fertility tables of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). Revista Brasileira de Entomologia **60** (3): 260–266. https://doi.org/10.1016/j.rbe.2016.03.003

Couret J., Benedict M. Q. 2014. A meta-analysis of the factors influencing development rate variation in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). BMC Ecology **14** (3). https://doi.org/10.1186/1472-6785-14-3

Diamond S. E., Kingsolver J. G. 2010. Environmental dependence of thermal reaction norms: host plant quality can reverse the temperature–size rule. The American Naturalist **175** (1): 1–10. https://doi.org/10.1086/648602

Diamond S. E., Kingsolver J. G. 2012. Host plant adaptation and the evolution of thermal reaction norms. Oecologia **169** (2): 353–360. doi:10.1007/s00442-011-2206-7

Gotthard K. 1998. Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm. Journal of Evolutionary Biology **11** (1): 21–39. https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1998.11010021.x

Gotthard K. 2004. Growth strategies and optimal body size in temperate pararginii (так! Правильно – parargine. Ред.) butterflies. Integrative and Comparative Biology **44** (6): 471–479. https://doi.org/10.1093/icb/44.6.471

Gotthard K., Nylin S., Wiklund C. 2000. Individual state controls temperature dependence in a butterfly (*Lasiommata maera*). Proceedings of the Royal Society B **267** (1443): 589–593. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1042

Groeters F. R. 1992. Geographic conservatism of development rate in the milkweed oleander aphid, *Aphis nerii*. Acta Oecologica **13**: 649–661.

Hassall C. 2013. Time stress and temperature explain continental variation in damselfly body size. Ecography **36**: 894–903. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00018.x

Honěk A., Brabec M, Martinková Z., Dixon A. F. G., Pekár S., Skuhrovec J. 2019. Factors determining local and seasonal variation in abundance of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Central Europe. European Journal of Entomology **116**: 93–103. doi: 10.14411/eje.2019.011 или https://www.eje.cz/pdfs/eje/2019/01/11.pdf

Honěk A., Jarošik V., Martinková Z., Novák I. 2002. Food induced variation of thermal constants of development and growth of *Autographa gamma* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. European Journal of Entomology **99** (2): 241–252. doi: 10.14411/eje.2002.033 или https://www.eje.cz/pdfs/eje/2002/02/13.pdf

Ikemoto T., Takai K. 2000. A new linearized formula for the law of total effective temperature and the evaluation of line-fitting methods with both variables subject to error. Environmental Entomology **29** (4): 671–682. https://doi.org/10.1603/0046-225X-29.4.671

Kingsolver J. G., Massie K. R., Ragland G. J., Smith M. H. 2007. Rapid population divergence in thermal reaction norms for an invading species: breaking the temperature–size rule. Journal of Evolutionary Biology **20** (3): 892–900. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01318.x

Kingsolver J. G., Shlichta J. G., Ragland G. J., Massie K. R. 2006. Thermal reaction norms for caterpillar growth depend on diet. Evolutionary Ecology Research **8**: 703–715. http://jgking.web.unc.edu/files/2012/06/Kingsolveretal.EvoEcoResearch.2006.pdf

Koch R. L. 2003. The multicolored Asian lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control, and non-target impacts. Journal of Insect Science **3** (32): 1–16. doi: 10.1093/jis/3.1.32

Koch R. L., Galvan T. L. 2008. Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis*. BioControl **53** (1): 23–35. https://doi.org/10.1007/s10526-007-9121-1

Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Kipyatkov V. E. 2011. Photoperiod modifies thermal reaction norms for growth and development in the red poplar leaf beetle *Chrysomela populi* (Coleoptera: Chrysomelidae). Journal of Insect Physiology **57** (7): 892–898. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.03.028

Kutcherov D., Saulich A., Lopatina E., Ryzhkova M. 2015. Stable and variable life-history responses to temperature and photoperiod in the beet webworm, *Loxostege sticticalis*. Entomologia Experimentalis et Applicata **154** (3): 228–241. https://doi.org/10.1111/eea.12274

Kutcherov D. A., Lopatina E. B., Balashov S. V. 2018. Convergent photoperiodic plasticity in developmental rate in two species of insects with widely different thermal phenotypes. European Journal of Entomology **115**: 624–631. doi: 10.14411/eje.2018.060 или https://www.eje.cz/pdfs/eje/2018/01/60.pdf

Kutcherov D., Lopatina E. B., Yermakov S. 2019. Effects of temperature and photoperiod on the immature development in *Cassida rubiginosa* Müll. and *C. stigmatica* Sffr. (Coleoptera: Chrysomelidae). Scientific Reports **9**, 10047. doi.org/10.1038/s41598-019-46421-3

LaMana M. L., Miller J. C. 1998. Temperature-dependent development in an Oregon population of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). Environmental Entomology **27** (4): 1001–1005. https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/addpages/Andrey_Ukrainsky_Library/References_files/LaMana98.pdf

Liefting M., Hoffgmann A. A., Ellers J. 2009. Plasticity versus environmental canalization: population differences in thermal responses along a latitudinal gradient in *Drosophila serrata*. Evolution **63** (8): 1954−1963. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00683.x

Lombaert E., Guillemaud T., Cornuet J. M., Malausa T., Facon B., Estoup A. 2010. Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird. PloS one **5** (3): e9743. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009743

Lopatina E. B., Balashov S. V., Kipyatkov V. E. 2007. First demonstration of the influence of photoperiod on the thermal requirements for development in insects and in particular the linden-bug, *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera, Pyrrhocoridae). European Journal of Entomology **104**: 23–31. doi: 10.14411/eje.2007.004

Lopatina E. B., Kutcherov D. A., Balashov S. V. 2014. The influence of diet on the duration and thermal sensitivity of development in the linden-bug *Pyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera: Pyrrhocoridae). Physiological Entomology **39** (3): 208–216. https://doi.org/10.1111/phen.12063

MacLean H. J., Gilchrist G. W. 2019. Temperature, photoperiod and life history traits in *Drosophila subobscura*. bioRxiv preprint doi: https://doi.org/10.1101/717967

Nakamura K., 2002. Effect of photoperiod on the size–temperature relationship in a pentatomid bug, *Dolycoris baccarum*. Journal of Thermal Biology **27** (6): 541–546. https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00028-1

Na J. H., Ryoo M. I. 2000. The influence of temperature on development of *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidae) on dried vegetable commodities. Journal of Stored Products Research **36**: 125–129. http://directory.umm.ac.id/Data%20Elmu/jurnal/J-g/Journal%20of%20Stored%20Products%20Research/Vol%2036.Issue2.Apr2000/285.pdf или DOI:10.1016/S0022-474X(99)00039-9

Nylin S. 1994. Seasonal plasticity and life-cycle adaptations in butterflies. In: H. V. Danks (ed.). Insect Life-cycle Polymorphism: Theory, Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause Control. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 41–67.

Nylin S., Gotthard K. 1998. Plasticity in life history traits. Annual Review of Entomology **43**: 63−83. doi: 10.1146/annurev.ento.43.1.63

Orlova-Bienkowskaja M. J., Ukrainsky A. S., Brown P. M. 2015. *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Asia: a re-examination of the native range and invasion to southeastern Kazakhstan and Kyrgyzstan. Biological Invasions **17** (7): 1941–1948. doi 10.1007/s10530-015-0848-9 или https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/ukrpdf15.htm

Ovchinnikova A. A., Ovchinnikov A. N., Dolgovskaya M. Y., Reznik S. Y., Belyakova N. A. 2016. Trophic induction of diapause in native and invasive populations of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology **113**: 469–475. doi: 10.14411/eje.2016.061 или https://www.eje.cz/pdfs/eje/2016/01/61.pdf

Padua L. E. M., Parra J. R. P., Rossi M. M. 1996. Relationship between nutritional and thermal requirements of *Trichogramma pretiosum* Riley, 1879, reared on different hosts. In: Proceedings of XX International Congress of Entomology, Firenze, Italy, August 25–31, 1996, p. 329.

Pazyuk I. M., Musolin D. L., Reznik S. Ya. 2014. Geographic variation in thermal and photoperiodic effects on development of zoophytophagous plant bug *Nesidiocoris tenuis*. Journal of Applied Entomology **138** (1, 2): 36–44. https://doi.org/10.1111/jen.12079

Petersen C., Woods H. A., Kingsolver J. G. 2000. Stage-specific effects of temperature and dietary protein on growth and survival of *Manduca sexta* caterpillars. Physiological Entomology **25** (1): 35–40. https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.2000.00163.x

Phoofolo M. W., Elliott N. C., Giles K. L. 2009. Analysis of growth and development in the final instar of three species of predatory Coccinellidae under varying prey availability. Entomologia Experimentalis et Applicata **131** (3): 264–277. https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00849.x

Raak-van den Berg C. L., Wopke van der Werf L. Y., de Jong P. W., van Lenteren J. C. 2017. Life history of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis:* A global meta-analysis. BioControl **62**: 283–296. doi: 10.1007/s10526-017-9805-0

Ramos T. O., Santos-Cividanes T. M., Cividanes F. J., Santos L. C. 2014. *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae): Biological aspects and thermal requirements. Advances in Entomology **2** (1): 42–46. http://www.scirp.org/journal/PaperInformation.aspx?PaperID=41830

Ratte H. T. 1985. Temperature and insect development. In: K. H. Hoffmann (ed.). Environmental Physiology and Biochemistry of Insects. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer Verlag, p. 33–66.

Reznik S.Ya., Vaghina N.P. 2011. Photoperiodic control of development and reproduction in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology **108** (3): 385–390. doi: 10.14411/eje.2011.048

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

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

Ricupero M., Dai C., Siscaro G., Russo A., Biondi A., Zappala L. 2020. Potential diet regimens for laboratory rearing of the harlequin ladybird. BioControl. https://doi.org/10.1007/s10526-020-10021-2

Roff D. A. 2002. Life History Evolution. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 527 p.

Roy H. E., Brown P. M., Adriaens T., Berkvens N., Borges I., Clusella-Trullas S. et al. 2016. The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. Biological Invasions **18** (4): 997–1044. https://doi.org/10.1007/s10530-016-1077-6

Sakurai H., Yoshida N., Kobayashi Ch., Takeda S. 1991. Effects of temperature and day length on oviposition and growth of lady beetle, *Coccinella septempunctata bruckii*. Research Bulletin of the Faculty College of Agriculture, Gifu University **56**: 45–50.

Santos N. R. P., Santos-Cividanes T. M., Matos B. A., Anjos A. C. R. 2009. Biological aspects *Harmonia axyridis* fed with two prey and intraguild predation with *Eriopis connexa*. Pesquisa Agropecuária Brasileira **44** (11): 554–560. https://doi.org/10.1590/S0100-204X2013001100001

Saska P. 2005. Contrary food requirements of the larvae of two *Curtonotus* (Coleoptera: Carabidae: *Amara*) species. Annals of Applied Biology **147** (2): 139–144. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2005.00016.x
Saska P., Honěk A. 2003. Temperature and development of central European species of *Amara* (Coleoptera: Carabidae). European Journal of Entomology **100** (4): 509–515. https://www.eje.cz/pdfs/eje/2003/04/10.pdf
Sloggett J. J. 2012. *Harmonia axyridis* invasions: Deducing evolutionary causes and consequences. Entomological Science **15** (3): 261–273. https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2012.00519.x
Soares A. O., Coderre D., Schanderl H. 2004. Dietary self-selection behaviour by the adults of the aphidophagous ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). Journal of Animal Ecology **73** (3): 478–486. https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00822.x
Sokal R. R., Rohlf F. J. 1995. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. Edition 3. New York: Freeman and Company, 887 p.
Stamp N. E., Bowers M. D. 1990. Variation in food quality and temperature constrain foraging of gregarious caterpillars. Ecology **71** (3): 1031–1039. https://doi.org/10.2307/1937371
Stearns S. C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford: Oxford University Press, 264 p.
Stillwell R. C., Blanckenhorn W. U., Teder T., Davidowitz G., Fox C. W. 2010. Sex differences in phenotypic plasticity of body size affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. Annual Review of Entomology **55**: 227–245. doi: 10.1146/annurev-ento-112408-085500
Teder T. 2014. Sexual size dimorphism requires a corresponding sex difference in development time: a meta-analysis in insects. Functional Ecology **28** (2): 479–486. ttps://doi.org/10.1111/1365-2435.12172
Ueno H., 2003. Genetic variation in larval period and pupal mass in an aphidophagous ladybird beetle (*Harmonia axyridis*) reared in different environments. Entomologia Experimentalis et Applicata **106** (3): 211–218. doi: 10.1046/j.1570-7458.2003.00027.x
Ukrainsky A. S., Orlova-Bienkowskaja M. J. 2014. Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent regions. Biological Invasions **16** (5): 1003–1008. doi: 10.1007/s10530-013-0571-3

PHENOTYPIC PLASTICITY OF THE THERMAL REACTION NORMS FOR DEVELOPMENT OF THE MULTICOLORED ASIAN LADYBIRD, *HARMONIA AXYRIDIS* (PALLAS) (COLEOPTERA, COCCINELLIDAE)

E. B. Lopatina, S. Ya. Reznik, A. N. Ovchinnikov, A. A. Ovchinnikova, O. S. Bezman-Moseyko, E. V. Gritsenko

Key words: *Harmonia axyridis*, Coccinellidae, temperature, photoperiod, diet, developmental rate, weight, the thermal reaction norms for development, phenotypic plasticity.

SUMMARY

Phenotypic plasticity of insect thermal reaction norms (TRN) (thermal threshold, coefficient of thermal sensitivity, and sum of degree-days) ensures precise adjustment of seasonal cycle to local environments by changing the pattern of temperature dependence of the developmental rate. In different geographic populations, the plasticity of TRN can be manifested in different ways. We investigated photoperiodic and trophic plasticity of TRN, weight and structural size (hind femur length) of the Multicolored Asian ladybird, *Harmonia axyridis* from native (Irkutsk) and invasive (Sochi) laboratory populations. Each population was tested in 16 experimental treatments, i. e. combinations of 4 temperatures (17, 20, 24 and 28°C), 2 photoperiods (10 and 16 h of light per day), and 2 larval diets (frozen eggs of the grain moths *Sitotroga cerealella* and larvae and adults of the green peach aphid *Myzus persicae*). Eggs developed at a temperature of 20°C; first instar larvae were distributed among experimental sets. We have demonstrated that under both photoperiodic regimes feeding on low quality diet (eggs of the grain moth) resulted in disproportional (uneven in different temperature regimes, more strongly manifested at low temperature) delay in preimaginal development of individuals from both populations. The temperature thresholds of preimaginal development increased. When larvae were fed with eggs of the grain moth the thermal sensitivity of development in individuals from Irkutsk population of *H. axyridis* decreased (the slope of the regression line to the abscissa axis decreased, which is an indicator of a decline in the temperature sensitivity of development), whereas it did not change in

individuals from Sochi population (the slope of the regression line did not change). In individuals from Irkutsk population of *H. axyridis* photoperiodic plasticity of TRN was practically absent. In individuals from Sochi population with feeding both on aphids and on the moth eggs short day conditions resulted in a decrease in the temperature threshold and in the thermal sensitivity of development: at temperatures of 17 and 20°C, development under the short day conditions was faster than that under the long day conditions, whereas at 28°C, on the contrary, it was slightly slower. In *H. axyridis* from the both studied populations, the temperature plasticity of the adult weight (as well as the hind femur length) manifested itself in different ways and to varying degrees, depending on the photoperiodic conditions of larval rearing and diet. With increasing temperature, the adult weight could decrease, increase, or remain constant. Despite the rather long-term breeding in the laboratory, the *H. axyridis* populations from Sochi and Irkutsk have retained differences in physiological responses to photoperiodic conditions and larval diet.

УДК 632.634.11.632.76

ТАБЛИЦЫ ВЫЖИВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЯБЛОННОГО ЦВЕТОЕДА *ANTHONOMUS POMORUM* (L.) (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) НА ЯБЛОНЕ И ГРУШЕ НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ В МОСКОВСКОЙ И ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТЯХ

© 2020 г. С. Я. Попов,* С. В. Дмитриева**

Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева
Тимирязевская ул., 49, Москва, 127550 Россия
*e-mail: sergei_ya_popov@mail.ru, **e-mail: s.v.dmitriyeva@yandex.ru

Поступила 27.04.2018 г.
После переработки 16.08.2020 г.
Принята к печати 16.08.2020 г.

Приведены k-факторные таблицы выживания популяций яблонного цветоеда, *Anthonomus pomorum* (L.) (Coleoptera, Curculionidae) на яблоне и груше на трех урбанизированных территориях, расположенных в Московской (парк «Дубки», Москва и участок лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева, Москва) и Тверской (садовый участок садоводческого некоммерческого товарищества «Агроном» Кимрского р-на Тверской обл., далее – садовый участок в Тверской обл.) областях и изучавшихся в течение 3 лет. Наиболее поражаемой стадией долгоносика оказалась личиночная. К биотическим факторам поражения личинок и куколок относятся энтомопатогенные микроорганизмы (предположительно бактерии), паразитоид *Pteromalus varians* Spinola (= *P. grandis* Walker) (сем. Pteromalidae) и хищники (преимущественно трипсы, а также клопы рода *Anthocoris*). В 2016 г. действие биотических факторов смертности на *A. pomorum* было наибольшим на яблоне в естественном биоценозе парка «Дубки» (общая остаточная смертность цветоеда k = 0.163), а наименьшим – на груше на садовом участке в Тверской обл. (k = 0.079); на яблоне на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА уровень k имел промежуточное значение (0.097). В 2018 г. смертность в популяции *A. pomorum* в парке «Дубки» на стадии личинки вызывали следующие факторы: болезни – 2.8 (k = 0.012), хищники – 1.2 (k = 0.006), паразитоиды – 0.4 (k = 0.002), неизвестные факторы (не осадки) – 18.5 % (k = 0.093). Смертность личинок яблонного цветоеда от воздействия тех же факторов в том же году на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА составила соответственно 1.35 (k = 0.006), 0.46 (k = 0.002), 0 и 8.9 % (k = 0.041). В 2017 г. доминирующим фактором для личинок 3-го возраста оказались осадки.

Таблицы выживания популяций *A. pomorum* на яблоне и груше в Московской и Тверской областях показали, что выживаемость преимагинальных стадий долгоносиков в убежище (бутонах) весьма высока, достигая 64–92 %.

Сделана попытка также оценить степень «давления фактора урбанизации» на изученные природные комплексы с помощью 2 основных показателей, полученных из таблиц выживания цветоеда: общей популяционной смертности в период его преимагинального развития и смертности

от паразитоидов. В вегетационном сезоне, близком по метеоусловиям к среднемноголетним, с помощью первого показателя возможно осуществлять оценку действия фактора урбанизации на популяции *A. pomorum*, а в аномальном по погодным условиям вегетационном сезоне при неодинаковом воздействии на разные популяции экстраординарного фактора (осадки) – нецелесообразно.

Ключевые слова: *Anthonomus pomorum*, яблоня, груша, k-факторные таблицы выживания, факторы динамики численности, урбанизированные территории.

DOI: 10.31857/S0367144520030028

Яблонный цветоед (*Anthonomus pomorum* L.) (Coleoptera, Curculionidae) – опасный вредитель яблони (Порчинский, 1912; Добровольский, 1959; Васильев, 1988; Третьяков, 2007, и др.) и, в меньшей степени, груши (Васильев, 1988). Его личинка при развитии в бутоне растения-хозяина способна в короткий срок выгрызть основание цветоложа бутона и тем самым полностью предотвратить развитие плода. Согласно исследованиям Н. И. Грибковой и И. С. Макаровой (1970), В. А. Емельянова (1995), Р. В. Супранович с соавт. (Супранович и др., 2006), поврежденность яблони в Северо-Западном, Центральном и Поволжском регионах в отдельные годы может доходить до 40–100 %. Есть также данные о повреждении *A. pomorum* до 30 % бутонов груши (Савковский, 1990). В связи с этим сравнительная оценка его вредоносности на яблоне и груше представляет практический интерес.

По наблюдениям П. А. Попова (1962) и В. Р. Мхитаряна (1974), период откладывания яиц яблонного цветоеда длится от 8 до 30, в среднем 17–18 дней, поэтому k-факторные таблицы *A. pomorum* достаточно компактны благодаря короткому периоду сбора материала. Оценка факторов, влияющих на динамику численности этого вредителя, на основе k-факторных таблиц выживания считается одной из наиболее точных методик изучения эколого-популяционных характеристик животных. Основными паразитоидами личинок и куколок яблонного цветоеда называют наездников *Scambus annulatus* Kiss. (Ichneumonidae) и *Pteromalus varians* Spinola (= *Pteromalus grandis* Walker) (Pteromalidae); личинок и куколок цветоеда уничтожают также хищные клопы рода *Anthocoris* Fall. (сем. Anthocoridae) (Третьяков, 1982; Осман, 2004). По наблюдениям многих исследователей (Попов, 1962; Іоанісіяні, Лаурова, 1968; Третьяков, 2007), паразитоиды поражают, как правило, не более 30 % личинок и куколок яблонного цветоеда, но в отдельные годы уровень зараженности паразитоидами достигает 67–75 % (Порчинский, 1912; Чекменёв, 1967). Считается, что быстрое раскрытие бутонов яблони может быть причиной смертности цветоеда на преимагинальных стадиях, так как приводит к выпадению из бутонов и гибели личинок первого возраста (Третьяков, 1982). На численность популяции яблонного цветоеда оказывают влияние также насекомоядные птицы (Попов, 1962).

В представляемой статье на основе k-факторных таблиц выживания *A. pomorum* с помощью показателя остаточной смертности (k) исследуется степень воздействия разных факторов на динамику численности долгоносика. Авторами делается также попытка оценить влияние степени урбанизации на популяции *A. pomorum* посредством двух основных факторов, вычисленных с помощью таблиц выживания долгоносика, а именно уровня общей популяционной смертности в период его преимагинального развития и уровня смертности от паразитоидов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 2016 г. популяции яблонного цветоеда исследовались 1) на яблонях в парке «Дубки» Тимирязевского р-на Москвы общей площадью 18 га, произрастающих на газонах; почти вся территория парка была свободна от застроек; 2) на яблонях в пределах участка лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА им. К. А. Тимирязева в Москве общей площадью 2.5 га, где доля свободной от застроек территории составляла около 20 %; на ней есть заросли декоративных растений и участки с овощными и ягодными культурами; 3) на грушах на садовом участке садового некоммерческого товарищества «Агроном» Кимрского р-на Тверской обл. общей площадью 5 га; доля свободной от застроек территории составляла около 10 %, на ней расположены небольшие газоны, яблони и груши, грядки с ягодными и овощными растениями.

Уровень (степень) урбанизации участков рассчитывали с помощью космических снимков как долю территории, свободной от застроек, на каждой территории площадью 0.8–1.0 га, на которой могли бы обитать хищники и паразитоиды яблонного цветоеда; в центре этой территории проводились сборы энтомологического материала. При анализе этих участков на космических снимках доля территории, свободной от застроек, составила: в парке «Дубки» 80 %, на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА – 20 %, на садовом участке в Тверской обл. – 10 %. Соответственно, степень урбанизации указанных ценозов была принята равной 0.2, 0.8 и 0.9. В 2017 и 2018 гг. учеты проводили на тех же участках только на яблоне.

Еженедельно, начиная со времени первой регистрации отложенных яиц *A. pomorum*, каждые 3–5 дней производили отбор проб (бутонов с пищевыми погрызами и подвявших бутонов коричневатого цвета). Таблицы выживания составляли, руководствуясь общими принципами (Deevey, 1947; Morris, 1965; Harcourt, 1969; Варли и др., 1978) для метода последовательного отбора проб. Сбор данных и построение таблиц выживания популяций *A. pomorum* оптимизированы по С. Я. Попову (1983). Всего обследовано бутонов яблони и груши в 2016 г.: в парке «Дубки» – 701, на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА – 667, на тверском садовом участке – 561. В 2017 г. было обследовано соответственно 320, 767 и 370 бутонов, в 2018 г. на двух первых участках – 249 и 223. Особи *A. pomorum* или следы их пребывания были найдены не во всех бутонах.

Заселенных паразитоидами особей *A. pomorum* помещали в изоляторы, из личинок или куколок паразитоидов выводили имаго.

Погодные условия 2016 и 2018 гг. в период преимагинального развития *A. pomorum* (май–июнь) в основном слабо отличались от средних многолетних. В частности, среднедекадные температуры мая–июня оказались выше всего на 2–3 °С, а средняя относительная влажность воздуха и сумма осадков были ниже средних многолетних значений.

Погодные условия 2017 г. в тот же фенологический период изобиловали осадками в мае и июне и резко отличались от средних многолетних значений, в частности сумма осадков превышала норму на 25.4 – 38.2 мм; среднедекадные температуры в этот период были на два градуса ниже средних многолетних данных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты 2016 г.

Факторы динамики смертности популяции *A. pomorum* с соответствующей численностью популяции на урбанизированных территориях на яблоне и груше представлены как пример расчета динамики численности в табл. 1 и на рис. 1.

Общее количество особей *A. pomorum* в бутонах с характерными признаками повреждения вредителем, составило в парке «Дубки» 666, на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА – 642, на груше на садовом участке в Тверской обл. – 561.

Таблица 1. Таблица выживания *Anthonomus pomorum* (L.) на яблоне в парке «Дубки», 2016 г.

Факторы смертности	Доля погибших особей (%)	Число особей на яблонях на участке			k [$lg_n - lg_{(n-1)}$]
		Погибших	Живых	lg числа живых	
ЯЙЦО					
Начальное число			666	2.823	0
Хищники	0	0	666	2.823	0
Всего					**0**
ЛИЧИНКА					
Каннибализм	0.75	5	661	2.82	0.003
Болезни, всего	1.35	9	652	2.814	0.006
в том числе:					
личинок 1 возраста	0	0	661	2.82	0
личинок 2 возраста	0.2	1	660	2.819	0.001
личинок 3 возраста	1.4	8	652	2.814	0.005
Хищничество, всего	6.9	46	606	2.782	0.032
в том числе:					
личинок 1 возраста	0	0	652	2.814	0
личинок 2 возраста	5.2	35	617	2.79	0.024
личинок 3 возраста	1.7	11	606	2.782	0.008
Паразитоиды	0.9	6	600	2.778	0.004
Неизвестные факторы, всего	16.7	111	489	2.689	0.089
в том числе					
личинок 1 возраста	0	0	600	2.778	0
личинок 2 возраста	6	40	560	2.748	0.03
личинок 3 возраста	10.7	71	489	2.689	0.059
Всего					**0.134**
КУКОЛКА					
Болезни	0	0	489	2.689	0
Хищничество	0	0	489	2.689	0
Паразитоиды	0.3	2	487	2.687	0.002
Неизвестные факторы	4.2	28	459	2.661	0.026
Всего					**0.028**
ИМАГО					
Болезни в период нахождения имаго в бутоне	0	0	459	2.661	0

Таблица 1 (*продолжение*)

Факторы смертности	Доля погибших особей (%)	Число особей на яблонях на участке			k [$\lg_n - \lg_{(n-1)}$]
		Погибших	Живых	lg числа живых	
Паразитоиды в период нахождения имаго в бутоне	0	0	459	2.661	0
Имаго, погибшие от хищников в период нахождения в бутоне	0	0	459	2.661	0
Неизвестные факторы в период нахождения имаго в бутоне	0.15	1	458	2.65	0.001
Всего на стадии имаго в бутоне					**0.001**
Всего в период преимагинального развития					**0.163**

На стадии яйца во всех трех популяциях *A. pomorum* не было зафиксировано ни одной погибшей особи, хотя на нескольких бутонах мы находили хищного клопа *Anthocoris* sp. Отметим, что в предварительном исследовании 2015 г. (неопубликованные данные) С. Я. Поповым и Д. М. Поповой было отмечено повреждение яйца долгоносика этим клопом.

Наиболее поражаемой преимагинальной стадией оказалась личиночная, при этом общая смертность личинок составила в парке «Дубки» 26.6 (уровень k, или остаточная смертность, = 0.134), на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА – 17.2 (k = 0.081), на садовом участке в Тверской обл. – 12 % (k = 0.07). На стадии куколки общая смертность составила соответственно 4.5 (k = 0.028), 1.6 (k = 0.015) и 1.1 % (k = 0.006). Смертность имаго в бутоне была незначительной: 0.15 (k = 0.001), 0.1 (k = 0.001) и 0.6 % (k = 0.003) соответственно. Личинок и куколок поражали болезни, паразитоиды и хищники; при невозможности определить точную причину гибели особей последнюю относили к неизвестным факторам. На стадии личинки *A. pomorum* не выявлено доминирующего на всех исследуемых участках фактора. В частности, в парке «Дубки» личинки погибали от хищников (6.9 %, k = 0.032), болезней (предположительно бактериальной природы) (1.35 %, k = 0.006), паразитоидов (0.9 %, k = 0.004) и по неизвестной причине (16.7 %, k = 0.089). Из паразитоидов был обнаружен только *Pteromalus varians* Spinola (= *P. grandis* Walker). На участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА от хищников погибало 6.1 % (k = 0.028), от болезней (предположительно бактериальной природы) 1.6 (k = 0.006), от паразитоидов 0.3 (k = 0.001) и по неизвестной причине – 9.2 % (k = 0.046). Из паразитоидов встречался только *P. varians*. На садовом участке в Тверской обл. личинки погибали от хищников (0.2 %, k = 0.001), болезней (предположительно бактериальной природы) (4.3 %,

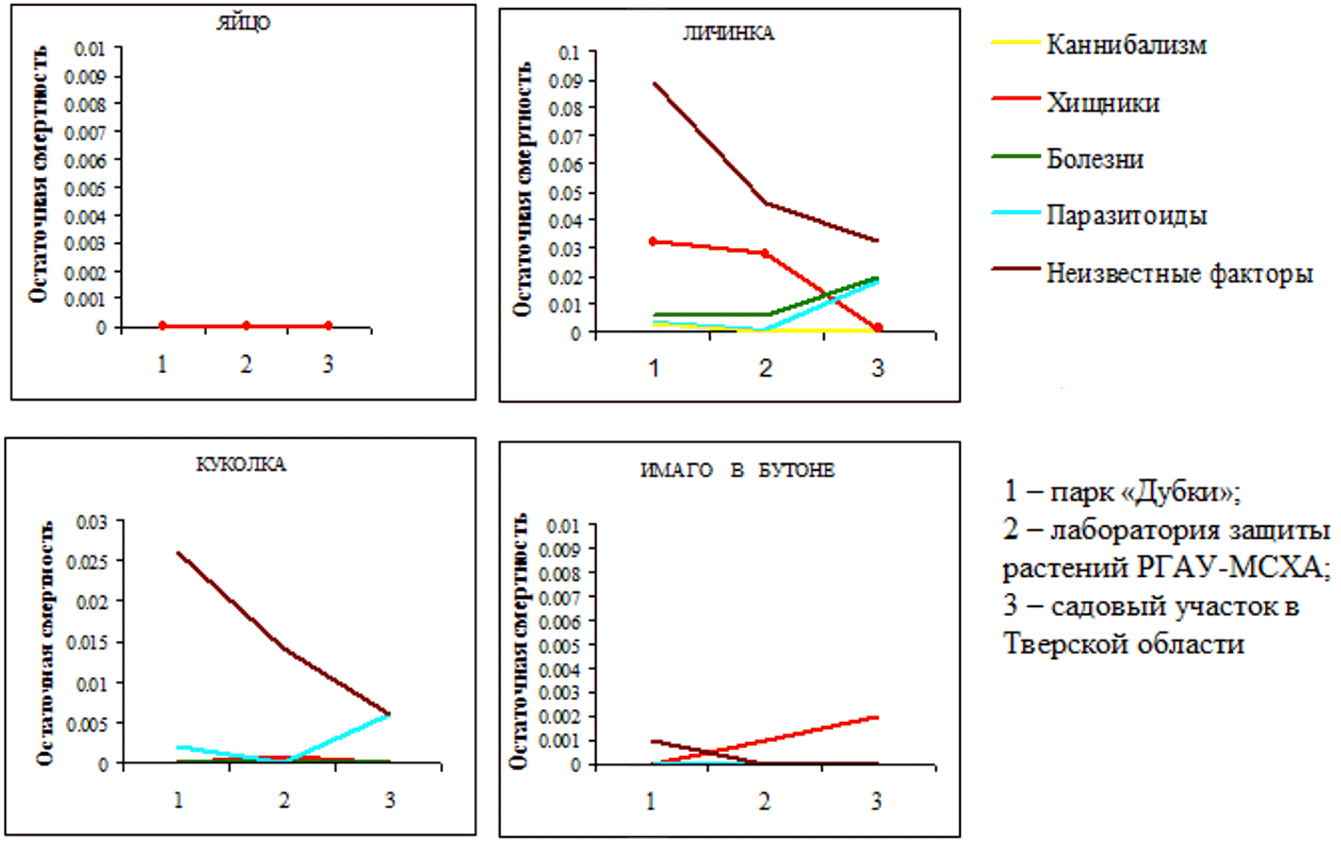

Рис. 1. К-факторный анализ смертности популяций *Anthonomus pomorum* (L.) в 2016 г.

k = 0.019), паразитоидов (3.4 %, k = 0.018) и по неизвестной причине (4.1 %, k = 0.032). Из паразитоидов также был зарегистрирован только *P. varians*.

5 случаев каннибализма при наличии в одном бутоне двух или большего числа личинок и следов их противоборства отмечены только в популяции *A. pomorum* на яблоне в парке «Дубки» (0.75 %, k = 0.003).

На стадии куколки явно доминирующего фактора смертности *A. pomorum* для всех исследуемых участков не выявлено. В парке «Дубки» долгоносики погибали от паразитоидов (0.3 %, k = 0.002) и по неизвестной причине (4.2 %, k = 0.026); из паразитоидов был найден только *P. varians*. На участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА особи *A. pomorum* погибали от хищников (0.1 %, k = 0.001) и по неизвестной причине (1.5 %, k = 0.014). На садовом участке в Тверской обл. куколки погибали от паразитоидов (1.1 %, k = 0.006), из паразитоидов также был отмечен только *P. varians*.

На стадии имаго, развивающегося в бутоне, смертность оказалась незначительной, доминирующего для всех исследуемых участкам фактора не выявлено. В частности, в популяции *A. pomorum* в парке «Дубки» зафиксирована только гибель от неизвестных причин (0.15 %, k = 0.001), в популяции на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА – только от хищников (0.1 %, k = 0.001), в популяции на садовом участке в Тверской обл. – от хищников (0.4 %, k = 0.002) и паразитоидов (0.2 %, k = 0.001).

Считается, что наибольший уровень смертности популяций *A. pomorum* и другого вида этого рода, *Anthonomus rubi* (Herbst), приходится на период зимовки (Попов, 1983, 2017; Третьяков, 1984, 2007). Однако установить даже приблизительную долю погибающих особей не представляется возможным из-за рассеянности особей по укрытиям для зимовки и из-за миграционных процессов.

Таким образом, в 2016 г. действие биотических факторов смертности на *A. pomorum* сильнее всего сказалось на популяции на яблоне в парке «Дубки» (общая остаточная смертность насекомого k = 0.163) и было наименьшим на груше на садовом участке в Тверской обл. (k = 0.079); на территории лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА уровень k составил 0.097.

Результаты 2017 г.

Количественные характеристики популяций *A. pomorum* на яблоне и факторы, влиявшие на динамику их численности в 2017 г., представлены на рис. 2.

В период развития насекомого на стадиях личинки 2 и 3-го возрастов в Московской области прошли ливневые дожди, а общее количество осадков в 3-й декаде мая и 1-й декаде июня превысило средние многолетние значения почти в 2 раза; среднемесячная сумма осадков в мае и июне превышала норму на 25.4–38.2 мм. В связи с этим в период их воздействия как фактора смертности в табл. 2 был введен показатель количества осадков.

Общее количество особей *A. pomorum* в бутонах с характерными признаками повреждения вредителем составило в парке «Дубки» 288, на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА – 640, на садовом участке в Тверской обл. – 353.

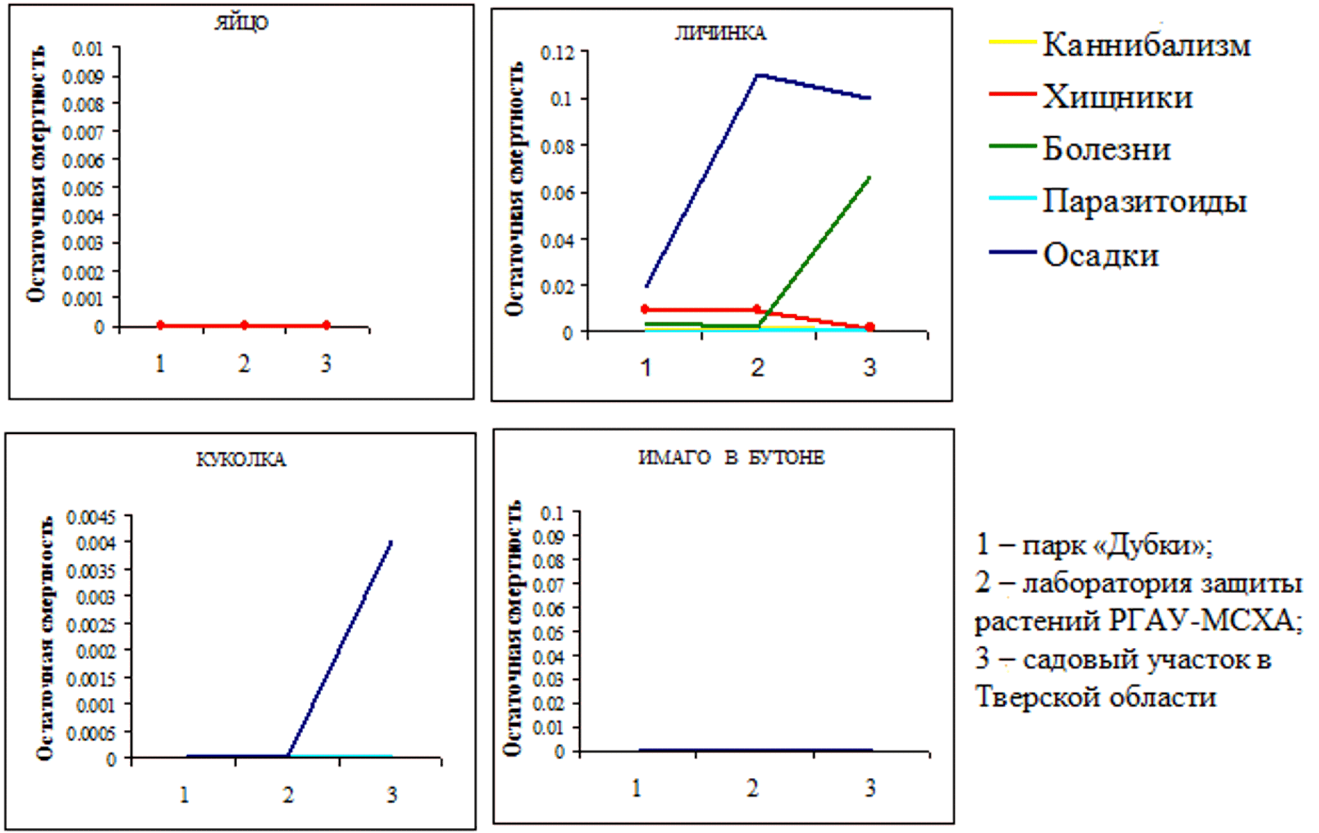

Рис. 2. К-факторный анализ смертности популяций *Anthonomus pomorum* (L.) в 2017 г.

Таблица 2. Зависимость числа исчезнувших из поврежденных бутонов яблони личинок *Anthonomus pomorum* (L.) 3-го возраста от количества осадков в 2017 г. (участок лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА, Москва)

Даты отбора проб бутонов яблони	Количество выпавших осадков, мм	Число личинок, исчезнувших из поврежденных бутонов
22 мая	0.5	5
24 мая	1.5	6
30 мая	15.4	15
3 июня	21.4	39
7 июня	37.8	36

Примечание. r = 0.8849

На стадии яйца во всех трех популяциях *A. pomorum* также не было зафиксировано ни одной погибшей особи, хотя на нескольких бутонах мы нашли хищного клопа *Anthocoris* sp.

Наиболее поражаемой стадией также оказалась личиночная, общая смертность личинок составила в парке «Дубки» 7.32 % (уровень k = 0.032), на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА – 24.43 % (k = 0.123), на садовом участке в Тверской обл. – 35.23 % (k = 0.167). На стадии куколки общая смертность была несущественной и составила от 0 до 0.56 % (k от 0 до 0.004). Смертность имаго в бутоне не зафиксирована.

В парке «Дубки» личинки погибали от хищников (2.08 %, k = 0.009), от болезней (предположительно бактериальной природы) (1.04 %, k = 0.004), от осадков (4.2 %, k = 0.019); паразитоиды из-за чрезвычайно дождливой погоды не были обнаружены. На участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА от хищников погибало 2.03 % (k = 0.009), от болезней – 0.47 % (k = 0.002), от осадков – 21.9 % (k = 0.11). На садовом участке в Тверской обл. личинки погибали от хищников (2.03 %, k = 0.001), болезней (13.9 %, k = 0.066) и осадков (19.3 %, k = 0.1).

Каннибализм (2 случая) отмечен только в популяции *A. pomorum*, обитающей на яблоне на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА, составив 0.3 % (k = 0.002).

Приведенные данные показывают, что на стадии личинки *A. pomorum* сильно действующим фактором были осадки в виде ливневых дождей. Этот фактор мы относили к *A. pomorum* в тех случаях, когда в пробе оказывались бутоны со следами пребывания личинок, но без них самих.

Отметим, что особенно сильно этот фактор проявился в отношении популяций на участке лаборатории защиты растений и на садовом участке в Тверской обл. Его воздействие оказалось более сильным для личинок 3-го возраста по сравнению с более младшими возрастами. В частности, на участке лаборатории защиты растений до 19 мая, когда появились первые личинки 3-го возраста, несмотря на ливень 16 мая (выпало 9.8 мм осадков), не было зафиксировано пустых бутонов со следами жизнедеятельности личинок, поэтому можно предположить, что личинки 2-го возраста не вымывались. В пробе бутонов от 22 мая, когда численность личинок 3-го возраста была высокой, на фоне выпавших 0.5 мм осадков зафиксировано исчезновение только 5 ли-

чинок, в пробе бутонов от 24 мая (за два дня выпало осадков 1 мм) – только 6 личинок. Однако в пробе от 30 мая (за 5 предыдущих дней выпало 13.9 мм) насчитывалось уже 15 пустых бутонов со следами жизнедеятельности личинок, в пробе от 3 июня (за указанные 4 дня выпало еще 6 мм осадков) – 39 подобных бутонов, в пробе от 7 июня (за 4 дня снова выпало 16.4 мм) – 36 пустых бутонов со следами жизнедеятельности личинок.

На садовом участке в Тверской обл. в пробе бутонов от 6 июня после выпадения 74.3 мм осадков с 5 мая зафиксировано 39 пустых бутонов со следами жизнедеятельности личинок, в пробе от 12 июня (за указанные 6 дней выпало еще 34.1 мм осадков) – 29 таких бутонов.

В табл. 2 представлен анализ корреляционных связей между факторами «осадки» и «пустые бутоны со следами жизнедеятельности личинок». Установлено, что по фактору «осадки» вполне возможно проводить оценку корреляции между количеством осадков и числом исчезнувших особей насекомого, так как коэффициент корреляции (r) по результатам учетов на территории лаборатории защиты растений составил 0.8849.

Общая остаточная смертность популяций *A. pomorum* в условиях 2017 г. составила: в парке «Дубки» 0.032, на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА – 0.123, на садовом участке в Тверской области – 0.171.

Результаты 2018 г.

Количественные характеристики и факторы динамики численности популяций *A. pomorum* на яблоне в 2018 г. представлены на рис. 3. На стадии яйца в обеих популяциях *A. pomorum* не было обнаружено ни одной погибшей особи. Причины гибели личинок были следующими: в парке «Дубки» от хищников – 1.2 % (k = 0.006), от болезней (предположительно бактериальной природы) – 2.8 % (k = 0.012), от паразитоидов – 0.4 % (k = 0.002). На участке лаборатории защиты растений от хищников погибло

Таблица 3. Корреляционные связи между показателями смертности популяции *Anthonomus pomorum* (L.) и степенью урбанизации участков в 2016 г.

Культура и участок	Факторы смертности		Степень урбанизации	Коэффициент корреляции (r)	
	Общая популяционная смертность в период преимагинального развития (уровень k)	Смертность от паразитоидов (уровень k)			
	1	2	3	1 и 3	2 и 3
Яблоня, парк «Дубки»	0.163	0.006	0.2	–0.988	0.441
Яблоня, лаборатория защиты растений РГАУ-МСХА	0.097	0.001	0.8		
Груша, садовый участок в Тверской обл.	0.07	0.025	0.9		

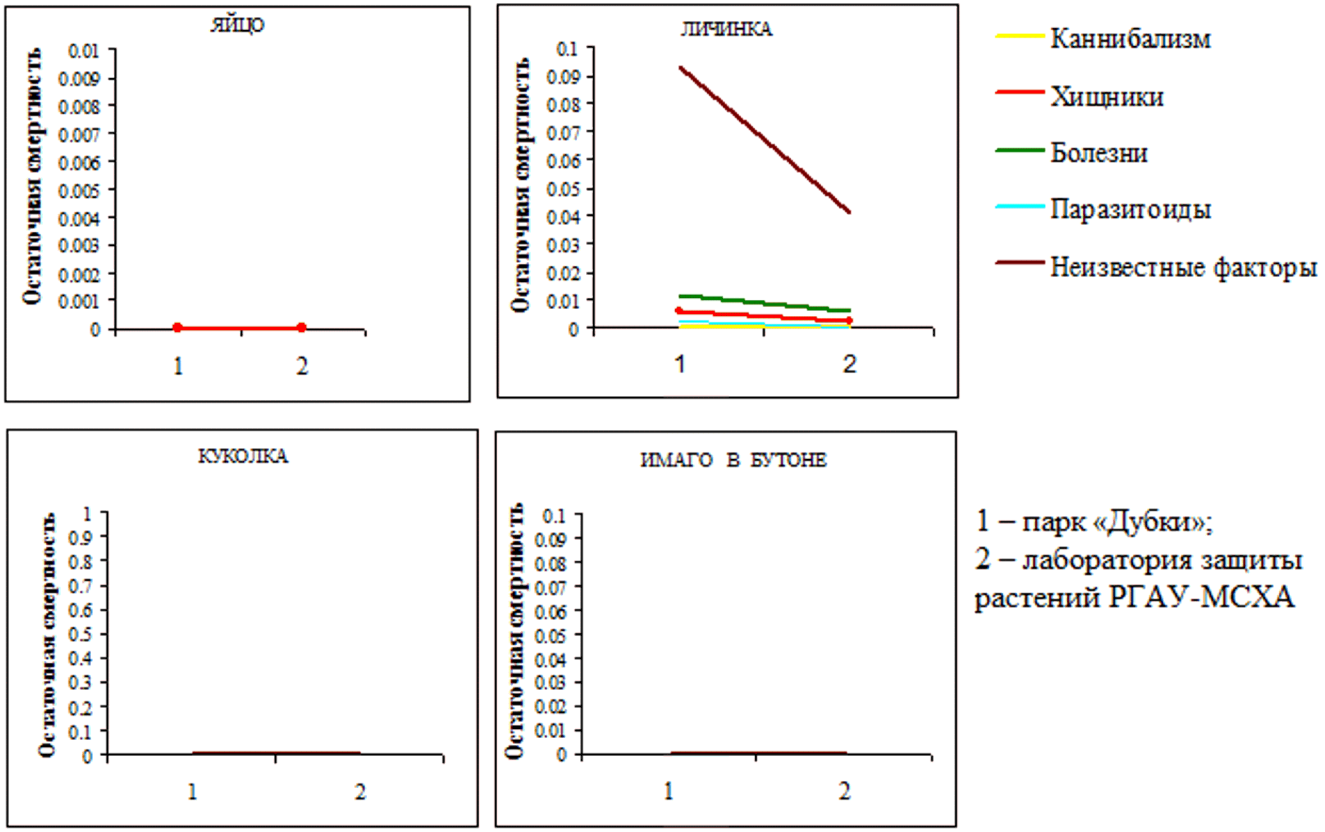

Рис. 3. К-факторный анализ смертности популяций *Anthonomus pomorum* (L.) в 2018 г.

0.46 % личинок (k = 0.002), от болезней – 1.35 % (k = 0.006), смертность от паразитоидов не была зафиксирована.

На обоих участках каннибализм не был отмечен. Куколки и имаго в бутоне не погибали.

Наибольшим действие биотических факторов смертности на *A. pomorum* оказалось на яблоне в парке «Дубки» Москвы (общая остаточная смертность долгоносика k = 0.113), наименьшим – на территории лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА (k = 0.049).

Оценка давления фактора урбанизации

Для того чтобы проверить, влияет ли степень урбанизации на динамику численности популяций *A. pomorum*, целесообразно связать этот показатель с двумя основными факторами, вычисленными с помощью таблиц выживания: общей популяционной смертностью *A. pomorum* в период его преимагинального развития и смертностью от паразитоидов (табл. 3). Предполагалось, что последние, как существа, особо чувствительные к негативным антропогенным факторам среды, способны тонко отражать пресс давления урбанизации.

По результатам учетов 2016 г. оказалось, что коэффициент корреляции (r) между показателем «общая популяционная смертность в период преимагинального развития (уровень k)» и степенью урбанизации равен –0.988, а между смертностью от паразитоидов (уровень k) и степенью урбанизации – +0.441. Из этого следует, что по общей популяционной смертности вполне возможно проводить подобную оценку; по смертности же от паразитоидов – нецелесообразно, так как коэффициент корреляции достаточно низок. В 2017 г. подобный расчет по первому показателю коэффициента корреляции (r) составил +0.977 (табл. 4). Объяснение этому мы видим в зависимости конечных результатов от фактора осадков, воздействие которого на личинок оказалось экстраординарным и неодинаковым на разных участках из-за разной интенсивности выпадения осадков. В связи с этим нами сделан вывод, что в вегетационном сезоне

Таблица 4. Корреляционные связи между показателями смертности популяции *Anthonomus pomorum* (L.) и степенью урбанизации участка в 2017 г.

Культура и участок	Факторы смертности		Степень урбанизации	Коэффициент корреляции (r)	
	Общая популяционная смертность в период преимагинального развития (уровень k)	Смертность от паразитоидов (уровень k)			
	1	2	3	1 и 3	2 и 3
Яблоня, парк «Дубки»	0.032	0	0.2	0.977	–
Яблоня, лаборатория защиты растений РГАУ-МСХА	0.123	0	0.8		
Яблоня, садовый участок в Тверской обл.	0.171	0	0.9		

с метеоусловиями, близкими к среднемноголетним, возможно оценивать действие фактора урбанизации на популяции насекомых, в том числе *A. pomorum*, а в сезоне, аномальном по осадкам и, возможно, другим катастрофическим факторам, неоднородно воздействующим на сравниваемые популяции насекомого, – нецелесообразно. Отметим, что в 2018 г. из-за учетов только в 2 ценозах мы были лишены возможности осуществить корреляционный анализ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таблицы выживания популяций *Anthonomus pomorum* на яблоне и груше в Московской и Тверской областях показали, что выживаемость насекомого на преимагинальных стадиях развития, проводимых в убежище (бутонах), весьма высока, достигая 64–92 %. Сильно поражалась только личинка насекомого, но не другие стадии развития. На основе k-факторного анализа популяций (см. рис. 1–3) в рамках 3-летнего полевого исследования показано очень контрастное в разные годы воздействие на *A. pomorum* разных факторов.

По итогам анализа в 2016 г. сделано заключение, что действие биотических факторов смертности на *A. pomorum* оказалось наибольшим на яблоне в парке «Дубки» в Москве (общая остаточная смертность цветоеда k = 0.163), а наименьшим – на груше на садовом участке в Тверской обл. (k = 0.079); на территории лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА уровень k составил 0.097. В 2017 г. доминирующим фактором смертности на стадии личинки в ряде ценозов оказались ливневые дожди, при этом в парке «Дубки» смертность составила всего 4.2 % (уровень остаточной смертности k = 0.019), а на участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА – 21.9 % (k = 0.11), на садовом участке в Тверской обл. – 19.3 % (k = 0.1). Воздействие ливней на личинок 3-го возраста оказалось более сильным, чем на личинок младших возрастов, которые не вымывались из повреждаемого бутона. Каннибализм личинок почти не проявлялся.

В 2018 г., характеризующемся сухими маем и июнем с обычными температурами, наиболее поражаемой стадией насекомого также оказалась личинка. На первом участке общая смертность личинок составила 22.9 (k = 0.113), на втором – 10.71 % (k = 0.049); на остальных стадиях развития (яйцо, куколка, имаго в бутоне) смертность от природных факторов не проявилась. На популяцию *A. pomorum* в парке «Дубки» на стадии личинки оказали воздействие следующие факторы: болезни – 2.8 (k = 0.012), хищники – 1.2 % (k = 0.006), паразитоиды – 0.4 % (k = 0.002), неизвестные факторы (не осадки) – 18.5 % (k = 0.093). На участке лаборатории защиты растений РГАУ-МСХА указанные факторы воздействовали на уровне 1.35 % (k = 0.006), 0.46 % (k = 0.002), 0 %, 8.9 % (k = 0.041) соответственно. Таким образом, общая остаточная смертность популяции долгоносика оказалась равной смертности личинок.

По итогам учетов 2016 г. при метеоусловиях, близких к средним многолетним, сделана попытка также оценить влияние урбанизации на динамику численности популяций *A. pomorum* на основе двух основных факторов, вычисленных с помощью таблиц выживания: общей популяционной смертности *A. pomorum* в период его преимагинального развития и смертности от паразитоидов (уровни k). Выяснено, что коэффициент корреляции (r) между общей популяционной смертностью в период преимагинального развития (уровень k) и степенью урбанизации составляет –0.988, а между смертностью от паразитоидов (уровень k) и степенью урбанизации – +0.441; следовательно, проводить упомянутую оценку по общей популяционной смертности

вполне возможно, а по смертности от паразитоидов – нецелесообразно. По результатам учетов 2017 г., когда фактор воздействия осадков на личинок оказался весьма сильным, подобные корреляционные связи не были зафиксированы. На этом основании нами сделан вывод, что в вегетационном сезоне с метеоусловиями, близкими к среднемноголетним, возможно оценивать действие фактора урбанизации на популяции *A. pomorum*, а в аномальном по погодным условиям вегетационном сезоне – нецелесообразно. Дальнейшие исследования в данном направлении могут показать более точную картину связей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Варли Дж. К., Градуэлл Дж. Р., Хассел М. П. 1978. Экология популяций насекомых. М.: Колос, 222 с.

Васильев В. П., Лившиц И. З. 1984. Вредители плодовых культур. М.: Колос, 399 с.

Васильев В. П. 1988. Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений. В кн.: В. П. Васильев (ред.). Вредные членистоногие, позвоночные. Киев: Урожай, 576 с.

Грибкова Н. И., Макарова И. С. 1970. Вредители плодовых, виноградной лозы и ягодников. В кн.: И. Я. Поляков, И. И. Минкевич (ред.). Распространение вредителей и болезней сельскохозяйственных культур в РСФСР в 1969 году и прогноз их появления в 1970 году. М, с. 3–6.

Добровольский Б. В. 1959. Распространение вредных насекомых. М.: Государственное издательство Советская наука, 215 с.

Емельянов В. А. 1995. Биоэкологическое обоснование системы защиты яблони от главнейших вредителей на северо-западе России. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.:ВНИИ Защиты растений 38 с.

Іоанісіяні Т. Р., Лаурова Н. К. 1968. Некаторыя даныя на біялогіі і экалогіі яблыневага кветкаеда (*Anthonomus pomorum* L.) ва умовах Беларусі. Весці акадэміі навук БССР, сер. Біялагічных навук **1**: 83–90.

Мхитарян В. Р. 1974. Жуки-долгоносики – вредители плодовых культур в Гугарке и разработка мер борьбы с яблонным цветоедом. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук. Ереван, 36 с.

Осман М. А. Е. Н. М. 2004. Биоэкологическое обоснование использования феромонов, других биологически активных соединений и микробиологических средств в интегрированной защите яблони от вредителей. Диссертация на соискание ученой степени канд. биол. наук. М.: Кафедра энтомологии Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева, 148 с.

Попов П. А. 1962. Някои биоекологични особенности на ябълковия цветкопробивач (*Anthonomus pomorum* L.) в България. Известия института защита на растенията **3**: 117–141.

Попов С. Я. 1983. Методика составления таблиц выживания природных популяций насекомых на примере малинно-земляничного долгоносика *Anthonomus rubi* Hbst. Известия ТСХА **2**: 146–150.

Попов С. Я. 1986. Методические указания по составлению таблиц выживания насекомых и клещей. М.: Кафедра энтомологии Московской сельскохозяйственной академия им. К. А Тимирязева, 14 с.

Попов С. Я. 1991. Паразиты малинно-земляничного долгоносика *Anthonomus rubi* Herbst и их роль в его вредоносности в земляничных в агроценозах. Материалы XII Международного симпозиума по энтомофауне Средней Европы. (25–30 сент. 1988 г., Киев). Материалы. Киев: Наукова думка, с. 176–180.

Попов С. Я. 2017. Популяционная экология малинно-земляничного долгоносика *Anthonomus rubi* Herbst (Coleoptera: Curculionidae) и подходы по ограничению его вредоносности: монография. М.: Росинформагротех, 284 с.

Порчинский И. А. 1912. Простейший способ борьбы с яблоневым долгоносиком (*Anthonomus pomorum* L.) при содействии его паразитов. Труды бюро по энтомологии ученого комитета главного управления землеустройства и земледелия **9** (10): 1–12.

Савковский П. П. 1990. Атлас вредителей плодовых и ягодных культур. Киев: Урожай, 90 с.

Супранович Р. В., Колтун Н. Е., Матвейчик М. А. 2006. Яблонный цветоед в промышленных садах. Защита и карантин растений **4**: 60–62.

Третьяков Н. Н. 1982. Некоторые данные по биологии и экологии яблонного цветоеда (*Anthonomus pomorum* L.). Научные доклады высшей школы. Серия Биологические науки **8**: 35–37.

Третьяков Н. Н. 1994. Факторы динамики численности яблонного цветоеда. Известия ТСХА **5**: 120–128.

Третьяков Н. Н. 2007. Яблонный цветоед: биоэкология, вредоносность, защита. М.: Издательство РГАУ-МСХА, 62 с.

Чекменёв С. Ю. 1967. Паразитические перепончатокрылые и тахины в яблоневых садах Московской области. В кн.: Животное население Москвы и Подмосковья. (Материалы совещания 21–22 сентября 1967 г.), с. 48–50.

Deevey E. S. 1947. Life tables for natural populations of animals. The Quarterly Review of Biology **22** (4): 283–314.
Harcourt D. G. 1969. The development and use of life tables in the study of natural insect populations. Annual Review of Entomology **14**: 175–196. doi: 10.1146/annurev.en.14.010169.001135
Morris R. F. 1965. Contemporaneous mortality factors in population dynamics. Canadian Entomologist **97** (11): 1173–1184. doi: 10.4039/Ent971173-11

LIFE TABLES OF APPLE BLOSSOM WEEVIL (*ANTHONOMUS POMORUM* L.) (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) POPULATIONS ON APPLE AND PEAR TREES IN URBANIZED TERRITORIES OF MOSCOW AND TVER PROVINCES

S. Ya. Popov, S. V. Dmitrieva

Key words: *Anthonomus pomorum*, apple trees, pears, k-factor life tables, population dynamics factors, urbanized territories.

SUMMARY

K-factor life tables and mortality factors of apple blossom weevil, *Anthonomus pomorum* (L.) (Coleoptera: Curculionidae) populations on apple trees and pears in 3 urbanized territories in Moscow Province (Dubki Park, Moscow, and Laboratory of Plant Protection, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow) and Tver Province (Horticultural non-profit partnership "Agronomist", Kimrskii District), for three subsequent years are presented. The most affected (damaged) stage of the insect was the larva.

Among biotic factors, larvae and pupae were damaged by entomopathogenic microorganisms (presumably bacteria), parasitoid *Pteromalus varians* Spinola (= *P. grandis* Walker) (Pteromalidae), and predators (mainly thrips and sometimes bugs of the genus *Anthocoris*). In 2016, the strongest effect of the biotic mortality factors on *A. pomorum* was on apple trees in the natural biocoenosis of the Dubki Park in Moscow (total residual insect mortality ΣK = 0.163), the smallest effect – on the pear in the garden plot in Tver Province (ΣK = 0.079); total residual insect mortality of pest population on apple trees in the Laboratory of Plant Protection plot, RSAU-MTAA, had an intermediate value (ΣK = 0.097).

In 2018, the mortality factors of *A. pomorum* population in Dubki Park were as following: diseases – 2.8 (k = 0.012), predators – 1.2 (k = 0.006), parasitoids – 0.4 (k = 0.002), unknown factors (not rains) – 18.5% (k = 0.093). The mortality of the insect population in the Laboratory of Plant Protection plot, RSAU-MTAA, from the same factors was 1.35 (k = 0.006), 0.46 (k = 0.002), 0 and 8.9% (k = 0.041), respectively. In 2017, rains were the dominant factor for the 3rd instar larvae. Life-tables of *A. pomorum* on apple trees and pears in the Moscow and Tver provinces showed that the survival of the insect at the preimaginal stages of development, proceeded in the shelter (buds), was very high, reaching 64–92%.

We made also an attempt to estimation of the level of urbanization pressure on studied natural components based on two main parameters derived from life tables: total population mortality during its preimaginal development and death from parasitoids. In the growing season with the climatic conditions close to average perennial parameters, it was possible to assess the effect of the urbanization factor on the *A. pomorum* population based on the first parameter, but in the abnormal weather-related growing season with different effects on different populations of an extraordinary intensity of precipitation it was impractical.

УДК 632.7.05

ПЕРВОЕ ОБНАРУЖЕНИЕ РЕЗИСТЕНТНОСТИ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ РИСОВОГО ДОЛГОНОСИКА *SITOPHILUS ORYZAE* (L.) (COLEOPTERA, DRYOPHTHORIDAE) К ФОСФИНУ В РОССИИ

© 2020 г. Г. А. Закладной

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

Поступила в редакцию 24.04.2020 г.
После доработки 14.08.2020 г.
Принята к публикации 14.08.2020 г.

Экспериментальными исследованиями установлена и математически описана зависимость смертности жуков природной и лабораторной популяций рисового долгоносика *Sitophilus oryzae* от концентрации фосфина. Показатель резистентности к фосфину у жуков природной популяции составил 2.5.

Ключевые слова: рисовый долгоносик, природная и лабораторная популяции, фосфин, резистентность.

DOI: 10.31857/S036714452003003X

После всестороннего исследования инсектицидных свойств газа фосфин (Закладной, Желтова, 1987) он был внесен в нормативный документ (Инструкция, 1992), и сейчас это единственный газ, разрешенный в России для фумигации зерна (Закладной, 2018). Фосфин широко используется во всем мире, и приобретение повышенной устойчивости (резистентности) к нему вредителей хлебных запасов – проблема, с которой стакиваются во многих странах (Zakladnoy, 2020). Например, резистентность к фосфину отмечена в Марокко у *Tribolium castaneum, Rhyzopertha dominica* и *Sitophilus oryzae* (Benhalima, Chaudhry, Mills, Price, 2002), в Бразилии у *Rh. dominica* (Lorini, Collins, Daglish, Nayak, Pavic, 2007), в Австралии у *S. oryzae* (Holloway, Falk, Emery, Collins, Nayak, 2016). В России случаи резистентности насекомых к фосфину не зарегистрированы. В данной статье описаны результаты изучения устойчивости природной и лабораторной популяций рисового долгоносика *S. oryzae* к фосфину.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах использовали имаго двух популяций долгоносика *S. oryzae*. Жуки «ростовской» популяции были собраны на одном из хлебоприемных предприятий Ростовской обл., помещены в лаборатории на зерно мягкой пшеницы влажностью 13.5 % и выдержаны в термостате при температуре 25 °С в течение двух месяцев до получения жуков-потомков первой генерации в необходимом для опытов количестве.

Жуки другой популяции (лабораторная популяция) были взяты из лабораторной культуры, которая поддерживалась в лаборатории в течение более 55 лет без контакта с пестицидами.

Жуков для опытов отбирали без разделения по полу и возрасту и помещали в стеклянные капсулы с небольшим количеством зерна. Сверху капсулу закрывали бязью.

Капсулы устанавливали в фумигационную камеру – стеклянную банку вместимостью 550 мл. Сверху к банке через резиновую прокладку специальным зажимом герметично прижата металлическая крышка. К отверстию в крышке приварена металлическая трубка, на которую насажена резиновая трубочка, пережатая зажимом Мора.

В каждую фумигационную камеру помещали две капсулы, в одной из которых были жуки лабораторной, в другой – жуки ростовской популяции.

Фосфин генерировали из таблетки на основе фосфида магния с помощью специального стенда по методике ФАО (Recommended methods…, 1975). В стеклянную емкость наливали воду, подкисленную серной кислотой, и помещали перевернутую раструбом вниз стеклянную воронку. На узкий конец воронки насаживали стеклянный цилиндр, верхний конец которого имел сужение до диаметра 6 мм. На этот узкий конец цилиндра надевали гибкую трубочку, пережатую зажимом Мора. Цилиндр с трубочками заполняли водой до зажима Мора.

Таблетку помещали в полотняный мешочек, который крепили к петле на одном конце металлической проволоки. С помощью проволоки таблетку подводили под воронку. Выделяющийся в результате реакции фосфин вытеснял воду из цилиндра и скапливался в верхней его части перед зажимом Мора.

Этот газ в необходимом количестве забирали в микрошприц, прокалывая его иглой гибкую трубочку, и переносили в стеклянные банки (камеры) через резиновые трубочки на их крышках. До введения газа в банках создавали небольшое разрежение, а после введения газа давление в них выравнивали с атмосферным.

Количество вводимого в фумигационную камеру газа обеспечивало необходимую его концентрацию. Всего исследовали смертность жуков при 11 концентрациях фосфина: 0, 4, 6, 8, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40 мг/м^3.

Опыты проводили в трех повторностях, используя по 50 жуков в каждой.

Фумигационные камеры содержали в термостатах при температуре 25 °С.

Спустя 24 ч экспозиции банки с жуками дегерметизировали и дегазировали. Через сутки определяли состояние жуков в опытных и контрольных вариантах, подсчитывая количество живых и мертвых особей. Результаты наблюдений подвергали статистической обработке. Вычисляли среднюю смертность жуков из трех повторностей опыта в процентах. Концентрации газа переводили в десятичные логарифмы, проценты смертности – в пробиты смертности. Используя пробит-анализ (Доспехов, 1973), устанавливали математическую зависимость смертности в лабораторной и ростовской популяциях долгоносика от концентрации фосфина. По уравнению регрессии рассчитывали СК-99.9 – концентрацию, при которой гарантируется гибель 99.9 % популяции жуков в течение 24 ч экспозиции при температуре 25 °С.

Результаты оценки смертности в лабораторной и ростовской популяциях *S. oryzae* после фумигации фосфином в разных концентрациях приведены в табл. 1.

Видно, что самые чувствительные жуки лабораторной популяции начали отмирать при концентрации фосфина 15 мг/м^3, все жуки погибли в узком диапазоне концентраций от 15 до 25 мг/м^3. Наиболее чувствительные к фосфину жуки ростовской популяции начинают погибать при более высокой концентрации фосфина (20 мг/м^3), чем жуки лабораторной популяции. С другой стороны, наиболее устойчивые жуки ростовской популяции стойко переживали фосфин в максимальной испытанной концентрации 40 мг/м^3.

В табл. 2 приведены статистические показатели резистентности к фосфину лабораторной и ростовской популяций *S. oryzae*.

Во втором столбце таблицы даны уравнения регрессии, в которых «*y*» – пробит смертности, а «*x*» – десятичный логарифм концентрации фосфина. С использованием этих уравнений можно рассчитать концентрацию фосфина в мг/м^3, вызывающую от-

Таблица 1. Смертность жуков *Sitophilus oryzae* (L.) после фумигации фосфином

Концентрация фосфина, мг/м^3	Смертность жуков, %	
	Лабораторная популяция	Ростовская популяция
0	0	0
4	0	0
6	0	0
8	0	0
10	0	0
15	9	0
20	60	10
25	100	70
30	100	80
35	100	78
40	100	90

Таблица 2. Статистические показатели резистентности к фосфину лабораторной и ростовской популяций *Sitophilus oryzae* (L.)

Популяции	Уравнение регрессии*	Коэффициент корреляции, *r*	СК-99.9, мг/м^3	Показатель резистентности жуков
Ростовская	$y = 19.937x - 0.1481$	0.98	64.6	2.5
Лабораторная	$y = 7.7738x + 1.813$	0.91	25.9	1.0

П р и м е ч а н и е. * – Полученную при расчете величину *x* следует увеличить в 10 раз.

мирание любой доли популяции жуков в процентах, или определить смертность жуков в популяции для любой концентрации фосфина.

Обнаруженная связь между смертностью жуков и концентрацией фосфина характеризуется коэффициентами корреляции, близкими к максимуму – 1.

Наибольший интерес представляют величины СК-99.9, т. е. концентрации фосфина, которые вызывают отмирание 99.9 % особей жуков в популяции и по которым мы судим о резистентности популяций к фосфину.

У лабораторной популяции СК-99.9 = 25.9 мг/м^3, а у ростовской популяции СК-99.9 = 64.6 мг/м^3. Это значит, что жуки ростовской популяции в 2.5 раза более устойчивы к фосфину, чем жуки лабораторной популяции.

Режимы фумигации фосфином зерна, включенные в нормативные документы, были установлены нами на основании изучения устойчивости к фосфину лабораторных популяций насекомых (Закладной, Желтова, 1987), которые использованы в экспериментах в качестве эталона.

В нормативных документах (Государственный каталог, 2020) установлена нормативная величина произведения концентрации на время экспозиции (ПКЭ-99.9), равная 25 г·ч/м^3, при достижении которой гарантируется обеззараживание фумигируемого объекта.

Исполнители производственной фумигации зерна обязаны периодически измерять концентрации фосфина и рассчитывать величину ПКЭ; по достижении ею нормативного значения 25 г·ч/м^3 можно прекращать экспозицию и дегазировать зерно.

Поскольку ростовская популяция оказалась в 2.5 раза более устойчивой к воздействию фосфина, чем лабораторная популяция, уничтожить вредителей на предприятии, где были отобраны образцы жуков *S. oryzae*, можно лишь при достижении ПКЭ, в 2.5 раза превышающего его нормативное значение, а именно при ПКЭ = 25 × 2.5 = 62.5 г·ч/м^3.

Исследования (Закладной, Догадин, 2014) подсказывают, что при удручающем состоянии помещений отечественных зерноскладов, мельзаводов и хлебоприемных предприятий по уровню герметичности достичь величины ПКЭ = 62 г·ч/м^3 проблематично, если вообще возможно. Из этого следует вывод о бесполезности и опасности фумигации фосфином на предприятии в Ростовской обл., где отбирали для исследования на резистентность к фосфину образцы жуков *S. oryzae*.

Бесполезна она потому, что при рекомендованных режимах фумигации и больших утечках фосфина из-за недостаточной герметичности зернохранилищ уничтожить в зерне насекомых невозможно и любая фумигация фосфином будет неэффективной.

Опасность же ее в том, что при каждой фумигации будут выживать самые устойчивые насекомые-родители, которые в последующих поколениях дадут более резистентное к фосфину потомство.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации. [Интернет-документ] 2020. [URL: https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/71833632/] Дата обращения: 15.01.2020.

Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 1973. М.: Колос, 336 с.
Закладной Г. А. 2018. Фосфин. Монография. М.: Центр подготовки специалистов, 186 с.
Закладной Г. А., Догадин А. Л. 2014. Проблемы при фумигации мельниц в России. Хлебопродукты **12**: 39.
Закладной Г. А., Желтова С. А. 1987. Биологические основы применения фосфина для борьбы с насекомыми – вредителями хлебных запасов. Труды ВНИИЗ **109**: 87–93.
Инструкция по борьбе с вредителями хлебных запасов. [Интернет-документ] 1992. [URL: http://www.alppp.ru/law/hozjajstvennaja-dejatelnost/promyshlennost/21/instrukcija-po-borbe-s-vrediteljami-hlebnyh-zapasov.pdf] Дата обращения: 21.01.2020.
Benhalima H., Chaudhry M. Q., Mills K. A., Price N. R. 2002. Phosphine resistance in stored-product insects collected from various grain storage facilities in Morocco. Journal of Stored Products Research **40** (3): 241–249. https://doi.org/10.1016/S0022-474X(03)00012-2
Holloway J. C., Falk M. G., Emery R. N., Collins P. J., Nayak M. K. 2016. Resistance to phosphine in *Sitophilus oryzae* in Australia: A national analysis of trends and frequencies over time and geographical spread. Journal of Stored Products Research **69**: 129–137.
Lorini I., Collins P. J., Daglish G. J., Nayak M. K., Pavic H. 2007. Detection and characterisation of strong resistance to phosphine in Brazilian *Rhyzopertha dominica* (F.) (Coleoptera: Bostrychidae). Pest Management Science **63** (4): 358–364. https://doi.org/10.1002/ps.1344
Recommended methods for the detection and measurement of resistance of agricultural pests to pesticides. Tentative method for adults of some major pest species of stored cereals with methyl bromide and phosphine – FAO method no. 16. 1975. FAO Plant Protection Bulletin **23** (1): 12–25.
Zakladnoy G. A. 2020. Analysis of the resistance of grain pests to phosphine. Review. Food systems **3** (1): 21–24. doi: 10.21323/2618-9771-2020-3-1-21-24

FIRST DETECTION OF THE RESISTANCE TO PHOSPHINE IN A NATURAL POPULATION OF THE RICE WEEVIL *SITOPHILUS ORYZAE* (L.) (COLEOPTERA, DRYOPHTHORIDAE) IN RUSSIA

G. A. Zakladnoy

Key words: rice weevil, natural and laboratory populations, phosphine, resistance.

SUMMARY

Experimental research has established and mathematically described the dependence of the mortality of beetles of natural (synanthropic) and laboratory populations of rice weevil *Sitophilus oryzae* on the phosphine concentration. Indicator of resistance to phosphine in beetles of the natural population was 2.5.

УДК 632.7 : 633.31

ДИНАМИКА СОСТАВА И ЧИСЛЕННОСТИ НАСЕКОМЫХ НА НАДЗЕМНЫХ ОРГАНАХ ЛЮЦЕРНЫ В ЛЕСОСТЕПИ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2020 г. В. Г. Каплин, [1*] И. А. Володина, [2] А. А. Курьянович, [2***] В. Г. Васин [3****]**

[1] Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия
*e-mail: ctenolepisma@mail.ru
[2] Поволжский научно-исследовательский институт селекции и семеноводства
ул. Шоссейная, 76, пос. Усть-Кинельский, Самарская обл., 446442 Россия
**e-mail: volodinairina1980@yandex.ru, ***e-mail: kuryanovich_52@mail.ru
[3] Самарский государственный аграрный университет
ул. Учебная, 2, пос. Усть-Кинельский, Самарская обл., 446442 Россия
****e-mail: rast.ssaa@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.06.2020 г.
После доработки 17.08.2020 г.
Принята к публикации 17.08.2020 г.

Цель исследований – анализ влияния возраста люцерны, способа посева, фенофаз развития и укосов зеленой массы на динамику состава населения и численности насекомых и пауков на ее надземных органах в полевом севообороте без применения орошения, средств защиты растений и удобрений. Выявлен основной состав обитателей посевов люцерны из более чем 50 видов. Среди них доминировали грызущие фитофаги: листовой люцерновый слоник (*Hypera postica*), люцерновая толстоножка (*Bruchophagus roddi*), полосатый (*Sitona lineatus*) и малый (*S. inops*) клубеньковые долгоносики; сосущие фитофаги: люцерновый трипс (*Odontothrips* sp.), люцерновый щитник (*Piezodorus lituratus*), люцерновый клоп (*Adelphocoris lineolatus*), полевой клоп (*Lygus pratensis*), люцерновая тля (*Aphis craccivora*), гороховая тля (*Acyrthosipnon pisum*); хищники: пауки, охотник-крошка (*Orius niger*), трипс *Aeolothrips* sp., изменчивая коровка (*Hippodamia variegata*). Различия в сезонной динамике состава и численности между доминирующими группами в посевах 1-го года были больше, чем в посевах 2–4-го годов. Способ посева оказывает наибольшее влияние на структуру комплексов членистоногих также в 1-й год жизни. Применение укосов зеленой массы люцерны в фазу бутонизации и начала цветения приводит к разрушению комплексов членистоногих, которые постепенно восстанавливаются по мере отрастания растений после укоса. В полевых севооборотах без применения инсектицидов сочетание в посевах люцерны семенных участков без укосов и с периодическими укосами зеленой массы в фазу бутонизации и цветения культуры обеспечивает наличие участков с цветущими растениями на протяжении всего лета. Это создает условия для формирования и поддержания сложных энтомокомплексов, привлечения хищников, насекомых-опылителей, дополнительного питания паразитических перепончатокрылых, снижения численности и вредоносности фитофагов в результате

возрастания их биоразнообразия и усиления конкуренции за пищу, а также воздействия на них энтомофагов.

Ключевые слова: люцерна изменчивая, грызущие и сосущие фитофаги, хищники, паразиты, сплошной и широкорядный посевы, укосы зеленой массы, структура комплексов артропод.

DOI: 10.31857/S0367144520030041

Люцерну изменчивую **(***Medicago sativa* subsp. *varia* (Martyn) Arcang.**)** возделывают в кормовых целях более чем в 80 странах преимущественно в субтропических и умеренных поясах в Европе, Азии, Северной и Южной Америке, Австралии и Африке на площади более 35 млн га. Наибольшие площади ее посевы занимают в США, Аргентине, Канаде, России, Италии и Китае. Это многолетнее травянистое растение семейства мотыльковых (Fabaceae, = Leguminosae) с продолжительностью жизни до 10–25 лет. В хозяйственных целях в полевых агроценозах ее возделывают на зеленый корм, сено для домашних животных, семена и как сырье для фармацевтической промышленности. Люцерна – энтомофильное, перекрестно опыляемое растение, хороший медонос.

В России люцерну выращивают в европейской части, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири в зонах степей, лесостепей, лиственных и смешанных лесов в условиях богары и орошения. На сено, сенаж и зеленый корм за период вегетации делают до 4 укосов. Люцерна дает семена во все годы жизни с наибольшей продуктивностью во 2-й и 3-й годы. На семена обычно оставляют посевы после 1-го или 2-го укосов.

В лесостепной зоне люцерну в кормовых целях обычно возделывают в течение 5 или 6 лет. При поздневесеннем посеве всходы появляются к концу мая, в последующие годы отрастание люцерны начинается в последней декаде апреля при среднесуточной температуре воздуха выше 6–7° С. В первый год у растений развивается преимущественно подземная часть, достигая глубины 40–60 см; одно растение формирует 3 стебля высотой 30–50 см, фаза начала цветения наступает через 50–60 дней после всходов. Во второй и последующие годы преобладает развитие надземной части, образуется соответственно 15–17 и свыше 20 стеблей высотой более 1 м, и люцерна зацветает через 30–40 дней после начала вегетации и после каждого укоса на зеленую массу (Вавилов, 1986).

Посевы люцерны относятся к агроценозам с высокими показателями разнообразия видов, пищевых цепей, жизненных форм и циклов развития, сезонной и многолетней динамики популяций фитофагов и связанных с ними хищников и паразитов. Это создает основу для широкого развития в них процессов саморегуляции, при нарушении которых многие фитофаги достигают высокой численности и становятся вредоносными. Среди насекомых-фитофагов – потенциальных вредителей люцерны в США и Канаде выявлено около 300 (Macfarlane, Pottinger, 1976; Wilson et al., 1979; Day, 1981; Shoemaker, Onstad, 1983), в Болгарии и Польше – 100–200 (Romankow, 1963; Попова, 1964), на Украине более 130–170 (Шелихов, 1979; Ковальский, Ольховская-Буркова, 1981), в Азербайджане – около 105 (Мамедова, 1965), Туркмении – 100–300 (Мухамедов, 1964; Ниязов и др., 1992), Узбекистане и Киргизии – 70–150 (Дубровский, 1957; Адилов, 1974; Абдыразаков, 1979; Крылова, 1982), в Казахстане – 95 видов (Харин, 1984). В России число вредителей в люцерновом агроценозе уменьшается с запада на восток и с юга на север. Больше всего их в полупустынной, степной и лесостепной зонах, предгорьях Кавказа, в зоне широколиственных лесов. В Нижнем Поволжье чис-

ло видов вредителей люцерны составляет 80–100 (Пономаренко, 1949; Красановская, 1959; Козенко, 1998), в Краснодарском крае – 120 видов (Девяткин и др., 2013), в Омской обл. – 46–93 вида (Нестерова, 1955), в Свердловской, Курганской и Иркутской областях – 15–41 вид (Кайгородцев, 1964; Тураев, Кайгородцев, 1969; Яцкая, 1974).

В Канаде к основным вредителям люцерны относятся листовой люцерновый слоник (*Hypera postica* (Gyll.), = *Phytonomus variabilis* (Hbst.)), клубеньковые долгоносики (*Sitona lineatus* (L.), *S. cylindricollis* (Fåhrs.), *S. hispidulus* (F.)), клопы-слепняки (*Lygus lineolaris* (P. Beauv.), *L. keltoni* Schwartz et Foottit, *L. borealis* (Kelt.), пятнистая люцерновая тля (*Therioaphis maculata* (Buckton)), гороховая тля (*Acyrthosiphon pisum* (Harris)), картофельная цикадка (*Empoasca fabae* (Harris)), калифорнийский цветочный трипс (*Frankliniella occidentalis* (Pergande)), толстоголовка *Thymelicus lineola* (Ochsenheimer) (Sim, Meers, 2017); в США – *H. postica*, *E. fabae*, *Th. maculata*, *A. pisum*, люцерновые тли (*Acyrthosiphon kondoi* Shinji, *Aphis craccivora* Koch), белокрылка *Bemisia argentifolii* Bellows et Perring, долгоносик *Sitona hispidulus* (M. Frate, C. Frate, 2000). В Болгарии среди вредителей люцерны доминируют *H. postica*, клеверный стеблевой долгоносик (*Catapion seniculus* (W. Kirby)), люцерновый скосарь (*Otiorhynchus ligustici* (L.)), тли *Th. maculata*, *Acyrthosiphon pisum*, люцерновый клоп (*Adelphocoris lineolatus* (Goeze)), травяной слепняк (*Lygus rugulipennis* Poppius), цикадки *Empoasca pteridis* (Dahlbom), *Anaceratagallia ribauti* (Oss.), табачный трипс (*Thrips tabaci* Lindeman), люцерновая толстоножка (*Bruchophagus roddi* Guss.) (Nikolova, Georgieva, 2017; Nikolova, 2019). На Украине среди насекомых-фитофагов в посевах люцерны преобладают посевной щелкун (*Agriotes sputator* (L.)), клубеньковые долгоносики *Sitona lineatus*, *S. longulus* Gyll., гусеницы совок *Heliothis maritima* Graslin, *Autographa gamma* (L.), *Heliothis viriplaca* (Hufn.); листовой люцерновый слоник, люцерновый скосарь, тли *Acyrthosiphon pisum*, *Aphis craccivora*, *Therioaphis trifolii* (Monell); люцерновый (*Adelphocoris lineolatus*), свекловичный (*Polymerus cognatus* (Fieb.)) и полевой (*Lygus pratensis* (L.)) клопы-слепняки; долгоносики-почкоеды (*Protapion filirostre* (W. Kirby), *Holotrichapion pullum* (Gyll.)), желтый семяед (*Tychius flavus* Beck.), люцерновый цветоед (*Meligethes planiusculus* (Heer)), цветочный комарик (*Contarinia medicaginis* Kieff.), трипсы *Odontothrips intermedius* (Uzel), *O. phaleratus* (Hal.), люцерновая толстоножка (Федоренко, Яковлев, 2015; Рудская, 2016). В Краснодарском крае к основным вредителям люцерны отнесены гороховая тля (*Acyrthosiphon pisum*), люцерновая тля (*Aphis medicaginis* Koch), люцерновый клоп, полевой клоп, свекловичный клоп, клубеньковые долгоносики, листовой люцерновый долгоносик, люцерновый почкоед (*Holotrichapion pullum*), долгоносики-тихиусы (*Tychius flavus*, *T. femoralis* Ch. Bris. (= *T. aureolus* Kiesw.), *T. medicaginis* Bris.), бобовая пяденица (*Chiasmia clathrata* (L.)), люцерновая совка, плодовая люцерновая галлица (*Asphondylia miki* Wachtl), почковые комарики (*Contarinia gemmalis* Ponom., *Dasyneura ignorata* Wachtl), цветочный комарик (*Contarinia medicaginis* Kieff.), люцерновая толстоножка (Девяткин и др., 2013). В более северных районах увеличивается доля полевых клопов, тлей и трипсов. В целом среди вредителей люцерны шире всех распространены и наиболее вредоносны люцерновый и свекловичный клопы, желтый тихиус, листовой люцерновый слоник и люцерновая толстоножка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение состава и динамики численности насекомых в посевах люцерны изменчивой проводились в 2018 и 2019 гг. в лесостепной зоне Самарской обл. в окр. пос. Усть-Кинельский на

опытных полях Поволжского НИИ селекции и семеноводства (ПНИИСС) им. П. Н. Константинова, в лаборатории интродукции и селекции кормовых и масличных культур ПНИИСС, а также в лаборатории фитосанитарной диагностики и прогнозов Всероссийского НИИ защиты растений в С.-Петербурге (Пушкин). Учеты насекомых проводились кошением энтомологическим сачком в агроценозах люцерны сортов Изумруда и Иволга 2016, 2017 и 2018 годов посева, на участках размножения и сортоиспытания сортов и гибридов 4.07, 30.07 и 24.09.2018, а также 5.06, 19.08 и 18.10.2019 на 12 вариантах опытов в зависимости от года и способа посева и сроков укоса. Повторность учетов на каждом варианте трехкратная по 10 взмахов сачком. К доминантам относились виды, численность которых составляла не менее 10 %, к содоминантам – 1–9.9 %, второстепенным видам – менее 1 % общего количества учтенных обитателей люцернового агроценоза. Сорта Изумруда и Иволга относятся к пестрогибридным сортотипам люцерны изменчивой, получены в Поволжском НИИ селекции и семеноводства (Каталог, 2018). Сорт Изумруда включен в Государственный реестр селекционных достижений Российской Федерации по Волго-Вятскому (4) и Средневолжскому (7) регионам (указаны номера регионов в Государственном реестре) с 2014 г. Сорт Иволга передан на Государственное испытание в 2014 г. Почва опытных участков – чернозем обыкновенный, тяжелосуглинистый. После уборки предшественника (многолетние кормовые злаковые травы) проводились лущение стерни на глубину 8–10 см дисковым лущильником, а через 20–30 дней после лущения – вспашка на глубину 28–30 см. Предпосевная обработка весной включала однократную культивацию на глубину 6–8 см, боронование, выравнивание и прикатывание почвы. В 2016 г. посев люцерны проводили 17 мая, в 2017 г. – 16 мая, и в 2018 г. – 20 мая сплошным рядовым (2016 г.) или сплошным рядовым и широкорядным (2017 и 2018 гг.) беспокровными способами с шириной междурядий соответственно 13–15 и 55–60 см. При сплошном рядовом посеве норма высева семян составляла 15, при широкорядном – 5 кг/га. Глубина заделки семян – 1.0–1.5 см. Удобрения и химические средства защиты растений от сорняков, болезней и вредителей перед посевом и в период вегетации люцерны не применялись. По срокам укосов на зеленую массу опыты включали 4 варианта: контроль (без укосов), 1-й, 2-й и 3-й укосы. В 2018 г. в посевах люцерны 2016 г. ее укосы на зеленую массу проводились 5, 15 и 25 июня; в посевах 2017 г. – 16 и 26 июня и 3 июля. В острозасушливом 2019 г. в посевах люцерны 2016 и 2017 гг. укосы зеленой массы проводили 28 мая, 7 и 18 июня. Все укосы на разных участках посева в трехкратной повторности выполняли с интервалом 8–10 дней в фазу бутонизации и цветения люцерны, продолжительность которой составляла около 25–30 дней. Размеры укосных площадок составляли в сплошных рядовых посевах 3.5 м^2 (0.7 × 5.0 м, 4 рядка), в широкорядных посевах – 5.4 м^2 (1.8 × 3.0 м, 3 рядка). Урожай семян собирали в 2018 г. в конце, а в 2019 г. – во второй декаде сентября.

После уборки предшественника август и сентябрь 2015 г. выдались сухими и теплыми с гидротермическим коэффициентом (ГТК) соответственно 0.4 и 0.2, значительно ниже среднемноголетних, что создало благоприятные условия для основной обработки почвы и препятствовало развитию сорняков. Значительное количество осадков в октябре–декабре 2015 г. и в январе, феврале и апреле 2016 г. способствовало увеличению запасов влаги в почве, а уменьшение количества осадков в мае обеспечило проведение посева и получение хороших всходов люцерны. В период вегетации люцерны засушливые условия складывались в июне и августе 2016 г., июле и августе 2017 г., в мае, июне, августе и сентябре 2018 г., апреле–августе 2019 г. Иными словами, в годы исследований наиболее благоприятным по метеоусловиям для развития люцерны был 2017 г., сравнительно засушливыми были 2016 и 2018 гг., и острозасушливым – 2019 г.

Статистическая обработка полученных данных проводилась методами дисперсионного и корреляционного анализов.

Состав и численность членистоногих на надземных органах люцерны

В посевах люцерны без применения инсектицидов представлены основные трофические группы насекомых и пауков люцернового агроценоза: грызущие и сосущие фитофаги, хищники, паразиты, палино- и нектарофаги, а также непитающиеся стадии развития, в основном куколки насекомых с полным превращением, окукливающиеся на надземных органах культуры.

Грызущие фитофаги включают открыто питающихся на надземных органах люцерны насекомых с грызущим ротовым аппаратом. В лесостепи Среднего Поволжья к ним относятся в основном саранчовые и кузнечиковые (Orthoptera), гусеницы бабочек (Lepidoptera), личинки и имаго листового люцернового слоника, имаго клубеньковых и других долгоносиков, личинки которых развиваются в почве, стеблях, почках, цветках.

Из саранчовых в посевах люцерны встречались главным образом коньки (род *Chorthippus*), среди которых преобладал конек обыкновенный (*Ch. brunneus* (Thunb.)), лугово-лесной транспалеарктический полифаг. Он дает в году одно поколение с зимовкой кубышек в почве, обычен на лугах, сенокосах, пастбищах, в посевах кормовых трав, полевых и многих технических культур (Бенедиктов, 2017). В лесостепи Среднего Поволжья виды рода *Chorthippus* встречались в основном в посевах люцерны 2–4-го годов в июне–августе с наибольшей численностью в июне 2019 г., когда *Ch. brunneus* входил в число субдоминантов (табл. 1, 2)[1], составлявшей 3–5.5 экз./10 взмахов сачком (3–5 % общего количества учтенных членистоногих). В популяции *Ch. brunneus* в первой декаде июня преобладали личинки 2-го и 3-го возрастов, в первой декаде июля – личинки 4-го возраста, в конце июля – личинки 5-го возраста (36 %) и имаго (64 %), в августе – имаго.

Среди чешуекрылых в посевах люцерны встречались гусеницы совки-гаммы (*Autographa gamma*), люцерновой совки (*Heliothis viriplaca*), клеверной пяденицы (*Chiasmia clathrata*), голубянки икара (*Polyommatus icarus* (Rott.)). Совка-гамма – транспалеарктический многоядный мигрирующий вид, повреждает овощные, бобовые, технические культуры. Гусеницы ее встречались в посевах люцерны 2–4-го годов. Наибольшая их численность наблюдалась в 2019 г. в посевах 3-го и 4-го годов (8–10 экз./10 взмахов сачком), когда этот вид входил в число субдоминантов (7–9 %). Люцерновая совка и клеверная пяденица – южнопалеарктические, голубянка икар – голарктический многоядные виды. Их гусеницы отмечены на люцерне с низкой численностью (0.1–0.4 экз./10 взмахов сачком) как второстепенные вредители.

Листовой люцерновый слоник – первостепенный вредитель листьев люцерны, широко распространенный в Европе, Северной Африке, Северной Америке – в 6 степных провинциях Канады, 48 штатах США и в Мексике, а также в Азии и Австралии. Этот вид пока не обнаружен в Центральной и Южной Африке и в Южной Америке (CABI, 2020c). Помимо люцерны он питается также на растениях родов *Melilotus* и *Trigonella*. В США *Hypera postica* впервые был обнаружен в штате Юта в 1904 г., куда он, вероятно, был завезен из Европы. До 1952 г. этот вид встречался уже в 12 западных штатах

[1] В таблицы включены также несколько редких видов, не упомянутых в тексте.

и был обнаружен в восточном штате Мэриленд, откуда быстро распространился по всей территории США. В Палеарктике развивается в одном поколении в году, имаго зимует среди растительных остатков. В США личинки окукливаются в мае, отродившиеся жуки покидают поле и впадают в летнюю диапаузу, к осени возвращаются на поля люцерны, где питаются и откладывают яйца; зимуют имаго и яйца (Kogan et al., 1999).

В лесостепи Самарской обл. в первой декаде июня 2019 г. в фазу бутонизации и начала цветения численность люцернового слоника была максимальной и составляла в посевах 2-го года 0.4, 3-го – 47, 4-го – 64 экз./10 взмахов сачком, или соответственно 3, 41 и 57 % общего количества учтенных насекомых и пауков. При этом в популяции слоника преобладали личинки 4-го возраста; на долю личинок 2-го, 3-го и 4-го возрастов, куколок и имаго приходилось соответственно 0.2, 12.9, 73.2, 6.6 и 7.1 %. Личинки окукливаются на надземных частях люцерны в сетчатом коконе. В первой декаде июля 2018 г. в фазу цветения люцерны численность люцернового слоника составляла в посевах 2-го года 23, 3-го – 34 экз./10 взмахов сачком, или соответственно 10 и 16 % общего количества учтенных членистоногих. В этот период в популяции слоника на долю личинок, куколок и имаго приходилось соответственно 80.9, 6.8 и 12.3 %. В конце июля 2018 г. в фазу завязывания бобов численность слоника снижалась до 1.5–2 экз./10 взмахов сачком и в его популяции преобладали жуки нового поколения (76 %). В конце второй декады августа 2019 г. в фазу начала созревания бобов численность имаго листового слоника не превышала 0.3–0.7 экз./10 взмахов сачком в связи с подготовкой жуков к зимней диапаузе. Иными словами, развитие листового люцернового слоника в посевах люцерны проходило в основном в мае – первой половине августа с максимумом численности и вредоносности в июне – первой половине июля, когда он доминировал в энтомокомплексах люцернового агроценоза (см. табл. 1, 2).

Среди клубеньковых долгоносиков в посевах люцерны чаще встречались имаго полосатого (*S. lineatus*), корневого (*S. longulus*) и малого люцернового (*S. inops* Gyll.), изредка также щетинистого **(***S. macularius* (Marsh.), = *S. crinitus* (Hrbst.)**)** долгоносиков. Их годичный цикл моновольтинный, личинки развиваются на корнях, жуки питаются листьями на надземных органах бобовых. У *S. longulus* зимуют личинки в почве, у прочих указанных видов – жуки в подстилке и верхнем слое почвы. Всех 4 вида широко распространены в Палеарктике, преимущественно в ее западной и центральной частях, обычны в лесостепной и степной зонах, на север (кроме более южного *S. inops*) проникают до южной тайги (Alonso-Zarazaga et al., 2017). Личинки *S. lineatus* развиваются в основном на корнях гороха, жуки питаются листьями однолетних и многолетних, культурных и дикорастущих бобовых. У *S. inops* жуки и личинки трофически связаны с бобовыми родов *Medicago* и *Ononis*; у *S. longulus* развитие личинок проходит на корнях люцерны, эспарцета и донника; *S. crinitus* повреждает многолетние и однолетние бобовые (Петруха, 1969). Среди клубеньковых долгоносиков в состав доминантов входил *S. lineatus*. Наибольшая численность его имаго на надземных органах люцерны наблюдалась в первой декаде июня 2019 г. в посевах 3-го года (25 экз./10 взмахов сачком), составляя 22 % общего количества учтенных насекомых и пауков. Во второй декаде августа в этих же посевах численность жуков уменьшилась до 3 экз./10 взмахов сачком (6 %). В более благоприятном для развития люцерны 2018 г. численность имаго полосатого долгоносика в конце июля и в последней декаде сентября в посевах 2-го и 3-го годов не превышала 1.5–2.2 экз./10 взмахов сачком. Находки имаго этого вида на люцерне в сентябре, вероятно, объясняются дополнитель-

Таблица 1. Влияние возраста семенных посевов на динамику видового состава и численности членистоногих на надземных органах люцерны в 2018 г. (n – число экземпляров на 10 взмахов сачком)

Членистоногие	Дата учета, фенофаза, год посева																	
	4 июля (цветение)						30 июля (формирование бобов)						24 сентября (созревание)					
	2016		2017		2018		2016		2017		2018		2016		2017		2018	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Грызущие фитофаги	**45.6**	**21.2**	**36.5**	**16.3**	**4.5**	**33.3**	**9.7**	**10.3**	**12.8**	**10.1**	**2.2**	**8.8**	**3.7**	**6.0**	**1.6**	**0.9**	**3.6**	**3.9**
Chorthippus spp., l, im	0.3	0.1	1.5	0.7	0.5	3.7	0.6	0.6	0.8	0.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Autographa gamma, l, p	0.1	0.0	0.2	0.1	0	0.0	0.1	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Heliothis viriplaca, l	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	0	0.0
Chiasmia clathrata, l	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.4	0.4
Polyommatus icarus, l	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	0	0.0
Hypera postica, l., im, p	34.1	15.9	22.7	10.2	2.5	18.5	2.0	2.1	1.5	1.2	0	0.0	0	0.0	0.3	0.2	0	0.0
Phyllotreta spp., im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	0.5	0	0.0	1.3	5.2	1.4	2.3	1.0	0.6	1.2	1.3
Sitona inops, im	3.2	1.5	0.8	0.4	1.0	7.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	0	0.0
S. longulus, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	2.0	2.1	0.3	0.2	0	0.0	0.3	0.5	0	0.0	0.4	0.4
S. lineatus, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.3	1.4	2.2	1.7	0	0.0	1.5	2.4	0.3	0.2	0.6	0.6
S. macularius, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	0.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Stenopterapion tenue, im	0.2	0.1	0.5	0.2	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	0	0.0
Tychius flavus, im	4.9	2.3	3.5	1.6	0.5	3.7	2.2	2.3	7.8	6.2	0.9	3.6	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2
Bruchophagus roddi, im	2.8	1.3	7.3	3.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.6	0.6
Agriotes sputator, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0

Tettigonia caudata, l, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Forficula auricularia, l, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	0.3	0	0.0	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	0.2	0.2
Сосущие фитофаги, l, im	**134.5**	**62.6**	**117.7**	**52.7**	**5.0**	**37.0**	**63.4**	**67.0**	**94.4**	**74.6**	**13.2**	**52.8**	**45.0**	**72.8**	**159.7**	**91.8**	**75.6**	**81.3**
Odontothrips sp.	23.3	10.8	66.7	29.8	0	0.0	0.6	0.6	0.5	0.4	1.8	7.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Piezodorus lituratus	39.4	18.3	22.5	10.1	1.0	7.4	26.0	27.5	52.5	41.5	0.6	2.4	3.9	6.3	1.0	0.6	0.8	0.9
Dolycoris baccarum	0.6	0.3	0.2	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	1.0	1.1
Coptosoma scutellatum	1.9	0.9	5.8	2.6	0	0.0	0.6	0.6	0.7	0.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Adelphocoris lineolatus	47.9	22.3	6.8	3.0	0.5	3.7	13.5	14.3	10.8	8.5	3.7	14.8	4.3	7.0	1.0	0.6	1.0	1.1
Lygus pratensis	6.1	2.8	3.5	1.6	2.5	18.5	4.5	4.8	5.2	4.1	3.9	15.6	1.4	2.3	4.0	2.3	7.2	7.7
L. rugulipennis	6.3	2.9	3.5	1.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Polymerus cognatus	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.2	1.3	0.8	0.6	0.2	0.8	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Прочие клопы	0.3	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	0.5	0.7	0.4	0	0.0
Aphis craccivora	8.2	3.8	7.8	3.5	1.0	7.4	16.5	17.4	23.5	18.6	3.0	12.0	0.3	0.5	0	0.0	0	0.0
Acyrthosiphon pisum	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	33.1	53.6	152.7	87.8	62.8	67.5
Empoasca spp.	0.2	0.1	0.2	0.1	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	1	1.1
Philaenus spumarius	0.1	0.0	0.2	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	0	0.0
Platymetopius spp.	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.3	0	0.0	0.4	0.4
Stictocephala bisonia	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	0.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Pentastiridius leporinus	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.1	0	0.0	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	0	0.0
Прочие цикадки	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.1	0.2	0.2	0	0.0	0.3	0.5	0	0.0	0	0.0
Cyamophila medicaginis	0.2	0.1	0.5	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.8	1.3	0.3	0.2	1.4	1.5

Таблица 1 (*продолжение*)

Членистоногие	Дата учета, фенофаза, год посева																	
	4 июля (цветение)						30 июля (формирование бобов)						24 сентября (созревание)					
	2016		2017		2018		2016		2017		2018		2016		2017		2018	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Мицетофаги *Psyllobora vigintiduopunctata*, im	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0.6**	**1.0**	**0.3**	**0.2**	**0**	**0.0**
Хищники	**22.2**	**10.3**	**58.5**	**26.2**	**4.0**	**29.6**	**18.0**	**19.0**	**17.5**	**13.8**	**7.3**	**29.2**	**10.7**	**17.3**	**8.0**	**4.6**	**12.2**	**13.1**
Aranei	4.1	1.9	8.3	3.7	2.0	14.8	5.5	5.8	3.5	2.8	2.7	10.8	2.9	4.7	3.3	1.9	4.4	4.7
Aeolothrips sp., l, im	4.6	2.1	13.0	5.8	0	0.0	0.4	0.4	0	0.0	1.4	5.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Orius niger, l, im	12.1	5.6	35.2	15.7	1.0	7.4	10.4	11.0	13.3	10.5	1.9	7.6	2.5	4.0	0.7	0.4	2	2.2
Nabis ferus, l, im	0.3	0.1	0.5	0.2	0	0.0	0.3	0.3	0	0.0	0.2	0.8	1.5	2.4	0.3	0.2	0.6	0.6
Scymnus sp., im	0.1	0.0	0.3	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Platynaspis luteorubra, im	0.1	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Coccinella septempunctata, im	0.1	0.0	0.3	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.8	0	0.0	0	0.0	0.4	0.4
Coccinula quatuordecim-pustulata, im	0.2	0.1	0	0.0	0	0.0	0.5	0.5	0.2	0.2	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	0	0.0
Propylea quatuordecim-punctata, im	0.3	0.1	0.2	0.1	1.0	7.4	0	0.0	0	0.0	0.2	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Hippodamia variegata, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	0.3	0.2	0.2	0.7	2.8	3.7	6.0	3.7	2.1	4.4	4.7
Harmonia axyridis, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0

Semiadalia sp., im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Cantharis sp., im	0.1	0.0	0.2	0.1	0	0.0	0.1	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Staphylinidae, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.4	0.4
Chrysopa carnea, l, im	0.2	0.1	0.5	0.2	0	0.0	0.3	0.3	0.3	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Паразиты, im	**6.4**	**3.0**	**6.3**	**2.8**	**0**	**0.0**	**1.6**	**1.7**	**0.5**	**0.4**	**0.6**	**2.4**	**1.2**	**2.0**	**4.3**	**2.5**	**1.1**	**1.2**
Hymenoptera	6.4	3.0	6.3	2.8	0	0.0	1.2	1.3	0.5	0.4	0.6	2.4	1.1	1.8	4.3	2.5	1.1	1.2
Tachinidae	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.1	0	0.0	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	0	0.0
Trombidiidae	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	0.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Палинофаги, нектарофаги, im	**5.4**	**2.5**	**3.0**	**1.3**	**0**	**0.0**	**2.0**	**2.1**	**1.1**	**1.0**	**1.8**	**7.2**	**0.4**	**0.7**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**
Megachile rotundata	0.1	0.0	0.7	0.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.3	0	0.0	0	0.0
Tapinoma erraticum	4.9	2.3	0.0	0.0	0	0.0	0.7	0.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Tephritidae	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.1	0.2	0	0.0	0	0.0
Phytomyza atricornis	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.6	0.6	0.7	0.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Agromyza frontella	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	0.4	1.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Liriomyza sp.	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.7	2.8	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Delia platura	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	0.3	0	0.0	0.3	1.2	0.1	0.2	0	0.0	0	0.0
Syrphidae	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Прочие двукрылые	0.4	0.2	2.3	1.0	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0	0.4	1.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Афаги: *Bathyplectes* sp., p	**0.8**	**0.4**	**1.5**	**0.7**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0.3**	**0.2**	**0.3**	1.2	**0.2**	**0.3**	**0**	**0.0**	**0.5**	**0.5**
Итого	**214.9**	**100**	**223.5**	**100**	**13.5**	**100**	**94.7**	**100**	**126.6**	**100**	**25.0**	**100**	**61.8**	**100**	**173.9**	**100**	**93.0**	**100**

П р и м е ч а н и е. im – имаго, l –личинка, p – куколка.

Таблица 2. Влияние возраста посевов на динамику видового состава и численности членистоногих на надземных органах люцерны в 2019 г. (n – число экземпляров на 10 взмахов сачком)

Членистоногие	Дата учета, фенофаза, год посева													
	5 июня (бутонизация)						19 августа (начало созревания)						18 октября (созревание)	
	2016		2017		2018		2016		2017		2018		2017	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Грызущие фитофаги	**87.7**	**78.2**	**89.9**	**78.3**	**1.5**	**10.9**	**13.0**	**14.3**	**15.7**	**28.2**	**25.1**	**21.4**	**0.3**	**4.2**
Chorthippus spp., l, im	3.3	2.9	5.5	4.8	0	0.0	2.0	2.2	0.5	0.9	0	0.0	0	0.0
Autographa gamma, l, p	9.8	8.7	8.2	7.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Chiasmia clathrata, l	0	0.0	0.3	0.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Polyommatus icarus, l	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	4.2
Pachynematus sp., l	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Hypera postica, l, p, im	63.6	56.7	46.7	40.7	0.4	2.9	0	0.0	0.3	0.5	0.7	0.6	0	0.0
Sitona inops, im	0.4	0.4	1.2	1.0	0.6	4.4	2.5	2.8	6.5	11.7	0	0.0	0	0.0
S. longulus, im	1.9	1.7	0.7	0.6	0	0.0	4	4.4	0.5	0.9	0	0.0	0	0.0
S. lineatus, im	7.4	6.6	25.2	22.0	0.1	0.7	0.5	0.6	2.8	5.0	0.8	0.7	0	0.0
Tychius flavus, im	0.1	0.1	0.7	0.6	0.2	1.5	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Cryptocephalus sp., im	0.7	0.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Bruchophagus roddi, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	4.0	4.4	4.3	7.7	23.3	19.8	0	0.0
Agriotes sputator, im	0.1	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Tettigonia caudata, l, im	0.4	0.4	1.2	1.0	0.2	1.5	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Сосущие фитофаги, l, im	**6.7**	**6.0**	**11.8**	**10.3**	**4.3**	**31.4**	**36.7**	**40.4**	**18.4**	**33.0**	**15.9**	**13.5**	**5.3**	**73.6**
Odontothrips sp.	0	0.0	0	0.0	0	0.0	5.2	5.7	7	12.6	1.8	1.5	0	0.0
Piezodorus lituratus	1	0.9	0.2	0.2	2.2	16.1	0	0.0	0	0.0	0.8	0.7	0	0.0
Dolycoris baccarum	0.1	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	0.3	0	0.0

Carpocoris fuscispinus	0.1	0.1	0	0.0	0.2	1.5	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Coptosoma scutellatum	3.2	2.9	7.2	6.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0
Adelphocoris lineolatus	0.2	0.2	1.2	1.0	0	0.0	5.5	6.1	1.8	3.2	0.7	0.6	0	0.0
Lygus pratensis	0.9	0.8	0.7	0.6	0.6	4.4	7	7.7	2.5	4.5	5.2	4.4	0.3	4.2
L. rugulipennis	0.5	0.4	0.7	0.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Polymerus cognatus	0.2	0.2	0.5	0.4	0.4	2.9	0.5	0.6	0.8	1.4	0.8	0.7	0.3	4.2
Halticus apterus	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	0.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Chlamydatus pulicarius	0.1	0.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Aphis craccivora	0.1	0.1	0.8	0.7	0.4	2.9	9	9.9	1.5	2.7	3.7	3.1	0	0.0
Acyrthosiphon pisum	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	13.9
Cicadella viridis	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.7	0.6	0	0.0
Hyalesthes obsoletus	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0
Aphrodes bicinctus	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	0.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Прочие цикадки	0.3	0.3	0.2	0.2	0.4	2.9	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Lepyronia coleoptrata	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	0.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Stictocephala bisonia	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0
Cyamophila medicaginis	0	0.0	0.3	0.3	0.1	0.7	8	8.8	4.8	8.6	1.3	1.1	3	41.7
Asphondylia mikki, галлы	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.7	9.7
Мицетофаги: *Psyllobora vigintiduopunctata*, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	0.3	0	0.0
Хищники	**4.6**	**4.1**	**5.1**	**4.4**	**3.2**	**23.4**	**16.7**	**18.4**	**8.1**	**14.5**	**5.2**	**4.4**	1.3	**18.1**
Aranei	1.4	1.2	0	0.0	0.5	3.6	4	4.4	1.8	3.2	1.2	1.0	1.3	18.1
Aeolothrips sp., l, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	4.7	5.2	5.8	10.4	0.5	0.4	0	0.0
Orius spp., l, im	0.9	0.8	3.5	3.0	0.9	6.6	6	6.6	0.5	0.9	1.7	1.4	0	0.0
Nabis ferus, l, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	1.1	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0
Coccinella septempunctata, im	0.6	0.5	0.3	0.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0

Таблица 2 (*продолжение*)

Членистоногие	Дата учета, фенофаза, год посева													
	5 июня (бутонизация)						19 августа (начало созревания)						18 октября (созревание)	
	2016		2017		2018		2016		2017		2018		2017	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Coccinula quatuordecimpustulata, im	0.1	0.1	0.2	0.2	0	0.0	0.5	0.6	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0
Propylea quatuordecimpunctata, im	0.1	0.1	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Hippodamia variegata, im	0.8	0.7	0.2	0.2	1.2	8.8	0.5	0.6	0	0.0	1.2	1.0	0	0.0
Cantharis oculata, im	0.6	0.5	0.2	0.2	0.1	0.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Chrysopa carnea, l, im	0.1	0.1	0.5	0.4	0.5	3.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Паразитические Hymenoptera, im	**1.2**	**1.1**	**1.2**	**1.0**	**1.0**	**7.3**	**24.0**	**26.4**	**13.5**	**24.2**	**70.8**	**60.3**	**0**	**0.0**
Палинофаги, нектарофаги, im	**11.5**	**10.3**	**6.5**	**5.7**	**3.7**	**27.0**	**0.5**	**0.6**	**0**	**0.0**	**0.2**	**0.2**	**0.3**	**4.2**
Tapinoma erraticum	10.9	9.7	3.7	3.2	0.2	1.5	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Tephritidae	0.2	0.2	0	0.0	0.4	2.9	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Agromyza frontella	0.1	0.1	0.5	0.4	1.5	10.9	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Chlorops sp.	0.1	0.1	1.5	1.3	1.4	10.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Anthomyiidae	0.1	0.1	0.2	0.2	0.1	0.7	0.5	0.6	0	0.0	0.2	0.2	0.3	4.2
Прочие двукрылые	0	0.0	0.2	0.2	0.1	0.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Mordellidae	0.1	0.1	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Meligethes sp.	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Афаги: *Bathyplectes* sp., p	**0.4**	**0.4**	**0.3**	**0.3**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**
Итого	**112.1**	**100**	**114.8**	**100**	**13.7**	**100**	**90.9**	**100**	**55.7**	**100**	**117.5**	**100**	**7.2**	**100**

Примечание. Обозначения как в табл. 1.

ным питанием жуков перед уходом на зимовку. Максимум численности малого и корневого люцерновых долгоносиков отмечен во второй декаде августа 2019 г., когда численность малого долгоносика составляла в посевах 3-го года 6.5 экз./10 взмахов сачком (15 %), а корневого в посевах 4-го года – 4 экз./10 взмахов сачком (5 %). В 2018 г. *S. inops* встречался также в первой декаде июня, а *S. longulus* – в конце июля в посевах 3-го года с численностью соответственно 3 и 2 экз./10 взмахов сачком (1.5–2 %) (см. табл. 1, 2).

Желтый люцерновый семяед (*Tychius flavus*) широко распространен в лесостепной и степной зонах Евразии, трофически связан с люцерной и донником. Жуки повреждают листья, бутоны и цветки, личинки выедают семена в бобах. Развитие моновольтинное, личинки окукливаются в почве, зимуют жуки в куколочных колыбельках (Иванова, 1958; Карасев, 1994). Жуки желтого семяеда встречались в июле 2018 г. в посевах люцерны 2-го и 3-го годов в фазу цветения и образования плодов с численностью 2–8 экз./10 взмахов сачком (2–6 % общего количества учтенных насекомых и пауков на надземных органах люцерны). В 2019 г. в первой декаде июня в фазу бутонизации их численность составляла 0.1–0.7 экз./10 взмахов сачком.

Люцерновая толстоножка (*Bruchophagus roddi*) – космополит, первостепенный вредитель семян люцерны во всех районах ее возделывания. Вредят развивающиеся в семенах личинки. В семенных посевах и в северных регионах толстоножка дает в год одно, в кормовых посевах с укосами зеленой массы чаще 2, в более южных регионах – 3 поколения в зависимости от числа укосов; зимуют предкуколки в семенах (CABI, 2020b). Имаго дополнительно питаются на цветках, самки откладывают яйца в зеленые плоды. В Европе лёт имаго зимовавшего поколения происходит в мае–июне во время цветения и формирования зеленых плодов, лёт 1-го поколения – с середины июня до конца августа во время цветения второго урожая. Второе и третье (зимующее) поколения развиваются в посевах после 2-го и 3-го укосов (Kral'ovic, 1971; Антонова, Базылева, 1974; Grigorov, 1976; Nielson, 1976; Гулий, Памужак, 1992). В США на широте 35–37° с. ш. подготовка предкуколок *B. roddi* к диапаузе начинается примерно с начала сентября и завершается к концу ноября – началу декабря при длине дня 10.5–13 ч. Продолжительность диапаузы около 5.5 месяца с начала декабря до середины апреля. Завершение диапаузы также регулируется фотопериодическими реакциями и происходит при длине дня 13–14.5 ч (Nielson, 1976). У части предкуколок в популяции наблюдается многолетняя диапауза, и отрождение взрослых особей из семян происходит на второй год (Thoenes, Moffett, 1987).

В 2018 г. в первой декаде июля во время цветения люцерны численность имаго люцерновой толстоножки зимовавшего поколения составляла в посевах 2-го года 7, 3-го года – 3 экз./10 взмахов сачком (1–3 % общего количества насекомых и пауков на надземных органах люцерны). В 2019 г. массовый лёт имаго люцерновой толстоножки первого поколения отмечен во второй декаде августа во время цветения люцерны после ее 2-го укоса, когда их численность составляла в посевах 2-го года 23, 3-го и 4-го годов – около 4 экз./10 взмахов сачком (соответственно 20, 8 и 4 % общего количества учтенных насекомых и пауков) (см. табл. 1, 2). В 2019 г. в посевах люцерны 2-го года поврежденность семян личинками люцерновой толстоножки составляла 3.7–5.7 % и была наименьшей у гибридов 8 и 13. У сорта Иволга при сплошном посеве поврежденность семян была выше, чем при широкорядном посеве (табл. 3).

Таблица 3. Поврежденность семян люцерны урожая 2019 г. в посевах 2-го года личинками люцерновой толстоножки при хранении в неотапливаемом помещении в лаборатории (сбор семян – 26.09.2019, вылет имаго – март 2020 г.)

Способ посева	Сорт, гибрид	Поврежденность семян, %
Широкорядный	Изумруда	5.3 ± 1.9
	Иволга	4.7 ± 0.7
	Гибриды 8	3.7 ± 0.3
	Темно-зеленый	5.7 ± 1.2
	13	4.0 ± 0.6
Сплошной рядовой	Иволга	5.6 ± 0.3

С о с у щ и е ф и т о ф а г и включают открыто питающихся на надземных органах люцерны насекомых с колюще-сосущим ротовым аппаратом. В лесостепи Среднего Поволжья к ним относятся в основном трипсы, клопы, тли и листоблошки.

Из растительноядных трипсов на люцерне в период цветения встречался преимущественно один вид – *Odontothrips* sp. (сем. Thripidae). В 2018 г. в фазу цветения в семенных посевах люцерны 2-го и 3-го годов численность трипса *Odontothrips* sp. составляла соответственно 67 и 23 экз./10 взмахов сачком (30 и 11 % общего количества учтенных насекомых и пауков) (см. табл. 1, 2). Голарктический род *Odontothrips* Amyot et Serville включает более 30 видов, трофически связанных с цветками бобовых. В лесостепи Украины к вредителям семенных посевов люцерны из них относятся люцерновый (*O. phaleratus*) и бобовый (*O. intermedius*) трипсы, доля которых в энтомокомплексах составляет 3–4 % (Рудская, 2016); в Венгрии, Чехии, Румынии и Франции вредит *O. confusus* Priesn. (Pinkin, 1972; Abraham, 2012; Pustai et al., 2015). В Болгарии на посевах люцерны доминирует табачный трипс (*Trips tabaci*), повреждающий молодые вегетативные органы растений, главным образом листья (Nikolova, 2019).

Среди клопов-щитников к доминантам относился люцерновый, или бобовый щитник *Piezodorus lituratus* (F.) (Pentatomidae), к субдоминантам – *Coptosoma scutellatum* (Geoffr.) (Plataspidae). *Piezodorus lituratus* широко распространен в степной, лесостепной и лесной зонах Палеарктики, трофически связан с генеративными и вегетативными органами древесных, полудревесных и травянистых растений преимущественно из семейства бобовых. Годичный цикл моновольтинный с зимовкой имаго. В сравнительно благоприятном 2018 г. клоп встречался на надземных органах люцерны с конца мая до сентября с наибольшей численностью в июле в фазы цветения и завязывания плодов, когда она составляла в посевах 1-го года около 1, 2-го – 22–52, 3-го – 26–39 экз./10 взмахов сачком, или соответственно 2–7, 10–42 и 18–28 % общего количества насекомых и пауков, учтенных в люцерновых агроценозах. В острозасушливом 2019 г. численность люцернового щитника не превышала 1–2 экз./10 взмахов сачком с максимумом в посевах 2-го года в первую декаду июня в фазу бутонизации (см. табл. 1, 2). В июне и августе 2019 г. в популяции *P. lituratus* преобладали имаго, в начале июля 2018 г. – личинки 4-го, в конце июля – 5-го возраста. Среди взрослых особей на долю

самцов приходилось в 2018 г. 4 июля 70.0, 30 июля 54.3, 24 сентября 42.8 %; в 2019 г. 5 июня 34.4, 19 августа около 50 % особей (табл. 4). В популяциях клопов и цикадовых самцы отрождаются и отмирают раньше самок. В возрастных спектрах их популяций преобладание самцов наблюдается на восходящем, самок – на нисходящем этапе развития популяции (Каплин, 2009).

Coptosoma scutellatum – транспалеарктический моновольтинный вид, преимущественно олигофаг многолетних травянистых и древесных бобовых. Зимуют личинки 3-го и 4-го возрастов в состоянии облигатной диапаузы (Саулич, Мусолин, 2014). Повреждает этот клоп преимущественно генеративные органы. *Coptosoma scutellatum* встречался при учетах главным образом в семенных посевах люцерны 2–4-го годов в фазу бутонизации и цветения с численностью 2–7 экз./10 взмахов сачком (1–6 % общего количества насекомых и пауков). В конце июля и в августе в фазу плодоношения его численность снижалась до 0.2–0.7 экз./10 взмахов сачком (см. табл. 1, 2).

Среди клопов-слепняков в посевах люцерны в состав доминантов и субдоминантов входили люцерновый клоп (*Adelphocoris lineolatus*) и полевой клоп (*Lygus pratensis*), к второстепенным вредителям относились свекловичный (*Polymerus cognatus*) и травяной (*Lygus rugulipennis*) клопы. Люцерновый клоп – транспалеарктический вид, который в 1917 г. был завезен в Северную Америку, где широко расселился в США и Канаде. Полевой клоп – западно-центральнопалеарктический, травяной и свекловичный клопы – голарктические виды. Все перечисленные виды – полифаги (*A. lineolatus* отдает предпочтение бобовым), трофически связаны с генеративными и вегетативными органами; повреждая завязь, они снижают семенную продуктивность люцерны и других кормовых растений. В северных частях ареалов эти слепняки развиваются в одном, на юге – в 3 или 4, в лесостепной зоне – в двух поколениях в году. У *A. lineolatus* и *P. cognatus* зимуют яйца в стеблях люцерны и других, чаще многолетних трав, у *Lygus pratensis* и *L. rugulipennis* зимуют имаго в подстилке среди растительных остатков (Пучков, 1966; Саулич, Мусолин, 2020). В посевах люцерны максимальная численность клопов-слепняков в 2018 г. наблюдалась в июле в фазы цветения и завязывания плодов, когда она составляла у люцернового клопа 14–48, у полевого – 5–6, травяного – до 4–6 экз./10 взмахов сачком, или соответственно 14–22, 3–5 и 2–3 % общего количества учтенных членистоногих. В составе популяций люцернового и полевого клопов в первой декаде июля на долю взрослых особей приходилось 16–29, в конце июля – 43–47 %. В сентябре 2018 г. численность люцернового

Таблица 4. Возрастной состав популяции *Piezodorus lituratus* (F.) в посевах люцерны

Дата учета		Фенофаза культуры	Учтено особей	Доля от численности популяции, %				
				Личинки, возраст				Имаго
				2-й	3-й	4-й	5-й	
2018 г.	4.07	Цветение	432	–	33.4	35.6	4.4	26.6
	30.07	Завязывание бобов	738	0.5	3.5	6.4	69.7	19.9
	24.09	Созревание бобов	28	–	–	–	–	100
2019 г.	5.06	Бутонизация	32	–	–	–	–	100
	19.08	Начало созревания бобов	18	–	–	–	44.4	55.6

клопа не превышала 4, полевого – 7 экз./10 взмахов сачком (7–8 %) (учитывались только взрослые особи). В первой декаде июня 2019 г. численность клопов-слепняков составляла до 0.5–1.2 экз./10 взмахов сачком, в их популяциях преобладали личинки 1–3-го возрастов первого поколения. Во второй декаде августа 2019 г. численность люцернового и полевого клопов 2-го поколения составляла соответственно 2–6 и 5–7 экз./10 взмахов сачком (4–7 % общего количества насекомых и пауков) (см. табл. 1, 2). В составе их популяций преобладали имаго (31–33 %) и личинки 4-го и 5-го возрастов.

Из тлей в посевах люцерны встречались два вида: гороховая (*Acyrthosiphon pisum*) и люцерновая (*Aphis craccivora*) тли. Ареалы у обоих видов космополитные, гороховая тля – полноциклый вид, в летние месяцы обычно развивается на горохе и других однолетних бобовых, к осени мигрирует на многолетние бобовые травы (люцерну, клевер), где продолжает развитие и откладывает зимующие яйца на стебли (Capinera, 2008). Люцерновая тля в тропических и субтропических поясах – неполноциклый вид, в умеренных широтах известны неполноциклые и полноциклые популяции (CABI, 2020a). В посевах люцерны с июня до августа учитывалась темно-бурая и почти черная с коричнево-желтыми ногами люцерновая тля. С начала до конца июля 2018 г. в период цветения и формирования плодов ее численность нарастала от 8 (4 %) до 16–24 экз./10 взмахов сачком (17–19 % общего количества учтенных насекомых и пауков). Во второй декаде августа 2019 г. численность этой тли составляла 2–9 экз./10 взмахов сачком (3–11 %). Гороховая тля в 2018 г. появилась в посевах люцерны в сентябре, когда ее численность составляла 33–153 экз./10 взмахов сачком (54–84 %) (см. табл. 1, 2).

Люцерновая листоблошка **(***Cyamophila medicaginis* (Andrianova)**)** – известный переносчик опасного фитоплазменного заболевания – «ведьминой метлы» люцерны, распространенного на Украине, Кавказе, в европейской части России, Казахстане и Средней Азии (Богоутдинов и др., 2019). Взрослые особи люцерновой листоблошки встречались в первой декаде июля и в сентябре 2018 г. с численностью 0.2–1.4 экз./10 взмахов сачком, а также в июне, августе и октябре 2019 г. с максимумом численности 5–8 экз./10 взмахов сачком (10–11 %) в середине августа. В октябре перед уходом на зимовку численность имаго составляла 1.4 экз./10 взмахов сачком.

Х и щ н и к и и п а р а з и т ы. Среди хищников на надземных органах люцерны преобладали пауки, охотники-крошки рода *Orius* Wolff (Heteroptera, Anthocoridae), хищные трипсы *Aeolothrips* sp., божьи коровки, реже встречались клопы-охотники *Nabis ferus* (L.), жуки-мягкотелки рода *Cantharis* (L.), личинки златоглазки *Chrysopa* sp.

Пауки, важный регулятор численности широкого круга насекомых-фитофагов, в течение всего периода вегетации встречались на надземных органах люцерны, где их численность составляла в 2018 г. 2–8, в более засушливом 2019 г. – 0.5–4 экз./10 взмахов сачком. В 2018 г. их доля от общего числа учтенных насекомых в посевах 1-го года составляла 5–15, 2-го и 3-го годов – 2–6 % (см. табл. 1, 2). В Венгрии на надземных органах люцерны доминировали виды семейств Thomisidae, Theridiidae, Araneidae, Linyphiidae и Phylodromidae, на долю которых приходилось соответственно 42, 14, 12, 9 и 8 % учтенных пауков (Ban et al., 2010).

В Европе хищные трипсы рода *Aeolothrips*, в частности *A. intermedius*, в посевах люцерны встречаются почти исключительно на цветках растений, где питаются яйцами и личинками растительноядных трипсов *Odontothrips confusus* Priesn., *Thrips tabaci*

и др., а также пыльцой (Trdan et al., 2005). В 2018 г. *Aeolothrips* sp. встречались при учетах в первой декаде июля в семенных посевах люцерны 2-го и 3-го годов и в конце июля в посевах 1-го года в фазу цветения, где их численность была соответственно 5–13 и около 1.5 экз./10 взмахов сачком и они составляли 2–6 % общего числа учтенных насекомых и пауков. В 2019 г. наибольшая численность *Aeolothrips* sp. отмечалась в посевах 2-го года на делянках после 2-го укоса в фазу конца цветения, начала плодообразования (1.4 экз./10 взмахов сачком). Коэффициент корреляции между численностью трипсов *Aeolothrips* sp. и их основных жертв *Odontothrips* sp. в 2018 и 2019 гг. составлял 0.96–0.99.

Клопы рода *Orius* (охотники-крошки) на люцерне трофически связаны с трипсами, тлями, клещами, яйцекладками бабочек и клопов-щитников. В Венгрии в посевах люцерны доминируют 2 вида этого рода: *O. niger* (Wolff) (65 %) и *O. minutus* (L.) (34 %) (Ban et al., 2010). В лесостепи Западной Сибири в посевах люцерны на долю *O. niger* приходится 97–100 % особей клопов этого рода (Бокина, 2008). *Orius niger* – самый распространенный мелкий хищник в посевах люцерны; это палеарктический вид с круглогодичной активностью в южной части ареала, в более северных регионах зимует имаго среди растительных остатков (Саулич, Мусолин, 2009; Ban et al., 2010). В Среднем Поволжье он часто встречается на цветках люцерны и клевера; после зимовки появляется в конце апреля, в апреле–сентябре дает 3 или 4 поколения. Первое поколение развивается в мае, второе – в июне–июле, максимальная численность клопов отмечается в июле и августе (Челнокова, 1977). В Армении одно поколение *Orius niger* развивается 12–24 дня; за период вегетации с начала апреля до середины октября он дает не менее 6 поколений (Акрамовская, 1978). В июле 2018 г. численность *O. niger* была максимальной в посевах 2-го года в июле, когда она составляла 13–35 экз./10 взмахов сачком (10–16 %), снижаясь до 1–2 экз./10 взмахов сачком (2–4 %) во второй половине сентября. В острозасушливом 2019 г. численность *O. niger* составляла в первой декаде июня 1–3.5, в середине августа – до 2–6 экз./10 взмахов сачком (1–6.6 % общего количества учтенных насекомых и пауков). В 2018 и 2019 гг. в первой декаде июня в популяции *O. niger* при учетах встречались исключительно имаго, в первой декаде июля на долю личинок приходилось 65, в конце июля – 40, во второй декаде августа – 39, во второй половине сентября – 9 % учтенных особей этого вида. В октябре охотники-крошки в посевах люцерны не встречались. Иными словами, в посевах люцерны развитие *O. niger* проходило в июне–сентябре. Основными жертвами его были люцерновая тля, трипсы и яйцекладки клопа-щитника *Piezodorus lituratus*. В 2018 г. коэффициент корреляции между численностью *O. niger* и люцерновой тли составлял 0.92, трипсов – 0.80; в острозасушливом 2019 г. соответственно 0.83 и 0.32.

В посевах люцерны выявлены 8 видов божьих коровок-афидофагов: *Scymnus* sp. (Scymnini), *Platynaspis luteorubra* (Goeze) (Platynaspidini), *Coccinula quatuordecimpustulata* (L.), *Propylea quatuordecimpunctata* (L.), *Hippodamia variegata* (Goeze), *Harmonia axyridis* (Pallas), *Semiadalia* sp., *Coccinella septempunctata* L. (Coccinellini). Общая численность божьих коровок в 2018 г. составляла в первой декаде июля 0.8–1.0, в конце июля 0.4–1.1, во второй половине сентября 3.7–4.8; в 2019 г. в первой декаде июня – 0.9–1.6, во второй декаде августа – 1.0–1.6 экз./10 взмахов сачком. В 2018 г. наибольшее участие коровок в энтомокомплексах наблюдалось в посевах 1-го года (5–7 %), в 2019 г. – 2-го года (1–9 %). Среди учтенных коровок на долю *Hippodamia variegata* приходилось 62–75, *Coccinella septempunctata* – 6–18, *Coccinula*

quatuordecimpustulata – 6–16, *Propylea quatuordecimpunctata* – 4–10 %. В Венгрии по данным трехлетних исследований в посевах люцерны среди божьих коровок доминировали *P. quatuordecimpunctata*, *Coccinella septempunctata* и *Hippodamia variegata*, на долю которых приходилось соответственно 44, 21 и 11 % общего количества учтенных коровок (Ban et al., 2010).

Численность имаго перепончатокрылых паразитоидов в 2018 г. была сравнительно невысокой и составляла в посевах 2-го и 3-го годов в первой декаде июля 6.3–6.4, в конце июля – 0.5–1.5, и в третьей декаде сентября – 1–4 экз./10 взмахов сачком, или соответственно около 3, до 1.6 и 2–2.5 % общего количества учтенных насекомых и пауков. В 2019 г. в первой декаде июня их численность не превышала 1.2, однако во второй декаде августа резко возросла до 14–71 экз./10 взмахов сачком (24–60 %) (см. табл. 1, 2). В августе бóльшая часть собранных перепончатокрылых относилась к сем. Encyrtidae и была собрана на цветущей после 2-го укоса люцерне, которая, вероятно, привлекала их как источник дополнительного питания. В фауне России известны голарктические виды наездников *Bathyplectes curculionis* (Thomson) и *B. anurus* (Thomson) (Ichneumonidae) – эндопаразиты личинок и куколок, *Microtonus aethiopoides* Loan и *M. stelleri* Loan (Braconidae) – эндопаразиты имаго листового люцернового слоника (Greathead D., Greathead A., 2020). В посевах люцерны коконы *Bathyplectes* sp. встречались в июле и сентябре 2018 г. и в июне 2019 г. с численностью соответственно 0.3–1.5 и 0.3–0.4 экз./10 взмахов сачком.

Палинофаги и нектарофаги. Потребителями пыльцы и нектара в первой декаде июня, июле, августе и сентябре были преимущественно пчелы *Megachile rotundata* (F.), жуки – блестянки *Meligethes* sp. (сем. Nitidulidae) и горбатки (сем. Mordellidae), имаго многих двукрылых, однако их численность была незначительной. В колониях тлей отмечены муравьи *Tapinoma erraticum* (Latr.). В цветках люцерны дополнительно питаются имаго многих паразитических перепончатокрылых.

Таким образом, в лесостепи Среднего Поволжья в посевах люцерны доминировали грызущие фитофаги: листовой люцерновый слоник (*Hypera postica*), люцерновая толстоножка (*Bruchophagus roddi*), полосатый (*Sitona lineatus*) и малый (*S. inops*) клубеньковые долгоносики; сосущие фитофаги: цветочный бобовый трипс (*Odontothrips* sp.), люцерновый щитник (*Piezodorus lituratus*), люцерновый клоп (*Adelphocoris lineolatus*), полевой клоп (*Lygus pratensis*), люцерновая тля (*Aphis craccivora*), гороховая тля (*Acyrthosipnon pisum*), люцерновая листоблошка (*Cyamophila medicaginis*); хищники: пауки, охотники-крошки (*Orius niger*), полосатый трипс (*Aeolothrips* sp.), изменчивая коровка (*Hippodamia variegata*). К содоминантам относились конек обыкновенный (*Chorthippis brunneus*), гусеницы совки-гаммы (*Autographa gamma*), желтый люцерновый семяед (*Tychius flavus*), щитник *Coptosoma scutellatum*, травяной клоп (*Lygus rugulipennis*), божья коровка *Propylea quatuordecimpunctata*, муравьи *Tapinoma erraticum*. Состав доминирующих и содоминирующих видов в период вегетации люцерны был более стабильным и разнообразным в сравнительно благоприятном 2018 г. и менее устойчивым в острозасушливом 2019 г. В течение большей части периода вегетации люцерны к доминирующим или содоминирующим видам относились насекомые, развивающиеся более чем в одном поколении в году, трофически связанные с генеративными и вегетативными органами растений (люцерновый клоп, полевой клоп) и мало специализированные хищники (*Orius niger*, пауки).

Влияние возраста культуры, способа ее посева и укосов зеленой массы на видовой состав и численность членистоногих в посевах люцерны

На состав и численность членистоногих в посевах люцерны большое влияние оказывают возраст и способ посева, применение укосов зеленой массы в период вегетации.

В о з р а с т п о с е в а. В первой декаде июля 2018 г. посевы люцерны 1-го года находились в фазе ветвления, 2-го и 3-го – в фазах бутонизации и цветения. Численность членистоногих на надземных органах люцерны была максимальной в посевах 2-го года. В посевах 3-го года она снижалась незначительно (на 4 %), а в посевах 1-го года была меньше в 16.6 раза (см. табл. 1). Среди обитателей надземных органов во всех посевах люцерны преобладали сосущие и грызущие фитофаги, на долю которых приходилось соответственно 37–63 и 21–36 % общего количества учтенных насекомых и пауков. Доля энтомофагов (хищников и паразитов) была наибольшей в посевах 2-го года (29 %), снижаясь до 13 % в посевах 3-го года и составляя 4 % в посевах 1-го года. Участие в энтомокомплексах палинофагов и нектарофагов, включая имаго паразитических перепончатокрылых, составляло 4–5 % в посевах 2-го и 3-го годов в фазы бутонизации и цветения, а в посевах 1-го года в фазу ветвления они отсутствовали. К доминантам во всех посевах относились фитофаги: личинки и имаго листового люцернового слоника (10–18 %), а в посевах 2-го и 3-го годов – также личинки и имаго щитника *Piezodorus lituratus* (10–18 %) и трипс *Odontothrips* sp. (11–30 %), развивающийся на генеративных органах люцерны. В посевах 3-го года к ним добавлялся люцерновый клоп, 1-го года – полевой клоп. Среди хищников преобладали пауки, охотники-крошки рода *Orius*, трипсы *Aeolothrips* sp., численность которых была наибольшей в посевах 2-го года, где она составляла соответственно 4, 6 и 16 % общего количества учтенных насекомых и пауков. Среди тлей встречалась люцерновая тля с численностью около 8 экз./10 взмахов сачком в посевах 2-го и 3-го годов и 1 экз./10 взмахов сачком в посевах 1-го года, на долю ее особей приходилось 3.5–7 % общего количества учтенных насекомых и пауков.

В конце июля посевы люцерны 1-го года находились в фазе бутонизации и начала цветения (10–15 %); 2-го и 3-го годов в посевах на семена – в фазе формирования плодов, а на делянках после 1-го и 2-го укосов – бутонизации и цветения. По сравнению с первой декадой июля общая численность учтенных обитателей люцерны снижалась в посевах 3-го года в 2.3, 2-го – в 1.8, а в посевах 1-го года была больше в 1.9 раза. Максимум их численности также наблюдался в посевах 2-го года, где она была выше, чем в посевах 3-го и 1-го годов, соответственно в 1.3 и 5.1 раза. По составу трофических групп в комплексах артропод доминировали сосущие фитофаги (53–75 %) и хищники (14–29 %), доля грызущих фитофагов снижалась до 9–10 %. В посевах 1-го года в связи с бутонизацией и началом цветения до 9 % возрастала доля палинофагов и нектарофагов (включая имаго паразитических перепончатокрылых). Среди грызущих фитофагов доминанты отсутствовали. К субдоминантам относились имаго желтого тихиуса-семяеда (2–6 %). Резко снижалась численность листового люцернового слоника в связи с завершением развития его личинок, отсутствовала люцерновая толстоножка в связи с завершением ею откладки яиц. Клубеньковые долгоносики встречались в посевах 2-го и 3-го годов, среди них преобладал полосатый долгоносик *S. lineatus* (1–2 %). Среди сосущих фитофагов во всех посевах к доминантам относились люцерновая тля (12–19 %), люцерновый клоп (9–15 %), в посевах 2-го и 3-го годов – щитник

Piezodorus lituratus (28–42 %), 1-го года – полевой клоп (16 %). Среди хищников к доминантам и субдоминантам относились пауки (3–11 %), ориусы (8–11%), в посевах 1-го года – также хищные трипсы *Aeolothrips* sp. (6 %), что совпадало с субдоминированием трипса-фитофага *Odontothrips* sp. (7 %) и бутонизацией и цветением люцерны, на цветках и бутонах которой он в основном развивается, и божьи коровки *Hippodamia variegata* (3 %) (см. табл. 1, 2).

В последней декаде сентября посевы люцерны 1-го года находились в фазе формирования бобов, 2-го и 3-го годов – в фазе полного созревания, на делянках после 2-го и 3-го укосов – в фазе созревания плодов на 50–80 %. По сравнению с концом июля общая численность учтенных обитателей люцерны снижалась в посевах 3-го года в 1.5 раза, в посевах 2-го года она была больше в 1.4, 1-го года – в 3.7 раза. Максимум их численности также наблюдался в посевах 2-го года, где она была выше, чем в посевах 3-го и 1-го годов соответственно в 2.8 и 1.9 раза. По составу трофических групп в комплексах членистоногих продолжались возрастание доли сосущих фитофагов (73–92 %) и уменьшение участия в комплексах грызущих фитофагов (1–6 %) при некотором уменьшении доли хищников (5–17 %) и паразитов (2–2.5 %). Среди сосущих фитофагов к абсолютным доминантам (54–88 %) относилась гороховая тля, мигрирующая с гороха на люцерну для питания и откладки яиц перед уходом на зимовку. Максимальная численность гороховой тли в сентябре наблюдалась в посевах люцерны 2-го года, в посевах 3-го года она снижалась в 4.6 раза, а в посевах 1-го года была меньше в 2.4 раза. Нарастание численности гороховой тли, вероятно, сдерживалось божьими коровками *Hippodamia variegata*, максимум численности которых также отмечался в сентябре 2018 г. Их распределение в разновозрастных посевах люцерны было сравнительно равномерным. Палинофаги и нектарофаги в связи с окончанием цветения растений практически отсутствовали.

В первой декаде июля общая численность членистоногих на надземных органах люцерны 1-го года жизни была в 16, в конце июля – в 4–5 раз ниже, чем в посевах 2-го и 3-го годов, а число их видов и групп соответственно в 3.6–3.8 и 1.2–1.9 раза. Состав доминирующих групп также сильнее менялся в посевах 1-го года жизни, чем в посевах 2-го и 3-го годов. При этом в посевах 1-го года от июня–июля к августу–сентябрю происходит увеличение численности и биоразнообразия насекомых и пауков, а в посевах 2-го и особенно 3-го годов эти показатели снижаются.

В острозасушливом 2019 г. в посевах люцерны, возраст которых составлял 2, 3 и 4 года, учеты насекомых были проведены 5 июня, 19 августа и 18 октября. В первой декаде июня все посевы находились в фазе бутонизации, местами – начала цветения. Общая численность членистоногих на надземных органах люцерны в посевах 3-го и 4-го годов была практически одинаковой (112–115 экз./10 взмахов сачком). В посевах 2-го года она была ниже в 8.2–8.4 раза (см. табл. 2). Среди обитателей надземных органов в посевах 3-го и 4-го годов преобладали грызущие (78 %), 2-го года – сосущие фитофаги (31 %). Доля энтомофагов (хищников и паразитов) была наибольшей в посевах 2-го года (30 %), снижаясь до 5 % в посевах 3-го и 4-го года. Участие в комплексах артропод палинофагов и нектарофагов было наиболее значительным в посевах 2-го года (27 %), снижаясь до 6–10 % в посевах 3-го и 4-го годов. К доминантам в посевах 3-го и 4-го годов относились личинки и имаго листового люцернового слоника (41–57 %), в посевах 3-го года – также имаго полосатого клубенькового долгоносика (22 %), 2-го года – щитник *Piezodorus lituratus* (16 %). В число

содоминантов в посевах 2-го года входила люцерновая тля (3 %). Основу комплексов хищников составляли пауки, ориусы, изменчивая божья коровка, личинки златоглазок; комплексов палино- и нектарофагов – муравьи, имаго двукрылых; афагов – коконы наездников, паразитирующих на личинках листового люцернового слоника.

В конце второй декады августа в фазу созревания плодов в семенных посевах, цветения и завязывания бобов на делянках сплошных посевов после 2-го укоса резко возросла численность насекомых в посевах люцерны 2-го года, где она была в 1.4 и 2.6 раза выше, чем в посевах 4-го и 3-го годов соответственно. Среди них на долю грызущих фитофагов приходилось 16–35, сосущих – 12–38 %. Неприменение инсектицидов и наличие цветущих растений после 2-го укоса способствовали резкому возрастанию численности паразитических перепончатокрылых, регулирующих численность насекомых-фитофагов (до 30–61 % от общего количества учтенных насекомых и пауков). Из фитофагов к доминантам относилась прежде всего люцерновая толстоножка, что совпало с ее массовым лётом и откладкой яиц в плоды люцерны. Наибольшая численность имаго люцерновой толстоножки наблюдалась в посевах 2-го года (23 экз./10 взмахов сачком), в посевах 3-го и 4-го годов она снижалась соответственно в 5.3 и 5.8 раза. Из клубеньковых долгоносиков в посевах 3-го и 4-го годов чаще встречался малый люцерновый долгоносик (*Sitona inops*). Среди сосущих фитофагов преобладали полевой и люцерновый клопы, люцерновая тля, отдававшие предпочтение посевам 4-го года, и доминировавшая в посевах 3-го и 4-го годов люцерновая листоблошка, переносчик возбудителя «ведьминой метлы» люцерны. Основу хищных комплексов составляли пауки и клопы-ориусы, также чаще встречавшиеся в посевах 4-го года.

В середине октября в посевах люцерны 2-го года в фазу полного созревания плодов встречались преимущественно люцерновая листоблошка, люцерновый и полевой клопы, гороховая тля, гусеницы голубянки и пауки.

Таким образом, в 2018 г. от июля к сентябрю численность членистоногих на надземных органах люцерны в посевах 3-го года снижалась в 3.5, 2-го года в 1.3 раза, а в посевах 1-го года она была выше в 6.9 раза. В 2019 г. от июня к августа в посевах 3-го и 4-го годов их численность снижалась соответственно в 1.2 и 1.7 раза, в посевах 2-го года была выше в 8.6 раза. В 2018 г. количество видов и групп учтенных членистоногих возрастало от начала к концу июля в посевах 3-го года от 34 до 40 и затем снижалось ко второй декаде сентября до 32; в посевах 2-го года их число снижалось соответственно от 32 до 25 и 17; в посевах 1-го года – возрастало от 9 до 21 и 23. От июня к августу 2019 г. количество видов и групп членистоногих в посевах 4-го года снижалось от 37 до 22, 3-го года – от 35 до 17, в посевах 2-го года составляло 25 и 26. Отличия в сезонной динамике состава доминирующих групп от июня–июля к августу–сентябрю в посевах 1-го года также были больше, чем в посевах 2–4-го годов.

С п о с о б п о с е в а. Сплошной рядовой способ посева люцерны чаще применяют при ее возделывании в кормовых целях на зеленую массу, а широкорядный – при возделывании на семена. Широкорядные посевы более разреженные, чем сплошные рядовые (ширина междурядий соответственно 55–60 и 13–15 см), особенно в начальный период развития люцерны. При поздневесеннем сроке сева (16–20 мая) всходы появляются через 7–8 дней. В широкорядных посевах в связи с большей площадью питания растений они развиваются лучше и к фазе бутонизации и цветения различия в густоте стеблей в сплошных и широкорядных посевах уменьшаются, что оказывает

влияние на изменение микроклимата, видового состава и численности обитателей люцернового агроценоза.

В 2018 г. в посевах 2-го года сорта Иволга в первой декаде июля в фазы бутонизации и начала цветения общая численность членистоногих в более разреженных широкорядных посевах была в 1.1 раза больше, чем в сплошных, главным образом за счет мелких подвижных хищников. В сплошных посевах численность грызущих фитофагов была в 1.3 раза, сосущих – немного, паразитических перепончатокрылых в 1.7 раза выше, а хищников – в 1.7 раза ниже, чем в широкорядных посевах (табл. 5). Среди грызущих фитофагов численность листового слоника в сплошных и широкорядных посевах была примерно одинаковой, численность люцерновой толстоножки в сплошных посевах была в 2.4 раза выше, чем в широкорядных. Среди сосущих фитофагов численность трипса *Odontothrips* sp. и щитника *Piezodorus lituratus* в сплошных посевах была немного (в 1.1 раза) выше, чем в широкорядных. Люцерновый и травяной клопы, люцерновая тля, напротив, отдавали предпочтение широкорядным посевам. Среди хищников в сплошных посевах численность пауков была в 1.5 раза выше, а клопов-ориусов и трипсов соответственно в 2.1 и 2.5 раза ниже, чем в широкорядных посевах.

30 июля 2018 г. в фазы полного цветения и формирования плодов в посевах люцерны сорта Иволга 2-го года численность членистоногих в широкорядных посевах была в 1.2 раза выше, чем в сплошных. В широкорядных посевах численность грызущих фитофагов была в 1.9 раза (за счет желтого тихиуса-семяеда), сосущих – в 1.4 раза выше (за счет люцернового щитника и люцерновой тли), а хищников – в 1.8 раза ниже, чем в сплошных посевах. Среди грызущих фитофагов в широкорядных посевах численность полосатого долгоносика была в 1.8, а семяеда в 5.4 раза больше, чем в сплошных посевах. Среди сосущих фитофагов щитник *Piezodorus lituratus* и люцерновая тля были более многочисленны (соответственно в 1.3 и 4.1 раза) в широкорядных посевах. Численность люцернового клопа, напротив, в широкорядных посевах была в 1.3 раза ниже, чем в сплошных. Цветочный трипс *Odontothrips* sp. практически отсутствовал в связи с окончанием цветения люцерны. Среди хищников также отсутствовал полосатый трипс, трофически связанный преимущественно с цветочным трипсом. Пауки, как и в начале июля, отдавали предпочтение сплошным посевам, однако сменился преферендум клопов-ориусов, численность которых в сплошных посевах была в 3 раза выше, чем в широкорядных.

30 июля 2018 г. в фазу бутонизации и начала цветения (10–15 %) в посевах люцерны сорта Изумруда 1-го года численность членистоногих в широкорядных посевах была в 1.5 раза ниже, чем в сплошных. Численность грызущих фитофагов и паразитических перепончатокрылых в сплошных и широкорядных посевах была примерно одинаковой. Численность сосущих фитофагов в сплошных посевах была в 1.4, хищников – в 1.8 раза больше, чем в широкорядных. Среди фитофагов численность желтого тихиуса-семяеда, люцернового клопа, люцернового щитника, а среди хищников – полосатого трипса в сплошных и широкорядных посевах достоверно не различалась. Полевой клоп, пауки, клопы-ориусы отдавали предпочтение сплошным, люцерновая тля – широкорядным посевам.

Таким образом, способ посева оказывает наибольшее влияние на видовой состав и численность комплексов членистоногих в посевах люцерны в 1-й год жизни. Для большинства фитофагов и хищников более благоприятные условия складываются

в сплошных посевах. В посевах 2-го года до фазы бутонизации различия в составе и структуре комплексов членистоногих в сплошных и широкорядных посевах сглаживаются, но ряд видов (желтый тихиус-семяед, люцерновая тля, травяной клоп, клопы-ориусы, полосатый трипс) начинают отдавать предпочтение широкорядным посевам. К фазе зеленых плодов у одних видов этот эффект усиливается (тихиус-семяед, люцерновая тля), у других – меняется на противоположный (люцерновый клоп, полевой клоп, клопы-ориусы) или остается неизменным (листовой люцерновый слоник, пауки). В фазе плодоношения ряд доминирующих видов, трофически связанных с цветками или их обитателями, в связи с окончанием цветения практически полностью исчезает (люцерновый цветочный, полосатый трипсы).

Применение укосов. В кормовых посевах укосы люцерны на зеленую массу проводят в фазы бутонизации или начала цветения. При этом в лесостепной зоне в полевых севооборотах в период вегетации люцерны обычно делают 2–3 укоса ее зеленой массы, скашивая на высоте 6–8 см. Влияние укосов зеленой массы люцерны в июне в период ее бутонизации и цветения с интервалом через 10 дней на состав и численность членистоногих исследовалось в менее засушливом 2018 г. в посевах сорта Изумруда 3-го года. В 2018 г. укосы люцерны на зеленую массу проводились 5, 15 и 25 июня. В первой декаде июля на делянках без укосов люцерна находилась в фазе цветения, после 1-го укоса – бутонизации, 2-го – ветвления, 3-го – отрастания. Общая численность членистоногих в первой декаде июля была наибольшей на участках посевов без укосов в фазу цветения (309.5 экз./10 взмахов сачком). В посевах после 1-го укоса (5.06) она снижалась в 2.6, после 2-го (15.06) – в 5.7, а после 3-го укоса (25.06) – в 36.4 раза по сравнению с семенными участками посевов без укосов. В посевах без укосов на долю грызущих фитофагов приходилось около 18, сосущих – 57, хищников – 13 % общего количества учтенных насекомых и пауков. Доля грызущих фитофагов после 1-го, 2-го и 3-го укосов возрастала соответственно до 32, 46 и 59 %. Доля сосущих фитофагов после 1-го, 2-го и 3-го укосов снижалась до 39, 23 и 29 %. Хищники в посевах после 3-го укоса практически отсутствовали, в посевах после 1-го и 2-го укосов их участие в комплексах членистоногих возрастало до 16 и 21 %. Среди фитофагов в посеве люцерны на семена без укосов и на участках после всех укосов доминировали листовой люцерновый слоник и люцерновый клоп с наибольшей численностью в посевах на семена и на участках после 1-го укоса (табл. 6). Оптимальные условия для цветочного трипса *Odontothrips* sp. и щитника *Piezodorus lituratus* также складывались в семенных посевах без укосов. В посевах после 1-го укоса их численность снижалась в 7.1–7.2 раза, а в посевах после 2-го и 3-го укосов в фазе ветвления и отрастания люцерны они были единичны или отсутствовали. Численность люцернового клопа в посевах без укосов и после 1-го укоса в фазу бутонизации и цветения была почти одинаковой, в посевах после 2-го и 3-го укосов в фазы ветвления и отрастания она снижалась соответственно в 1.7–1.8 и 5.2–5.4 раза по сравнению с участками без укосов и после 1-го укоса. Цветочный трипс *Odontothrips* sp. учитывался только на делянках без укосов и после 1-го укоса, при этом в опытах без укоса в фазу цветения его численность была в 7.2 раза выше, чем после 1-го укоса в фазу бутонизации. Среди хищников в посевах без укоса преобладали пауки, полосатый трипс *Aeolothrips* sp. и охотник-крошка *Orius niger*, отсутствовавшие в посевах после 3-го укоса в фазу отрастания. Численность пауков была максимальной на делянках после 1-го укоса, ориусов – после 2-го, а полосатый трипс, трофически связанный с люцерновым цветочным трипсом, отсутствовал на делянках после 2-го и 3-го укосов. На

Таблица 5. Влияние способа посева на динамику видового состава и численности членистоногих на надземных органах люцерны в 2018 г. (n – число экземпляров на 10 взмахов сачком)

Членистоногие	Год посева, дата учета, сорт, способ посева											
	2017								2018			
	4 июля				30 июля				30 июля			
	Иволга								Изумруда			
	сплошной		широкорядный		сплошной		широкорядный		сплошной		широкорядный	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Грызущие фитофаги	**38.5**	**16.7**	**27.5**	**10.9**	**9.5**	**8.5**	**18.0**	**13.2**	**1.5**	**4.8**	**1.7**	**8.3**
Chorthippus spp., l, im	1.5	0.7	1.0	0.4	2.5	2.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Autographa gamma, l, p	0.5	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Chiasmia clathrata, l	0	0.0	0	0.0	0.5	0.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Hypera postica, l, p, im	18.0	7.8	16.5	6.5	1.5	1.3	1.0	0.7	0	0.0	0	0.0
Phyllotreta spp., im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	1.0	0.3	1.5
Sitona inops, im	1.0	0.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
S. longulus, im	0	0.0	0	0.0	0.5	0.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0
S. lineatus, im	0	0.0	0	0.0	2.0	1.8	3.5	2.6	0	0.0	0	0.0
Stenopterapion tenue, im	0	0.0	0.5	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Tychius flavus, im	3.0	1.3	3.5	1.4	2.5	2.2	13.5	9.9	1.2	3.9	1.4	6.8
Bruchophagus roddi, im	14.5	6.3	6.0	2.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Сосущие фитофаги, l, im	**122.5**	**53.3**	**118.5**	**46.8**	**74.0**	**66.4**	**103**	**75.7**	**16.1**	**51.9**	**11.4**	**55.3**
Odontothrips sp.	77.5	33.7	71.0	28.1	0	0.0	1.5	1.1	1.5	4.8	2.0	9.7
Piezodorus lituratus	24.5	10.7	21.5	8.5	50.5	45.3	65.0	47.8	0.5	1.6	0.7	3.4
Coptosoma scutellatum	3.5	1.5	3.5	1.4	1.0	0.9	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Adelphocoris lineolatus	5.0	2.2	8.0	3.2	10.0	9.0	7.5	5.5	3.8	12.3	3.7	18.0
Lygus pratensis	3.0	1.3	2.5	1.0	6.0	5.4	6.5	4.8	8.3	26.8	1.0	4.9

Lygus rugulipennis	2.5	1.1	4.0	1.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Polymerus cognatus	0	0.0	0	0.0	1.0	0.9	0	0.0	0	0.0	0.3	1.5
Aphis craccivora	6.0	2.6	7.5	3.0	5.5	4.9	22.5	16.5	2.0	6.5	3.7	18.0
Philaenus spumarius	0.5	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Cyamophila medicaginis	0	0.0	0.5	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Хищники	**55.0**	**23.9**	**96.0**	**37.9**	**26.0**	**23.3**	**14.5**	**10.7**	**9.9**	**31.9**	**5.5**	**26.7**
Aranei	13.0	5.7	8.5	3.4	6.5	5.8	5.5	4.0	3.3	10.6	2.3	11.2
Aeolothrips sp., l, im	9.5	4.1	24.0	9.5	0	0.0	0	0.0	1.5	4.8	1.3	6.3
Orius spp., l, im	30.5	13.3	63.0	24.9	18.0	16.1	8.0	5.9	2.8	9.0	1.3	6.3
Nabis ferus, l, im	0	0.0	0	0.0	0.5	0.4	0.5	0.4	0.5	1.6	0	0.0
Coccinella septempunctata, im	0.5	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.3	1.5
Scymnus sp., im	1.0	0.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Propylea quatuordecimpunctata, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	0.4	0	0.0	0.3	1.5
Hippodamia variegata, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.8	5.8	0	0.0
Cantharis sp., im	0.5	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Chrysopa carnea, l, im	0	0.0	0.5	0.2	1.0	0.9	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Паразитические Hymenoptera, im	**12.0**	**5.2**	**7.0**	**2.8**	**1.5**	**1.3**	**0**	**0.0**	**0.8**	**2.6**	**1.0**	**4.9**
Палинофаги, нектарофаги, im	**1.0**	**0.4**	**4.0**	**1.6**	**0.5**	**0.4**	**0.5**	**0.4**	**2.5**	**8.1**	**1.0**	**4.9**
Megachile rotundata	1.0	0.4	1.0	0.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Phytomyza atricornis	0	0.0	0	0.0	0.5	0.4	0.5	0.4	0	0.0	0	0.0
Agromyza frontella	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.7	3.4
Delia platura	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	2	6.5	0.3	1.5
Прочие двукрылые	0	0.0	3.0	1.2	0	0.0	0	0.0	0.5	1.6	0	0.0
Афаги: *Bathyplectes curculionis*, p	**1.0**	**0.4**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0.2**	**0.6**	**0**	**0.0**
Итого	**230.0**	**100**	**253.0**	**100.0**	**111.5**	**100**	**136.0**	**100**	**31.0**	**100**	**20.6**	**100**

Примечание. Обозначения как в табл. 1, 2.

Таблица 6. Влияние укосов зеленой массы на состав и численность (экземпляров на 10 взмахов сачком, n) членистоногих на надземных органах люцерны сорта Изумруда посева 2016 г. в 2018 г.

Членисто-ногие	Дата учета членистоногих и фенофазы люцерны после укосов зеленой массы (дата укосов)																							
	4 июля								30 июля								24 сентября							
	Укосы						Без укосов, цветение		Укосы						Без укосов, форми-рование бобов		Укосы						Без укосов, полное созревание	
	1-й (5.06), бутонизация		2-й (15.06), ветвление		3-й (25.06), отрастание				1-й (5.06), цветение		2-й (15.06), бутонизация		3-й (25.6). ветвление				1-й (5.06), полное созре-вание		2-й (15.06), созревание 60–80 %		3-й (25.6), созревание, 50–60 %			
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Грызущие фитофаги	**38.5**	**31.8**	**25**	**45.9**	**5.0**	**58.8**	**57.0**	**18.4**	**14.0**	**16.0**	**3.2**	**5.4**	**5.5**	**9.9**	**10.4**	**11.9**	**1.5**	**10.0**	**0**	**0.0**	**1.0**	**7.4**	**3.5**	**11.7**
Chorthippus spp.	0	0.0	3.0	5.5	0.5	5.9	0.5	0.2	0.5	0.6	0.5	0.8	0	0.0	0.7	0.8	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Autographa gamma, l	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Chiasmia clathrata, l	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.0	1.8	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Hypera postica, l, p, im	29.5	24.4	18.0	33.0	2.5	29.4	35.5	11.5	3.5	4.0	0.5	0.8	1.0	1.8	2.3	2.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Agriotes sputator, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	0.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Phyllotreta spp., im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	5.0	5.7	0.5	0.8	2.0	3.6	1.0	1.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	1.7
Sitona inops, im	1.5	1.2	2.5	4.6	0	0.0	1.5	0.5	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.0	6.7	0	0.0	0.5	3.7	0.5	1.7
S. longulus, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.0	1.1	0	0.0	0.5	0.9	1.7	1.9	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
S. macularius, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
S. lineatus, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.5	1.7	0.5	0.8	0.5	0.9	2.0	2.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	2.5	8.3
Stenopterapion tenue, im	2.0	1.7	1.5	2.8	2.0	23.5	0	0.0	0.5	0.6	0	0.0	0.5	0.9	0.3	0.3	0.5	3.3	0	0.0	0.5	3.7	0	0.0

Tychius flavus, im	2.0	1.7	0	0.0	0	0.0	12.5	4.0	1.5	1.7	1.2	2.0	0	0.0	2.0	2.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Bruchophagus roddi, im	3.5	2.9	0	0.0	0	0.0	6.5	2.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Сосущие фитофаги	**47.5**	**39.3**	**12.5**	**22.9**	**2.5**	**29.4**	**175.5**	**56.7**	**44.5**	**50.9**	**33.7**	**56.5**	**24.9**	**44.7**	**58.3**	**66.5**	**5.5**	**36.7**	**8.0**	**66.7**	**6.0**	**44.4**	**17.5**	**58.3**
Odontothrips sp.	12.5	10.3	0	0.0	0	0.0	90.0	29.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Piezodorus lituratus, l, im	6.0	5.0	1.5	2.8	0	0.0	42.5	13.7	28.5	32.6	14.5	24.3	14.0	25.1	24.8	28.3	1.0	6.7	1.0	8.3	1.5	11.1	1.5	5.0
Dolycoris baccarum	0.5	0.4	0	0.0	0	0.0	1.5	0.5	0	0.0	1.0	1.7	1.0	1.8	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Coptosoma scutellatum	1.5	1.2	0	0.0	0	0.0	2.5	0.8	0.5	0.6	0	0.0	0	0.0	2.3	2.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Adelphocoris lineolatus	13.0	10.7	7.5	13.8	2.5	29.4	13.5	4.4	10.0	11.4	11.2	18.8	2.5	4.5	16.3	18.6	1.0	6.7	2.0	16.7	1.0	7.4	2.5	8.3
Lygus pratensis	5.5	4.5	1.0	1.8	0	0.0	12.0	3.9	4.5	5.1	2.0	3.4	2.2	3.9	7.7	8.8	1.5	10.0	1.0	8.3	1.0	7.4	1.5	5.0
L. rugulipennis	1.0	0.8	1.5	2.8	0	0.0	4.5	1.5	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Polymerus cognatus	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	0.6	3.0	5.0	0	0.0	1.5	1.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Chlamydatus pulicarius	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.2	2.2	0.5	0.6	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Прочие клопы	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.5	0.5	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Aphis craccivora	5.5	4.5	0	0.0	0	0.0	7.5	2.4	0	0.0	1.0	1.7	3.0	5.4	5.0	5.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.5	5.0
Acyrthosiphon pisum	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.0	6.7	3.0	25.0	0.5	3.7	8.0	26.7
Empoasca spp.	0	0.0	1.0	1.8	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	3.7	0	0.0
Прочие цикадки	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	0.6	1.0	1.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.5	5.0
Stictocephala bisonia	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0

Таблица 6 (*продолжение*)

Членистоногие	Дата учета членистоногих и фенофазы люцерны после укосов зеленой массы (дата укосов)																							
	4 июля								30 июля								24 сентября							
	Укосы						Без укосов, цветение		Укосы						Без укосов, формирование бобов		Укосы						Без укосов, полное созревание	
	1-й (5.06), бутонизация		2-й (15.06), ветвление		3-й (25.06), отрастание				1-й (5.06), цветение		2-й (15.06), бутонизация		3-й (25.6). ветвление				1-й (5.06), полное созревание		2-й (15.06), созревание 60–80 %		3-й (25.6), созревание, 50–60 %			
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Philaenus spumarius	0.5	0.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Cyamophila medicaginis	1.5	1.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.0	1.8	0	0.0	1.0	6.7	1.0	8.3	1.5	11.1	0.5	1.7
Хищники	**19.5**	**16.1**	**11.5**	**21.1**	**0**	**0.0**	**41.0**	**13.2**	**25.0**	**28.6**	**15.7**	**26.3**	**19.8**	**35.5**	**13.3**	**15.2**	**5.0**	**33.3**	**4.0**	**33.3**	**6**	**44.4**	**8.0**	**2.6**
Aranei	8.0	6.6	5.5	10.1	0	0.0	5.5	1.8	7.5	8.6	5.0	8.4	7.5	13.5	3.7	4.2	1.0	6.7	1.0	8.3	0.5	3.7	2.0	6.7
Aeolothrips sp.	2.5	2.1	0	0.0	0	0.0	14.0	4.5	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Orius spp.	4.5	3.7	5.5	10.1	0	0.0	18.5	6.0	13.5	15.4	9.2	15.4	3.0	5.4	9.0	10.3	0	0.0	0	0.0	1.5	11.1	2.0	6.7
Nabis ferus	1.0	0.8	0.5	0.9	0	0.0	0.5	0.2	0.5	0.6	0	0.0	3.5	6.3	0.2	0.2	2.0	13.3	0	0.0	0.5	3.7	2.0	6.7
Coccinella septempunctata	0.5	0.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Coccinula quatuordecimpustulata	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.0	0.3	2.5	2.9	0	0.0	2.8	5.0	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Platinaspis luteorubra	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	0.6	0.5	0.8	1.5	2.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Scymnus sp.	1.5	1.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Propylea quatuordecimpunctata	0.5	0.4	0	0.0	0	0.0	1.0	0.3	0	0.0	1.0	1.7	0	0.0	0	0.0	1.0	6.7	0	0.0	0.5	3.7	0	0.0

Hippodamia variegata	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.0	6.7	3.0	25.0	3.0	22.2	2.0	6.7
Cantharis sp.	0.5	0.4	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Chrysopa carnea, l, im	0.5	0.4	0	0.0	0	0.0	0.5	0.2	0.5	0.6	0	0.0	1.5	2.7	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Паразитические Hymenoptera, im	**8.5**	**7.0**	**3.5**	**6.4**	**0**	**0.0**	**14.5**	**4.7**	**0**	**0.0**	**2.0**	**3.4**	**3.0**	**5.4**	**2.0**	**2.3**	**3.0**	**20.0**	**0**	**0.0**	**0.5**	**3.7**	**0**	**0.0**
Палинофаги, нектарофаги	**7.0**	**5.8**	**2.0**	**3.7**	**1.0**	**11.8**	**21.5**	**6.9**	**4.0**	**4.6**	**5.0**	**8.4**	**2.5**	**4.5**	**0.7**	**0.8**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**1.0**	**3.3**
Tapinoma erraticum, im	6.0	5.0	1.5	2.8	0.5	5.9	21.5	6.9	1.0	1.1	1.0	1.7	2.5	4.5	0.3	0.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Anthicidae, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.0	1.1	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Tephritidae, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0.5	0.8	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.0	3.3
Phytomyza atricornis, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.0	1.1	1.0	1.7	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Delia platura, im	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1.5	2.5	0	0.0	0.2	0.2	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Прочие двукрылые, im	1.0	0.8	0.5	0.9	0.5	5.9	0	0.0	1.0	1.1	1.0	1.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Афаги: *Bathyplectes* sp., p	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	0.0	**0**	**0.0**	**0**	0.0	**0**	0.0	**0**	0.0	**3.0**	**3.4**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**	**0**	**0.0**
Итого	**121.0**	**100**	**54.5**	**100**	**8.5**	**100**	**309.5**	**100**	**87.5**	**100**	**59.6**	**100**	**55.7**	**100**	**87.7**	**100**	**15.0**	**100**	**12.0**	**100**	**13.5**	**100**	**30.0**	**100**

П р и м е ч а н и е. Обозначения как в табл. 1, 2, 5.

делянках после 1-го укоса его численность была в 5.6 раза ниже, чем в опыте без укосов. Паразитические перепончатокрылые также отмечены преимущественно на делянках без укоса и после 1-го укоса на растениях в фазу цветения и бутонизации. Сходным было также распределение муравьев-афидофагов *Tapinoma erraticum*, что определялось распределением люцерновой тли.

В конце июля на делянках без укосов люцерна находилась в фазе формирования плодов, после 1-го укоса – в фазе цветения, после 2-го – бутонизации, 3-го – ветвления. Общая численность членистоногих была наибольшей на участках посевов без укосов и после 1-го укоса (88 экз./10 взмахов сачком). В посевах после 2-го и 3-го укосов она снижалась в 1.5–1.6 раза. Доля грызущих фитофагов и хищников была максимальной после 1-го укоса, сосущих фитофагов – на делянках без укосов. В состав доминантов входили люцерновый щитник *Piezodorus lituratus*, люцерновый клоп *Adelphocoris lineolatus*, пауки, охотник-крошка *Orius niger*. Наибольшая численность люцернового щитника и *O. niger* наблюдалась на делянках после 1-го укоса, люцернового клопа – в опытах без укосов.

Во второй декаде сентября посевы люцерны без укосов и после всех укосов находились в фазе созревания, что способствовало формированию в них комплексов членистоногих, сравнительно однородных по составу и численности. Общая численность членистоногих на участках без укосов составляла около 30, а на делянках после 1-го, 2-го и 3-го укосов – 12–15 экз./10 взмахов сачком. Наибольшая численность грызущих фитофагов наблюдалась на делянках без укосов, сосущих фитофагов – после 2-го, хищников – после 3-го укосов.

Таким образом, проведение укосов зеленой массы растений в летние месяцы в фазы бутонизации и начала цветения приводит к разрушению комплексов членистоногих, сформировавшихся на надземных органах люцерны до проведения укоса с постепенным их восстановлением по мере отрастания растений после укоса. С другой стороны, сочетание на одном поле в летний период посевов люцерны без укосов и участков с укосами на зеленую массу в разные сроки создает набор участков с растениями на разных фазах развития от отрастания до формирования и начала созревания плодов, что увеличивает биоразнообразие комплексов членистоногих в люцерновых агроценозах. В июле–сентябре 2018 г. наибольшее разнообразие видов и групп членистоногих наблюдалось в посевах люцерны без проведения укосов и после 1-го укоса, составляя соответственно в начале июля 24 и 27, в конце июля 27 и 24, и в третьей декаде сентября 15 и 12, снижаясь после 2-го укоса до 15, 22 и 7, после 3-го – до 7, 21 и 14 видов и групп. Среди них количество доминирующих видов и групп, доля которых превышала 10 % общего числа учтенных насекомых и пауков, составляло в начале июля 6, в конце июля 4, а в 3-й декаде сентября – 7. На делянках без укосов и с укосами зеленой массы количество доминантов в населении членистоногих на надземных органах люцерны различалось незначительно и составляло в начале июля по 3–4, в конце июля 2–3, в сентябре 1–4. В течение июля–сентября в комплексах членистоногих на делянках после всех укосов и без укоса доминирующее или содоминирующее положение занимали фитофаги, трофически связанные с вегетативными и генеративными органами люцерны (люцерновый щитник, люцерновый и полевой клопы), и неспециализированные и мало специализированные хищники: пауки и охотники-крошки *Orius niger*. В июле к этой группе обитателей люцерны добавлялся потребитель листьев люцерны – листовой люцерновый слоник. В первой половине июля

на делянках люцерны после 1-го укоса и без укосов в фазе бутонизации и цветения в состав доминантов входили также цветочный люцерновый трипс и его специализированный энтомофаг – трипс *Aeolothrips* sp.

Проведение укосов зеленой массы в летние месяцы в фазы бутонизации и начала цветения приводит к разрушению комплексов членистоногих, сформировавшихся на надземных органах люцерны до проведения укоса, с постепенным их восстановлением по мере отрастания растений после укоса. Сочетание участков посева люцерны на одном поле без укосов, а также после 1-го, 2-го и 3-го укосов с разными фазами развития культуры способствует усложнению комплексов членистоногих на ее надземных органах, увеличению их численности и биоразнообразия. Общая численность членистоногих в первой декаде июля была наибольшей на участках посевов без проведения укосов в фазу цветения. В посевах после 1-го укоса она снижалась в 2.6, 2-го – в 5.7, а после 3-го укоса – в 29.5 раза по сравнению участками посевов на семена без проведения укосов. В конце июля численность членистоногих была наибольшей на участках посевов без укосов и после 1-го укоса и снижалась в 1.5–1.6 раза в посевах после 2-го и 3-го укосов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В лесостепи Среднего Поволжья выявлено более 50 основных видов обитателей посевов люцерны, включающих грызущих и сосущих фитофагов, хищников, паразитов, палино- и нектарофагов. Среди них доминировали грызущие фитофаги: листовой люцерновый слоник (*Hypera postica*), люцерновая толстоножка (*Bruchophagus roddi*), полосатый (*Sitona lineatus*) и малый (*S. inops*) клубеньковые долгоносики; сосущие фитофаги: люцерновый цветочный трипс (*Odontothrips* sp.), люцерновый щитник (*Piezodorus lituratus*), люцерновый клоп (*Adelphocoris lineolatus*), полевой клоп (*Lygus pratensis*), люцерновая тля (*Aphis craccivora*), гороховая тля (*Acyrthosipnon pisum*); хищники: пауки, охотник-крошка (*Orius niger*), полосатый трипс (*Aeolothrips* sp.), изменчивая коровка (*Hippodamia variegata*). К содоминантам относились конек обыкновенный (*Chorthippus brunneus*), гусеницы совки-гаммы (*Autographa gamma*), желтый люцерновый семяед (*Tychius flavus*), щитник *Coptosoma scutellatum*, травяной клоп (*Lygus rugulipennis*), люцерновая листоблошка (*Cyamophila medicaginis*), божья коровка *Propylea quatuordecimpunctata*, муравьи *Tapinoma erraticum*. В течение большей части периода вегетации люцерны к доминирующим или содоминирующим видам относились членистоногие, развивающиеся более чем в одном поколении в году, трофически связанные с вегетативными (люцерновая и гороховая тли) или с генеративными и вегетативными органами растений (люцерновый клоп, полевой клоп) и малоспециализированные хищники (*Orius niger*, пауки).

Широко применяемые при возделывании люцерны сплошной рядовой и широкорядный посевы оказывают наибольшее влияние на состав и численность членистоногих в ее посевах в 1-й год жизни. Для большинства фитофагов и хищников более благоприятные условия складываются в сплошных посевах. В посевах 2-го года к фазе бутонизации и начала цветения различия в составе и структуре комплексов членистоногих в сплошных и широкорядных посевах сглаживаются, однако ряд видов (желтый тихиус-семяед, люцерновая тля, травяной клоп, клопы-ориусы, полосатый трипс) начинает отдавать предпочтение широкорядным посевам. К фазе зеленых плодов у одних видов этот эффект усиливается (тихиус-семяед, люцерновая тля), у других –

меняется на противоположный (люцерновый клоп, полевой клоп, клопы-ориусы) или остается неизменным (листовой люцерновый слоник, пауки).

В полевых севооборотах без применения инсектицидов сочетание в посевах люцерны на семена участков без укосов и с периодическими укосами зеленой массы в фазу бутонизации и цветения культуры обеспечивает наличие участков с цветущими растениями на протяжении всего летнего периода. Это создает условия для формирования и поддержания сложных энтомокомплексов, привлечения хищников и дополнительного питания паразитических перепончатокрылых, снижения численности и вредоносности фитофагов в результате усиления пищевых конкурентных отношений между ними и воздействия на них энтомофагов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдыразаков А. К. 1979. Вредители люцерны на юге Киргизии и меры борьбы с ними. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Ташкент: Среднеазиатский НИИ защиты растений, 24 с.

Адилов Б. 1974. Вредители богарной люцерны Узбекистана. В кн.: Материалы 7-й конференции молодых ученых Узбекистана по сельскому хозяйству (защита растений). Ташкент: Фан, с. 25–27.

Акрамовская Э. Г. 1978. К биологии некоторых хищных клопов сем. Anthocoridae в условиях Араратской котловины Армении. Биологический журнал Армении **31** (9): 959–964.

Антонова В. П., Базылева Т. А. 1974. Защита семенной люцерны от толстоножки. Защита растений **11**: 18–20.

Бенедиктов А. К. 2017. Дополнения и исправления к кадастру прямокрылых насекомых (Orthoptera) Самарской Луки на основании анализа акустических сигналов самцов. Заповедная наука **2** (2): 1–8. doi: 10.24189/ncr.2017.031

Богоутдинов Д. З., Кастальева Т. Б., Гирсова Н. В., Самсонова Л. Н. 2019. Фитоплазменные болезни: исторический обзор к 50-летию открытия фитоплазмозов. Сельскохозяйственная биология **54** (1): 3–18. doi: 10.15389/agrobiology.2019.1.3rus

Бокина И. Г. 2008. К биологии клопов-антокорид (Heteroptera, Anthocoridae) – энтомофагов злаковых тлей в лесостепи Западной Сибири. Энтомологическое обозрение **87** (4): 736–740.

Вавилов П. П., Гриценко В. В., Кузнецов В. С. и др. 1986. Растениеводство. Под редакцией П. П. Вавилова. 5-е изд., переработанное и дополненное. М.: Агропромиздат, 512 с.

Гулий В. В., Памужак Н. Г. 1992. Справочник по защите растений для фермеров. Кишинев; М.: Росагросервис, 464 с.

Девяткин А. М., Маркова И. А., Белый А. И. 2013. Вредители, болезни и сорняки люцернового агроценоза. Краснодар: Кубанский государственный аграрный университет, 477 с.

Дубровский Г. К. 1957. Мириды – вредители люцерны в Самаркандской области и меры борьбы с ними. Труды Андижанского государственного педагогического института **6**: 197–214.

Иванова Р. В. 1958. Биологические особенности люцернового семяеда-тихиуса *Tychius flavus* Beck. и система мероприятий по борьбе с ним. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук. Ленинград–Пушкин: Всесоюзный НИИ защиты растений, 18 с.

Кайгородцев П. И. 1964. Насекомые-вредители семенной люцерны в Свердловской области. Труды Свердловского сельскохозяйственного института **11**: 336–370.

Каплин В. Г. 2009. Эволюционная экология открытоживущих насекомых семенных растений (на примере Каракумов). Самара: Самарская государственная сельскохозяйственная академия (Кинель), 312 с.

Карасев В. П. 1994. Трофические связи и хозяйственное значение жуков-долгоносиков рода *Tychius* (Coleoptera, Curculionidae) Восточной Европы и Кавказа. Вестник зоологии **6**: 35–40. http://mail.izan.kiev.ua/vz-pdf/1994/N_6_94/94_6_06-Karasyov.pdf

Каталог сортов и гибридов сельскохозяйственных культур селекции ФГБНУ «Поволжский НИИСС». 2018. Кинель, 53 с.

Ковальский Е. П., Ольховская-Буркова А. К. 1981. Видовой состав вредителей люцерны в условиях Центральной лесостепи УССР. В кн.: Интегрированная защита растений от вредителей и болезней зерновых и кормовых культур. Киев: Урожай, с. 108–113.

Козенко О. П. 1998. Поля многолетних трав как источник увеличения разнообразия энтомокомплексов агроценозов в условиях орошения. В кн.: Проблемы энтомологии в России. Т. 1. СПб.: Зоологический

институт РАН, с. 199–200. (Сборник научных трудов XI Съезда Русского энтомологического общества, 23–26 сентября 1997 г., Санкт-Петербург).

Красновская Н. И. 1959. Влияние орошения на численность насекомых на посеве семенной люцерны в Заволжских частях Сталинградской области. Диссертация на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук. Л.: Всесоюзный НИИ защиты растений, 182 с.

Крылова В. Е. 1982. Видовой состав и динамика численности вредителей семенной люцерны в Чуйской долине. В кн.: Энтомологические исследования в Киргизии. Вып. 15. Фрунзе: Илим, с. 56–61.

Мамедова С. Р. 1965. Материалы к изучению фауны посевов люцерны в Азербайджанской ССР и разработке систем мероприятий против основных вредных ее представителей. В кн.: Материалы научной сессии энтомологов Азербайджана. Баку: Издательство АН АзССР, с. 131–133.

Мухамедов К. К. 1964. Состав насекомых люцерновых полей Туркменской ССР. Ученые записки Туркменского государственного педагогического института. Серия биологических и географических наук **1**: 3–21.

Нестерова Л. П. 1955. Биологическое обоснование мер борьбы с вредителями люцерны в условиях Омской области. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Алма-Ата: Казахский НИИ защиты растений, 11 с.

Ниязов О. Д., Мярцева Е. А., Заводчикова В. В. 1992. Интегрированная система защиты люцерны от вредителей в Туркменистане. Ашхабад: Ылым, 102 с.

Петруха О. И. 1969. Клубеньковые долгоносики рода *Sitona* Germ. фауны СССР, вредящие бобовым культурам. Л.: Наука, 255 с.

Пономаренко Д. А. 1949. Борьба с вредителями семенной люцерны. М.: Сельхозгиз, 216 с.

Попова В. 1964. Проучване върху динамиката на редовно срещащите се насекоми по люцерната. В кн.: Растениведни науки. София, с. 153–157.

Пучков В. Г. 1966. Главнейшие клопы-слепняки – вредители сельскохозяйственных культур. Киев: Наукова думка, 172 с.

Рудская Н. А. 2016 . Формирование вредной энтомофауны агроценоза люцерны посевной в Правобережной Лесостепи Украины. Земледелие и защита растений **6** (109): 24–28.

Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2009. Сезонное развитие и экология антокорид (Heteroptera, Anthocoridae). Энтомологическое обозрение **88** (2): 257–291

Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2014. Сезонное развитие полушаровидных щитников (Heteroptera: Pentatomoidea: Plataspidae). Лесной вестник **6**: 193–201.

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

Тураев А. С., Кайгородцев П. И. 1969. Энтомологические факторы в семеноводстве люцерны. Труды Свердловского сельскохозяйственного института **15**: 201–217.

Федоренко В. П., Яковлев И. В. 2015. Видовой состав фитофагов люцернового агроценоза в правобережной лесостепи Украины. В кн.: Защита растений. Сборник научных трудов Института защиты растений Беларуси, вып. 39, с. 247–255.

Харин С. А. (ред.). 1984. Справочник по борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур. Алма-Ата: Кайнар, 339 с.

Челнокова Т. А. 1977. Биология хищного клопа *Orius niger* (Wolff) семейства Anthocoridae (Hemiptera-Heteroptera) в Среднем Поволжье. Научные труды Куйбышевского государственного педагогического института **199**: 81–87.

Шелихов А. Г. 1979. Вредители семенной люцерны в южной степи УССР и меры борьбы с ними. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Харьков: Харьковский сельскохозяйственный институт, 15 с.

Яцкая Г. А. 1974. Вредители семенной люцерны и мероприятия, ограничивающие их численность и вредоносность в условиях Курганской области. В кн.: Вопросы энтомологии Сибири. Новосибирск: Наука, с. 132–133.

Abraham R. 2012. First investigation of species composition of Thysanoptera inhabiting alfalfa based on their second stage larvae. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica **47** (1): 81–86. doi: 10.1556/APhyt.47.2012.1.10

Alonso-Zarazaga M. A., Barrios H., Borovec R., Bouchard P., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlaváč P., Korotyaev B., Lyal C. H. C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trýzna M., Velázquez de Castro A. J., Yunakov N. N. 2017. Cooperative catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. *Monografías electrónicas SEA* 8: 1–729.

Ban G., Fetyko K., Tóth F. 2010. Predatory arthropod assemblages of alfalfa and stinging nettle as potential biological control agents of greenhouse pests. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica **45** (1): 159–172. doi: 10.1556/APhyt.45.2010.1.14

CABI. 2020a. Invasive Species Compendium. *Aphis craccivora* (groundnut aphid). https://www.cabi.org/isc/datasheet/6192

CABI. 2020b. Invasive Species Compendium. *Bruchophagus roddi* (alfalfa seed chalcid). https://www.cabi.org/isc/datasheet/10083

CABI. 2020c. Invasive Species Compendium. *Hypera postica* (lucerne weevil). https://www.cabi.org/isc/datasheet/28335

Capinera J. L. 2008. Pea aphid, *Acyrthosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera: Aphididae). In: J. L. Capinera (ed.). Encyclopedia of Entomology. Dordrecht: Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_2813

Day W. H. 1981. Biological control of the alfalfa weevil in the north-eastern United States. In: G. C. Papavizas (ed.). Biological Control in Crop Production. Beltsville Symposium in Agricultural Research Number 5. Totowa, NJ: Allanheld, Osmun & Co., Publishers, Inc., p. 361–374.

Frate M., Frate. C. 2000. Alfalfa pests (Insects, Diseases, and Nematodes). https://alfalfa.ucdavis.edu/+symposium/proceedings/2000/00-085.pdf

Greathead D. J., Greathead A. H. 2020. Biological control of insect pests by insect parasitoids and predators: the BIOCAT database. Biocontrol News and Information **13** (4): 61N–68N. https://www.cabi.org/isc/abstract/19921166435

Grigorov St. 1976. Lucernov semeyad *Bruchophagus roddi* Guss. In: Special Entomology, 2nd Edition. Sofia, Bulgaria: Zemizdat, p. 173–174.

Kogan M., Gerling D., Maddox J. V. 1999. Enhancement of biological control in transient agricultural environments. In: T. S. Bellows, T. W. Fisher (eds). Handbook of Biological Control: Principles and Applications. San Diego; New York: Academic Press, p. 789–818. doi: 10.1016/B978-012257305-7/50077-1

Kral'ovic J. 1971. The ecology of the lucerne seed chalcid *Bruchophagus roddi* Guss. (Hymenoptera, Eurytomidae). Biologicke Prace **17** (3): 2–75.

Macfarlane R. P., Pottinger R. P. 1976. Insects affecting lucerne seed production. New Zealand Plant Protection. (Proceedings of the NZ Weed and Pest Control Conference **29**) Special issue: 19–22. https://nzpps.org/journal/29/nzpp_290190.pdf

Nikolova I. 2019. Important insect pests in *Medicago sativa* L. in Bulgaria. Asian Journal of Research and Review in Agriculture **1** (1): 8–24. doi: 10.1515/ijafr

Nikolova I., Georgieva N. 2017. Efficacy of organic products against insect pests in alfalfa grown for seeds. Journal of BioScience and Biotechnology **6** (2): 91–98.

Nielson M. W. 1976. Diapause in the alfalfa seed chalcid, *Bruchophagus roddi* (Gussakovsky) in relation to natural photoperiod. Environmental Entomology **5** (1):123–127. doi: 10.1093/ee/5.1.123

Pitkin B. R. 1972. A revision of the flower-living genus *Odontothrips* Amyot & Serville (Thysanoptera: Thripidae). Bulletin of the British Museum (Natural History) **26**: 371–402.

Pustai P. M., Oltean I., Florian T., Bodis I. 2015. Monitoring of the crops pests of forage legumes in the Area Raciu, Mureş. Bulletin of the University of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine, series Agriculture **72** (1): 202–208.

Romankow W. 1963. Szkodliwa entomofauna lucerny w Polsce. Prace Naukowe Instytutu Ochrony roslin **5** (2): 89–207.

Shoemaker C. A., Onstad D. W. 1983. Optimization analysis of the integration of biological, cultural and chemical control of alfalfa weevil (Coleoptera: Curculionidae). Environmental Entomology **12** (2): 286–295. doi: 10.1093/ee/12.2.286

Sim K., Meers S. 2017. Alfalfa Insect Survey (2014F)62R. Comprehensive report on Alberta alfalfa survey 2014–2016. Alberta Agriculture and Forestry, Pest Surveillance Section Crop Diversification Centre South, 52 p. https://www1.agric.gov.ab.ca/$Department/deptdocs.nsf/all/prm13779/$FILE/alfalfa_final_report.pdf

Thoenes S. C., Moffett J. O. 1987. Emergence of alfalfa seed chalcid, *Bruchophagus roddi* (Hymenoptera: Eurytomidae), from overwintered seeds in Oklahoma. Environmental Entomology **16** (3): 774–778.

Trdan S., Andjus L., Raspudić E., Kač M. 2005. Distribution of *Aeolothrips intermedius* Bagnall (Thysanoptera: Aeolothripidae) and its potential prey Thysanoptera species on different cultivated host plants. Journal of Pest Science **78**: 217–226. doi: 10.1007/s10340-005-0096-3

Wilson C., Stewart J., Vail D. 1979. Full season impact of the alfalfa weevil, meadow spittlebug, and potato leafhopper in an alfalfa field. Journal of Economic Entomology **72** (6): 830–834. https://doi.org/10.1093/jee/72.6.830

DYNAMICS OF THE COMPOSITION AND DENSITY OF INSECT COMPLEXES ON ABOVEGROUND ORGANS OF ALFALFA IN THE FOREST-STEPPE OF SAMARA PROVINCE

V. G. Kaplin, I. A. Volodina, A. A. Kuryanovich, V. G. Vasin

Key words: *Medicago sativa* subsp. *varia*, gnawing and suctorial phytophages, predators, parasites, method of sowing, mowing of green mass, the structure of arthropod complexes.

SUMMARY

The research is aimed at the analysis of the effect of age of alfalfa, method of sowing, phenological stages of development and mowing of green mass on the dynamics of the composition and abundance of insects and spiders in the aboveground plant organs in the field crop rotation without using of irrigation, plant protection means and fertilizers. More than 50 main species and groups of inhabitants of alfalfa crops have been identified. Among them, gnawing phytophages dominated: alfalfa weevil (*Hypera postica*), alfalfa seed chalcid (*Bruchophagus roddi*), pea and bean weevils *Sitona lineatus* and S. *inops*; sucking phytophages: flower thrips *Odontothrips* sp., gorse shield bug (*Piezodorus lituratus*), lucerne bug (*Adelphocoris lineolatus*), plant bug (*Lygus pratensis*), cowpea aphid (*Aphis craccivora*), pea aphid (*Acyrthosipnon pisum*); predators: spiders, predatory bug *Orius niger*, predatory thrips *Aeolothrips* sp. and variegated ladybug *Hippodamia variegata*. The maximum differences in the dynamics of the composition and density of dominant groups were observed in the first-year crops. In field crop rotations without the use of insecticides, the combination of seed plots in alfalfa crops without mowing and with periodic mowing of the green mass during the budding and flowering phases of the crop contributes to obtaining plots with continuous flowering of plants throughout the summer. This creates conditions for the formation and maintenance of insect complexes with high biodiversity, attracting predators, insect pollinators, additional nutrition of parasitic Hymenoptera, reducing the number and harmfulness of phytophages as a result of increased intensity of competitive relations between, and the impact of entomophages on them.

УДК 595.754

ЭКОЛОГИЯ ЩАВЕЛЕВОГО КЛОПА *COREUS MARGINATUS ORIENTALIS* (KIR.) (HETEROPTERA, COREIDAE), ХОЗЯИНА ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ДВУКРЫЛЫХ (DIPTERA, TACHINIDAE), НА ЮГЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

© 2020 г. Т. О. Маркова, [1*] Е. В. Канюкова, [2] М. В. Маслов [1***]**

[1] Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
пр. 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022 Россия
[*]e-mail: martania@mail.ru, [***]nippon_mvm@mail.ru
[2] Дальневосточный федеральный университет, Зоологический музей
Океанский пр., 37, Владивосток, 690091 Россия
[**]e-mail: evkany@mail.ru

Поступила 18.05.2020 г.
После доработки 16.08.2020 г.
Принята к публикации 16.08.2020 г.

Приводятся данные о местах обитания, фенологии, цикле развития и пищевых связях дальневосточного подвида щавелевого клопа – *Coreus marginatus orientalis* (Kiritshenko, 1916) (Heteroptera, Coreidae) на юге Приморского края. Выявлены новые для *C. m. orientalis* кормовые растения. В лаборатории из клопов выведены паразитические двукрылые сем. Tachinidae. Впервые приведены сведения о паразитировании на клопе *C. m. orientalis* тахин подсем. Phasiinae, относящихся к пяти видам родов *Clytiomya*, *Ectophasia*, *Elomya* и *Phasia*, для трех видов *Coreus marginatus* впервые указан как хозяин.

Ключевые слова: клопы, *Coreus marginatus orientalis*, кормовые растения, фенология, паразитические двукрылые, Приморский край, Heteroptera, Coreidae, Diptera, Tachinidae, Phasiinae.

DOI: 10.31857/S0367144520030053

Род *Coreus* Fabricius, 1794 в фауне России представлен одним, распространенным всюду, кроме крайнего севера, видом *Coreus marginatus* (Linnaeus, 1758), имеющим несколько русских названий: краевик, или ромбовик окаймленный; щавелевый, или ревеневый клоп. На большей части Палеарктики обитает номинативный подвид *C. marginatus marginatus.* В монографической сводке А. Н. Кириченко (1916), посвященной видам сем. *Coreidae* Leach, 1815 фауны России, в роде *Mesocerus* Reuter, 1888 (позже сведенном в синонимы к *Coreus*) были описаны две «новые расы» из Восточной Азии: *Coreus marginatus orientalis* (Kiritshenko, 1916) из долины Амура и *C. omoxys* Kiritshenko, 1916 из Южной Кореи. *Coreus m. orientalis* отличается от номинативного подвида острыми, выдающимися за основания надкрылий, боковыми углами переднеспинки и прямыми боковыми краями позади них. *Coreus omoxys* позже сведен в синонимы к *C. m. orientalis* (Josifov, Kerzhner, 1978).

Образ жизни, личиночное развитие и кормовые растения *C. m. marginatus* подробно описаны (Пучков, Пучкова, 1956; Пучков, 1962; Асанова, Искаков, 1977, и др.). Для *C. m. orientalis* такие сведения отсутствуют, известен лишь его ареал, который, по А. Н. Кириченко (1916), простирается от Сретенска в Забайкалье по долине Амура на восток до о. Сахалин и Японии, на юге охватывает Приморский край, Северный и Юго-Восточный Китай и п-ов Корея. На юге Дальнего Востока России вид известен из Амурской обл., с юга Хабаровского края, на о. Сахалин проникает до северных районов – окр. г. Александров-Сахалинский (Канюкова, Кержнер, 1981).

Дальневосточный подвид щавелевого клопа входит в круг хозяев паразитических мух-тахин, и первым автором при изучении биологии этих мух проведены исследования фенологии, цикла развития и кормовых растений клопа.

В тексте приняты сокращения m – среднее значение и n – число экземпляров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились с мая по октябрь 1997–2019 гг. на полевых стационарах и в маршрутных поездках по Приморскому краю с целью изучения экологических связей наземных полужесткокрылых – хозяев мух-тахин (Diptera, Tachinidae). Обследовались лесные и различные варианты открытых естественных и окультуренных ценозов. Проводился сбор полужесткокрылых – потенциальных хозяев тахин – с последующим содержанием личинок и имаго в стационарных и переносных садках для выведения из них паразитических двукрылых и наблюдений за трофическими предпочтениями клопов (Маркова и др., 2018). Подробно методики сбора и содержания полужесткокрылых для определения степени зараженности и выведения имаго Phasiinae описаны ранее (Маркова и др., 2017). Учитывая недостаточность сведений о питании *Coreus m. orientalis*, в большинстве случаев изучавшихся особей в садках кормили срезанными побегами, соцветиями и соплодиями тех растений, с которых они были собраны. Длительность наблюдений зависела от времени заражения и составляла от одного дня до 3–4 недель. В естественных условиях отдельные растения осматривали для оценки их заселенности насекомыми, которых собирали вручную.

Нахождение клопов на растении недостаточно для того, чтобы считать это растение кормовым без дополнительного изучения. В естественных условиях нами проводились наблюдения за сосанием насекомыми сока, выявлялись следы повреждения, увядания и усыхания фрагментов растений, расположенных выше места сосания. Отмечались употребляемые (выбранные) клопом части растения. Проводилась также фотосъемка насекомых.

Фенологические наблюдения за развитием личиночной стадии *C. m. orientalis* проводились на растениях в природных и лабораторных условиях – в стационарных и переносных садках (Маркова и др., 2018). Номенклатура видов сем. Tachinidae принята по работе Гертинга (Herting, 1984).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Coreus marginatus orientalis (Kiritshenko, 1916)

М а т е р и а л. **Россия.** *Приморский край*. Ольгинский р-н: окр. с. Михайловка, 20–22.VII.1997, 4 экз.; 20.VIII.1998, 4 экз.; 17.VII.2000, 3 экз. (Т. О. Маркова). Чугуевский р-н: окр. с. Новомихайловка, берег р. Уссури, 21.VII.2007, 2 экз. (З. И. Лимачко). Октябрьский р-н: с. Заречное, приусадебный участок, 05.VI–20.VIII.2018, 13 экз. (А. С. Сахнов, Т. О. Маркова). Уссурийский городской округ: Уссурийск, озелененный участок, 20.VI–10.VII.2018, 10 экз. (Т. О. Маркова); окр. с. Каменушка, картофельное поле и его окраина, 18.VIII.2006, 15 экз.; 07.VII.2008, 10 экз.; 16.VI.2015, 15 экз.; 22.VII–13.VIII.2015, 21 экз.; 06.VIII.2016, 10 экз.; 19.VII.2019, 2 личинки II возраста; 19.VII–13.VIII.2019, 25 имаго, 9 личинок IV возраста, 10 личинок III возраста, 8 личинок II воз-

раста; вейниково-осоково-разнотравный луг в долине р. Комаровка, 02.VIII.2002, 1 экз.; 05.VII.2006, 1 экз.; 13.VII–10.VIII.2006, 55 экз.; 19 и 24–25.VIII.2015, 13 имаго, 2 личинки V возраста; пойменный лес – тополевник, ильмовник, экотон, 17.VIII.2019, 3 экз. (Т. О. Маркова, М. В. Маслов); с. Кайгановка, приусадебный участок, 22 и 30.VII.2002, 8 экз.; 05.VIII.2003, 2 экз.; 21.VIII.2004, 4 экз.; 02–21.VII.2005, 30 экз.; 24.VI.2006, 5 экз.; 05–07.VII.2006, 30 экз.; 14–25.VII.2006, 31 экз.; 02–26.VI и 02–03.VII.2015, 26 имаго, 2 личинки V возраста; 25.VII.2016, 1 экз.; 28–31.VII.2017, 6 экз.; 08.VII.2018, 1 имаго, 1 личинка IV возраста, 1 личинка III возраста; 10.VIII.2018, 1 имаго, 1 личинка V возраста, 2 личинки IV возраста, 1 личинка III возраста, 1 личинка II возраста; 19.VI.2019, 2 экз.; 29.VIII.2019, 1 личинка V возраста (Т. О. Маркова, М. В. Маслов); Уссурийский заповедник, Комаровское лесничество, лесная дорога и поляна, 16.VIII.2004, 1 экз.; 17–22.VII.2005, 3 экз.; 25.VII.2007, 5 экз.; 17.VII.2017, 1 экз.; кедрово-широколиственный лес, надпойменная терраса: окраина леса и обочина лесной дороги, 18.VIII.2018, 3 имаго, 1 личинка V возраста (Т. О. Маркова, М. В. Маслов); лесопитомник, мезофитный луг, 22.VIII.2010, 1 личинка V возраста (фото В. Г. Безбородова). Ханкайский р-н: с. Первомайское, приусадебный участок, 05–24.VII.2017, 2 экз. (А. В. Ховрина). Шкотовский р-н: Уссурийский заповедник, Суворовское лесничество, лесная поляна, 19.VI.1998, 2 экз.; 20–22.VII.2002, 2 экз.; 20.VII.2007, 5 экз. (Т. О. Маркова).

К о р м о в ы е р а с т е н и я. Сборы клопов проводили на следующих растениях **(**звездочкой (*) отмечены впервые установленные для восточного подвида кормовые растения**):** щавель кислый – *Rumex acetosa* L.; щавель воробьиный, щавелек – *R. acetosella* L.; щавель конский – *R. confertus* Willd.; щавель курчавый – *R. crispis* L.; ревень алтайский – *Rheum altaicum* Losinsk.; ревень волнистый – *Rh. undulatum* L.; *горец развесистый – *Persicaria lapathifolia* (L.) S. F. Gray (Polygonaceae); *лабазник дланевидный – *Filipendula palmata* (Pall.) Maxim.; *репешок мелкобороздчатый – *Agrimonia striata* Michx.; *малина обыкновенная – *Rubus idaeus* L.; *ежевика сизая – *R. caesius* L.; *кровохлебка аптечная – *Sanguisorba officinalis* L. (Rosaceae); *амброзия полыннолистная – *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae); *смородина красная – *Ribes rubrum* L. (Grossulariaceae).

М е с т о о б и т а н и я. На юге Приморского края клоп предпочитает открытые биоценозы: мезофитные луга, приусадебные территории, агроценозы, озелененные участки в населенных пунктах; в лесных стациях встречается в экотонных участках пойменных лесов, на лесных полянах, по обочинам дорог. В ксерофитных (по обочинам грунтовых дорог) и гигрофитных биотопах (увлажненных участках на берегах рек) редок, встречается на крупных растениях щавеля.

А. Н. Кириченко (1964) отметил тяготение *C. marginatus* в Таджикистане к увлажненным микростациям и почти полное его отсутствие в сухих ландшафтах. В. Г. Пучков (1962) также писал, что клопы чаще встречаются в мезофитных ассоциациях, хотя личинки и имаго указаны также и для ксерофитных, и для гигрофитных биотопов.

Ж и з н е н н ы й ц и к л. Имаго *C. m. orientalis* отмечены с конца 1-й декады мая в лесных стациях, где, вероятно, проводят зиму. С начала июня они встречаются в открытых биотопах, и здесь начинаются спаривание и яйцекладка, которые наблюдались нами до начала августа.

Личинки I возраста появляются с начала 2-й декады июня, II возраста – с конца 2-й и начала 3-й декады июня, III возраста – с конца июня и начала 1-й декады июля, IV – с начала 1-й декады июля, V возраста – с начала 2-й декады июля. Имаго нового поколения появляются с конца июля – начала 1-й декады августа (табл. 1). Последние имаго отмечались до середины октября.

По наблюдениям В. Г. Пучкова (1962), западный подвид щавелевого клопа в черноземной зоне европейской части России и Украины откладывает яйца на любые растения, а также на сухие фрагменты растений и почву. На юге Дальнего Востока России яйцекладки клопа в естественных условиях отмечены нами только на основных кормовых растениях и на почве под растением, а также на металлических основах садков. Эмбриональный период длится в среднем 11 дней. Личиночное развитие протекает в среднем по следующей схеме: I возраст – 6 дней, II – 10–11 дней, III – 5 дней, IV – 6 дней, V – 13–16 дней (m = 15 дней). Развитие личинок завершается за 40–45 дней.

На примере наблюдения за процессом линьки личинки клопа III возраста нами отмечено, что в природе он длится 7–8 мин, в том числе высвобождение из экзувия – 2 мин. Перемещение перелинявшей личинки IV возраста от экзувия по растению занимает 1–2 мин, потемнение покровов – 60–80 мин. Отмечено, что перед началом линьки личинка располагается на освещенной верхней стороне листа растения, к началу линьки она переползает на нижнюю сторону листа и остается там до полного высвобождения из экзувия. Неокрепшая личинка сначала повисает вниз головой, затем удаляется от места линьки, после чего снова оказывается на освещенной верхней стороне листа (рис. 1).

В целом фенология восточного подвида несколько отстает по срокам от номинативного подвида, который в лесостепи Украины (Пучков, 1962) выходит с зимовки в апреле, спаривается с конца апреля, начинает яйцекладку уже с 3-й декады мая; имаго его в массе появляются с середины июля, а на зимовку подвид уходит со 2-й половины сентября – начала октября.

П о в е д е н и е. В период копуляции и яйцекладки имаго *C. m. orientalis* образуют скопления из 10 и большего числа особей на излюбленных кормовых растениях из сем. Polygonaceae – ревене и щавеле со стадии восковой и до полной зрелости семян. Личинки I и II возрастов после выхода из яйца остаются на этом же растении, с III возраста расселяются по дополнительным кормовым растениям из других се-

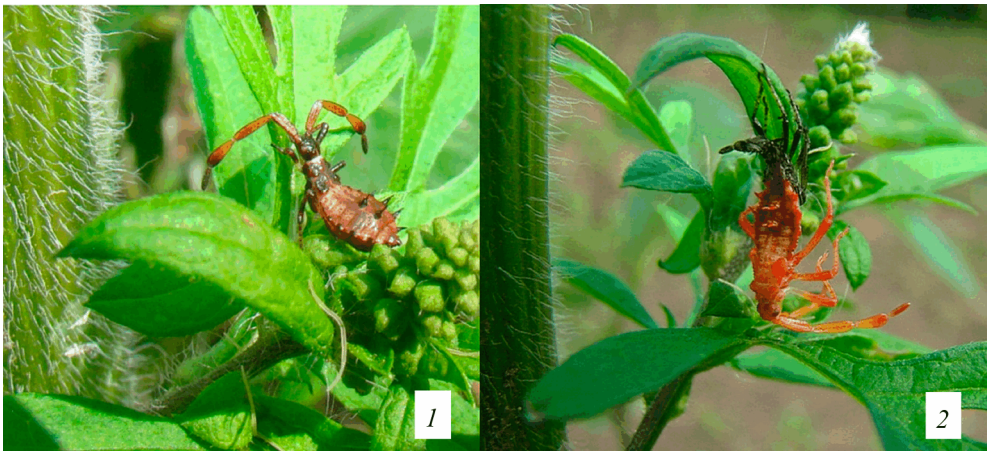

Рис. 1. Линька личинки *C. m. orientalis*.

1 – готовая к линьке личинка III стадии, *2* – высвобождение личинки IV стадии от экзувия.

Таблица 1. Фенология *Coreus marginatus orientalis* (Kiritshenko) по декадам в естественных условиях и стационарных садках на территории Приморского края (1997–2019 гг.)

Стадия	Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь			Октябрь		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Имаго	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–
Копуляция	–	–	–	+	+	+	+	+	+				–	–	–	–	–	–
Яйцо	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+			–	–	–	–	–	–
Личинка																		
I возраст	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+		–	–	–	–	–	–
II возраст	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–
III возраст	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–	–	–	–
IV возраст	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–	–	–
V возраст	–	–	–	–	–	–		+	+	+	+	+	+	+	+	–	–	–
Имаго	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–

мейств, на которых численность клопов на имагинальной и личиночной стадиях не превышает 1–3 особей. С 2014 г. нами наблюдались скопления по 5–7 особей *C. m. orientalis* на кусте малины обыкновенной, где они предпочитали верхушечные части побегов с ягодами со стадии завязывания до полного созревания.

П и т а н и е. К питанию личинки приступают со 2-го дня после вылупления из яйца. В садках они усаживаются на листовые пластинки кормового растения. Наши специальные наблюдения за питанием личинок I возраста показали, что посаженные в садок без кормового растения личинки погибают на 2–4-й день, несмотря на помещенный рядом увлажненный ватный тампон.

Западный подвид В. Г. Пучков относил к многоядным вредителям (Пучков, 1962, 1972), что отмечено и в Казахстане (Асанова, Искаков, 1977). Для восточного подвида *C. m. orientalis* Г. П. Черновой в качестве кормовых были отмечены только растения сем. Polygonaceae (*Rumex* sp.) без указания видов (Чернова, 1988). Нами клоп найден на растениях семейств Polygonaceae, Rosaceae и Grossulariaceae из родов *Rumex* L., *Rheum* L., *Rubus* L. и *Ribes* L. на видах, известных в качестве кормовых растений и для западного *подвида*: *Rumex acetosa*, *R. acetosella*, *R. confertus*, *R. crispis*, *Rubus idaeus*, *R. caesius* (Пучков, 1962, 1972).

Впервые установлено питание *C. m. orientalis* на *Ribes rubrum*, *Filipendula palmata*, *Agrimonia striata*, *Sanguisorba officinalis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Persicaria lapathifolia* (рис. 2). Питание *C. m. orientalis* на опасном карантинном сорняке *Ambrosia artemisiifolia* L. подтверждено в садке.

Большинство выявленных нами кормовых растений *C. m. orientalis* имеет широкие ареалы и встречается также в европейской части России и в Сибири. *Coreus m. orientalis* не найден на овощных и масличных культурах (свекла, картофель, подсолнечник и др.), на которых питается номинативный подвид (Пучков, 1972; Асанова, Искаков, 1977).

Паразитоиды-тахины

Сведений о выведении из *C. m. orientalis* паразитических двукрылых в Японии нет (Nishiyama at al., 1995; Shima, 2006). На номинативном подвиде *C. m. marginatus* в Западной Европе и европейской части России паразитируют *Elomya lateralis*, *Phasia aurigera* (Egger, 1860) и *Ectophasia crassipennis* (Коровина, 1959; Викторов, Кожарина, 1961; Herting, 1971).

Из собранных в природе 376 имаго *C. m. orientalis* выведено 11 экз. тахин подсем. Phasiinae, относящихся к 5 видам родов *Clytiomya* Rondani, 1861, *Ectophasia* Townsend, 1912, *Elomya* Robineau-Desvoidy, 1830, *Phasia* Latreille, 1804.

Clytiomya continua (Panzer, 1798).

М а т е р и а л. С. Кайгановка, приусадебный участок, 1 ♂, 1 ♀ (Т. О. Маркова).

Б и о л о г и я. Клопы *C. m. orientalis* собраны 28 и 31.VII.2017, выход личинок и образование пупариев мухи отмечены 30.VII и 05.VIII.2017, вылет имаго происходил 10 и 15.VIII.2017. Время личиночного развития составило 10–11 дней.

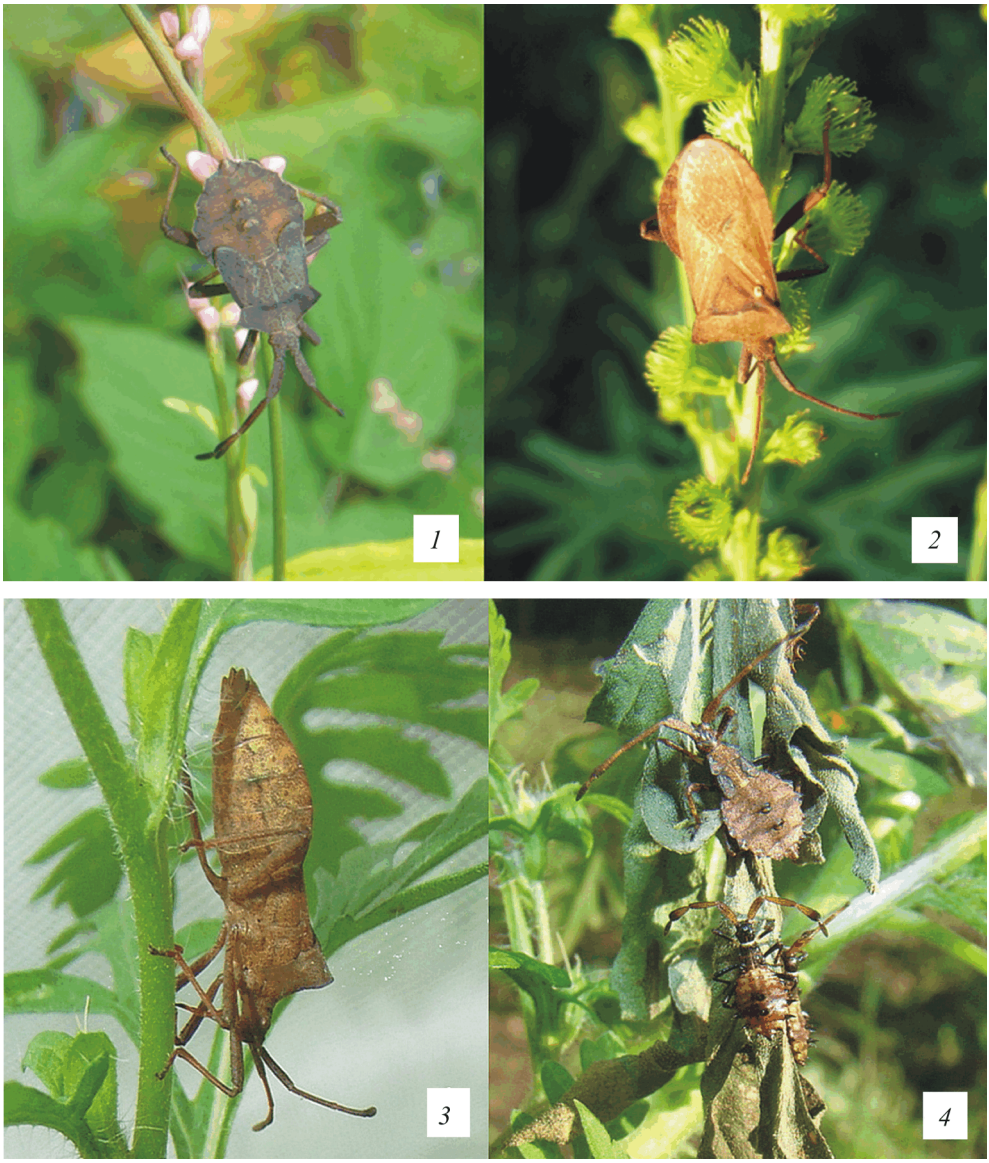

Рис. 2. Питание *C. m. orientalis* на различных растениях.

1 – личинка V стадии на *Persicaria lapathifolia*, *2* – имаго с отложенным на щитке яйцом Phasiinae на *Agrimonia striata*, *3* – имаго на стебле *Ambrosia artemisiifolia* в стационарном садке, *4* – личинки III и IV стадии в естественных условиях на *A. artemisiifolia*.

Хозяева. В Приморском крае ранее был выведен из клопов трех семейств: Coreidae – *C. marginatus orientalis*, Scutelleridae – *Eurygaster testudinaria* Geoffr., и Pentatomidae – *Eurydema gebleri* Kol., *Eu. dominulus* Scop., *Graphosoma rubrolineatum* Westw., *Homalogonia confusa* Kerzh., *Dolycoris baccarum* L. (Markova, 1999; Маркова, 2000). Продолжительность личиночного развития составляет от 6 до 11 дней (m = 8.3 дня; n = 12).

В Западной Европе, европейской части России и в Западной Сибири известен как паразит 5 других видов клопов из сем. Pentatomidae и одного вида из сем. Cydnidae (Dupuis, 1949; Каменкова, 1957; Herting, 1960; Викторов, Кожарина, 1961; Herting, 1971; Коломиец, 1976). Среди указанных ранее для *Clytiomya continua* хозяев нет видов, из которых он выведен нами на Дальнем Востоке.

Распространение. Россия: север европейской части, Сибирь, юг Дальнего Востока (Амурская обл., Приморский край). – Западная Европа, Казахстан, Средняя Азия, Монголия.

Ectophasia crassipennis (Fabricius, 1794).

Материал. Уссурийский заповедник, Суворовское лесничество, лесная поляна, 2 ♀; Комаровское лесничество, обочина лесной дороги, 1 ♀ (Т. О. Маркова).

Биология. Клопы *C. m. orientalis* собраны 20.VII.2007, выход личинок мухи и образование пупариев отмечены 22–23.VII.2007, вылет имаго – 02 и 05.VIII.2007. Продолжительность личиночного развития составила 11–13 дней. Еще одна особь клопа собрана 18.VIII.2018, выход личинки мухи и образование пупария отмечены 23.VIII.2018, вылет имаго – 03.IX.2018. Продолжительность личиночного развития составила 11 дней.

Хозяева. В Приморском крае был выведен из клопов двух семейств: Coreidae (*Coreus marginatus orientalis*) и Pentatomidae (*Graphosoma rubrolineatum*) (Markova, 1999; Маркова, 2000). Продолжительность личиночного развития – от 7 до 12 дней (m = 10 дней; n = 9).

В Западной Европе, европейской части России и Западной Сибири известен как паразит 20 видов клопов из сем. Pentatomidae, 4 видов из сем. Scutelleridae, по два вида из сем. Cydnidae и Coreidae, и по одному виду из семейств Acanthosomatidae, Lygaeidae и Reduviidae (Dupuis, 1949; Каменкова, 1957; Herting, 1960; Викторов, Кожарина, 1961; Herting, 1971; Tschorsnig, Herting, 1994). Только один из этих видов – *Eurygaster testudinaria* (Scutelleridae) – входит в число хозяев на Дальнем Востоке России. Приведены данные о паразитировании *E. crassipennis* и в *Coreus marginatus* (Коровина, 1959; Викторов, Кожарина, 1961; Herting, 1971).

В Японии *E. crassipennis* известен как паразит общих с фауной Дальнего Востока России 5 видов сем. Pentatomidae: *Carpocoris purpureipennis* De Geer, *Dolycoris baccarum*, *Eurydema rugosa* Motsch., *Menida disjecta* Put., *Palomena angulosa* Motsch., одного вида из сем. Reduviidae – *Rhynocoris leucospilus* (Stål) – и одного вида из сем. Acanthosomatidae – *Acanthosoma* sp. (Nishiyama et al., 1995; Shima, 2006).

Распространение. Россия: центр европейской части, Восточная Сибирь, юг Дальнего Востока (Амурская обл., Хабаровский и Приморский края). – Западная Европа, Закавказье, Япония (о. Хоккайдо).

Ectophasia rotundiventris (Loew, 1858).

Материал. Окр. с. Каменушка, обочина картофельного поля, 1 ♂ (Т. О. Маркова).

Биология. Клоп *C. m. orientalis* собран 06.VIII.2016, выход личинки мухи и образование пупария отмечены 08.VIII.2016, вылет имаго – 19.VIII.2016. Продолжительность личиночного развития составила 11 дней.

Хозяева. В Приморском крае ранее был выведен из клопов сем. Pentatomidae: *Palomena viridissima* Poda, *Eurydema gebleri*, *Graphosoma rubrolineatum* (Markova, 1999), а также *Menida violacea* Motsch. (Маркова и др., 2020). Продолжительность личиночного развития составляла от 7 до 12 дней (m = 10 дней; n = 7).

В Японии известен как паразит 10 общих с фауной Дальнего Востока России видов сем. Pentatomidae: *Carbula abbreviata* (Motsch.) = *C. humerigera* Uhl., *Dolycoris baccarum*, *Eurydema rugosa*, *Eysarcoris lewisi* Dist., *Lelia decempunctata* Motsch., *Menida disjecta* (как *M. scotti*), *M. musiva*, *P. angulosa*, *Pentatoma japonica* (Dist.), *Plautia stali* Scott, двух ориентальных видов этого семейства – *Glaucias subpunctatus* Walker и *Gonopsis affinis* (Uhler), а также трех видов сем. Acanthosomatidae: *Acanthosoma denticaudum* Jak., *A. haemorrhoidalis angulatum* Jak. и *A. labiduloides* Jak. (Nishiyama et al., 1995; Shima, 2006). Представитель сем. Coreidae впервые указан как хозяин для этого вида.

Распространение. Россия: Восточная Сибирь (Якутия), юг Дальнего Востока (Амурская обл., Хабаровский и Приморский края, Курильские о-ва). – Северо-Восточный Китай, Япония.

Elomya lateralis (Meigen, 1824).

Материал. Окр. с. Новомихайловка, берег р. Уссури, 1 ♂ (З. И. Лимачко, Т. О. Маркова); Уссурийский заповедник, Комаровское лесничество, лесная поляна, 1 ♀ (Т. О. Маркова).

Биология. Клоп *C. m. orientalis* собран 21.VII.2007, выход личинки мухи и образование пупария отмечены 25.VII.2007, вылет имаго – 05.VIII.2007. Другая особь клопа собрана 25.VII.2007, выход личинки мухи и образование пупария отмечены 27.VII.2007, вылет имаго – 06.VIII.2007. Продолжительность личиночного развития составляла 10–11 дней.

Хозяева. В Приморском крае ранее был выведен из клопов сем. Pentatomidae – *Aelia fieberi* Scott, *Dolycoris baccarum* – и Scutelleridae – *Eurygaster testudinaria* (Шаблиовский, Луговицына, 1975; Коломиец, 1976; Markova, 1999; Маркова, 2000), а также из *Graphosoma rubrolineatum*, *Carpocoris purpureipennis*, *Eurydema gebleri*, *Palomena angulosa* (Pentatomidae), *Lygaeus equestris* L. (Lygaeidae), *Acanthosoma haemorrhoidale* (Acanthosomatidae) (Markova, 1999; Маркова, 2000). Продолжительность личиночного развития составляла от 6 до 13 дней (m = 9.4 дня; n = 11).

В Западной Европе и европейской части России известен как паразит более чем 20 видов клопов сем. Pentatomidae, 4 видов сем. Scutelleridae, 3 – сем. Lygaeidae и 1 – сем. Coreidae (Васильев, 1913; Рубцов, 1947; Dupuis, 1949; Каменкова, 1957; Herting, 1960; Викторов, Кожарина, 1961; Herting, 1971; Tschorsnig, Herting, 1994). Приведены данные о паразитировании *E. lateralis* на *C. marginatus* (Коровина, 1959; Викторов, Кожарина, 1961; Herting, 1971). Общих с европейскими видами хозяев *E. lateralis* на Дальнем Востоке России нет.

Распространение. Россия: юг европейской части, Западная и Восточная Сибирь, юг Дальнего Востока (Приморский край). – Западная Европа, Северная Африка, Закавказье, Средняя Азия, Монголия.

Phasia albopunctata (Baranov, 1935).

М а т е р и а л. Окр. с. Каменушка, долина р. Комаровка, вейниково-осоково-разнотравный луг, 1 ♀; Уссурийский заповедник, Комаровское лесничество, лесная поляна, 1 ♀; с. Кайгановка, приусадебный участок, 1 ♂ (Т. О. Маркова).

Б и о л о г и я. Сроки развития тахины в трех изученных особях были следующими.

1. Сбор имаго 17.VII.2006, выход личинки и образование пупария мухи 19.VII.2006, вылет имаго 05.VIII.2006. Продолжительность личиночного развития составила 17 дней.

2. Сбор имаго 25.VII.2007, выход личинки и образование пупария мухи 27.VII.2007, вылет имаго происходил 06.VIII.2007. Продолжительность личиночного развития – 10 дней.

3. Сбор имаго 19.VII.2006, выход личинки и образование пупария мухи 21.VII.2006, вылет имаго 31.VIII.2006. Продолжительность личиночного развития Сбор имаго 10 дней.

Х о з я е в а. В Приморском крае был выведен из клопов сем. Pentatomidae: *Palomena angulosa*, *P. viridissima* Poda, *Picromerus bidens* L., *Pentatoma semiannulata* Baran., *Dolycoris baccarum*, *Lelia decempunctata* (Markova, 1999; Маркова, 2000). Продолжительность личиночного развития составляла от 10 до 19 дней (m = 14.7 дней; n = 8).

В Сибири *Ph. albopunctata* выведен из *D. baccarum* (Коломиец, 1976). В Японии известен как паразит общего с фауной Дальнего Восток России вида *Eysarcoris lewisi* (Nishiyama at al., 1995; Shima, 2006). Представитель сем. Coreidae впервые указан как хозяин для этого вида.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Россия: Западная и Восточная Сибирь, юг Дальнего Востока (Амурская обл., Приморский край). – Япония (о. Хоккайдо).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые приведены сведения о паразитировании в клопе *C. m. orientalis* тахин подсем. Phasiinae, относящихся к пяти видам родов *Clytiomya* (*C. continua*), *Ectophasia* (*E. crassipennis*, *E. rotundiventris*), *Elomya* (*E. lateralis*) и *Phasia* (*Ph. albopunctata*). Для трех видов тахин – *Ectophasia rotundiventris*, *Elomya lateralis* и *Phasia albopunctata* – *C. marginatus* впервые указан как хозяин.

Фенология *C. m. orientalis* на юге Приморского края несколько запаздывает в сравнении с номинативным подвидом на Украине, на зимовку в Приморье он уходит позже. Выявлены новые для *C. m. orientalis* кормовые растения: *Rubus idaeus*, *R. caesius*, *Ribes rubrum*, *Filipendula palmata*, *Agrimonia striata*, *Sanguisorba officinalis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Persicaria lapathifolia.*

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Н. Н. Винокурову (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия) за ценные советы и замечания при подготовке статьи, а также В. Г. Безбородову (Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, г. Благовещенск) за предоставленный фотоматериал, Л. А. Фединой (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток) за по-

мощь в определении гербарного материала и студентам ДВФУ З. И. Лимачко, А. С. Сахнову и А. В. Ховриной за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Асанова Р. Б., Искаков Б. В. 1977. Вредные и полезные полужесткокрылые (Heteroptera) Казахстана: Определитель. Алма-Ата: Кайнар, 203 с.

Васильев И. В. 1913. Вредная черепашка и новые методы борьбы с ней при помощи паразитов из мира насекомых. Труды Бюро по энтомологии **4** (11): 1–31.

Викторов Г. А., Кожарина Н. К. 1961. Пищевые связи некоторых видов фазий с вредной черепашкой и другими клопами в Краснодарском крае (Diptera, Larvaevoridae). Зоологический журнал 4**0** (1): 52–59.

Каменкова К. В. 1957. Некоторые особенности биологии вредной черепашки (*Eurygaster integriceps*) в предгорной зоне Краснодарского края. Зоологический журнал **36** (10): 1467–1474.

Канюкова Е. В., Кержнер И. М. 1982. Полужесткокрылые (Heteroptera) с северного и среднего Сахалина. Труды Зоологического института АН СССР **105**: 127–129.

Кириченко А. Н. 1916. Фауна России и сопредельных стран. Насекомые полужесткокрылые. Т. 6, вып. 2. Coreidae: Coreinae. Петроград, 395 с.

Кириченко А. Н. 1964. Полужесткокрылые (Hemiptera–Heteroptera) Таджикистана. Душанбе: Издательство АН Таджикской ССР, 258 с.

Коломиец Н. Г. 1976. Обзор двукрылых подсемейства фазий (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) фауны Сибири и Дальнего Востока. В кн.: Н. Г. Коломиец (ред.). Насекомые Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 143–164. (Труды Биолого-почвенного института, т. 43).

Коровина Н. И. 1959. О фазиях (Diptera, Tachinidae), паразитирующих в полужесткокрылых. Бюллетень Воронежского общества естествоиспытателей **11**: 119–127.

Маркова Т. О. 2000. Фазиины (Diptera, Tachinidae, Phasiinae) Южного Приморья (фауна, экология, хозяйственное значение). Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Новосибирск, 22 с.

Маркова Т. О., Канюкова Е. В., Маслов М. В. 2020. К экологии *Menida violacea* Motschulsky, 1861 (Heteroptera, Pentatomidae), хозяина паразитических двукрылых (Diptera, Tachinidae) на юге Приморского края. Энтомологическое обозрение **99** (2): 321–329. doi: 10.31857/S0367144520020082

Маркова Т. О., Маслов М. В., Репш Н. В., Боловцов Е. Н., Гуляева В. А. 2017. Методы сбора и содержания насекомых – потенциальных хозяев Тахин (Diptera, Tachinidae) в Приморском крае Дальнего Востока России. Вестник Оренбургского государственного университета **3** (203): 68–72. doi: 10.25198/1814-6457-2017-203-3-68-72

Маркова Т. О., Маслов М. В., Репш Н. В. 2018. Модификации садков для исследования насекомых. Евразиатский энтомологический журнал **17** (5): 345–348. doi: 10.15298/euroasentj.17.5.06

Пучков В. Г. 1962. Краевики. Фауна Украины. Т. 21, вып. 2. 164 с.

Пучков В. Г. 1972. Отряд Hemiptera (Heteroptera) – полужесткокрылые. В кн.: О. Л. Крыжановсвский, Е. М. Данциг (ред.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 1. Насекомые с неполным превращением. Л.: Наука, с. 222–261.

Пучков В. Г., Пучкова Л. В. 1956. Яйца и личинки настоящих полужесткокрылых – вредителей сельскохозяйственных культур. Труды Всесоюзного энтомологического общества **45**: 218–342.

Рубцов И. А. 1947. О двух паразитах вредной черепашки из семейства Phasiidae (Diptera). Энтомологическое обозрение **28** (3–4): 85–100.

Чернова Г. П. 1988. 30. Сем. Coreidae. В кн.: А. С. Лелей (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 2, Равнокрылые и полужесткокрылые. Л.: Наука, с. 904–906.

Шаблиовский В. В., Луговицына А. А. 1975. Паразиты хлебных клопов в Приморском крае. В кн.: Л. А. Ивлиев (ред.). Энтомофаги советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 75–83. (Труды Биолого-почвенного института, Новая серия, т. 27 (130).

Dupuis C. 1949. Contributions à l`etude des Phasiinae cimicophages. VII. Observations biologiques sur les parasites d' Hemipteres Hétéroptères à Richelieu (Indre-et-Loire) en 1946, 47, 48. Annals de Parasitologie Humaine et Comparée **24:** 211–242.

Herting B. 1960. Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae). Monographien zur Angewandten Entomologie **16**: 1–188.

Herting B. 1971. Arachnida to Heteroptera. In: A Catalogue of Parasites and Predators of Terrestrial Arthropods. Section A. Host or Prey/Enemy, vol. I. Farnham Royal: Commonwealth Agricultural Bureaux, p. 79–112.

Herting B. 1984. Catalogue of Palaearctic Tachinidae (Diptera). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie) **369:** 1–228.

Josifov M., Kerzhner I. M. 1978. Heteroptera aus Korea. II. Teil (Aradidae, Berytidae, Lygaeidae, Pyrrhocoridae, Rhopalidae, Alydidae, Coreidae, Urostylidae, Acanthosomatidae, Scutelleridae, Pentatomidae, Cydnidae, Plataspidae). Fragmenta faunistica **23** (9): 137–196.

Markova T. O. 1999. New host and distribution data of tachinid flies of subfamily Phasiinae (Diptera, Tachinidae) in Siberia and Russian Far East. Far Eastern Entomologist **75**: 1–8. https://www.biosoil.ru/files/00018978.pdf

Nishiyama M., Iwasa M., Hori K. 1995. Parasitism by tachinid flies (Diptera, Tachinidae) of heteropterous insects in Tokachi, Hokkaido. Japanese Journal of Entomology **63** (1): 159–165.

Shima H. 2006. A host-parasite catalog of Tachinidae (Diptera) of Japan. Makunagi (Acta Dipterologica) **2:** 1–171.

Tschorsnig H., Herting B. 1994. Die Raupenfliegen (Diptera: Tachinidae) Mitteleuropas: Bestimmungstabellen und Angaben zur Verbreitung und Ökologie der einzelnen Arten. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Ser. A. **506**: 1–170.

ECOLOGY OF THE DOCK BUG *COREUS MARGINATUS ORIENTALIS* (KIR.) (HETEROPTERA, COREIDAE), A HOST OF PARASITIC DIPTERANS (DIPTERA, TACHINIDAE), IN THE SOUTH OF PRIMORSKII TERRITORY

T. O. Markova, E. V. Kanyukova, M. V. Maslov

Key words: bugs, *Coreus marginatus orientalis*, fodder plants, phenology, parasitic dipterans, Primorskii Territory, Heteroptera, Coreidae, Diptera, Tachinidae, Phasiinae.

SUMMARY

Data on the habitats, phenology, the development cycle and host plants of the Far Eastern subspecies of the dock bug, *Coreus marginatus orientalis* (Kiritshenko, 1916) (Heteroptera, Coreidae), in the south of Primorskii Territory are presented. New fodder plants for *C. m. orientalis* were revealed. Parasitic dipterans of the family Tachinidae were bred by keeping the bugs in the laboratory. For the first time information on parasitization of *C. m. orientalis* by tachinids of five species of the genera *Clytiomya*, *Ectophasia*, *Elomya* and *Phasia* of the subfamily Phasiinae is presented. For three tachinid species *C. marginatus* is a new host.

УДК 595.773.4

ПЕРВЫЕ СВЕДЕНИЯ О МОРФОЛОГИИ ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЙ МУХ СЕМ. PSEUDOPOMYZIDAE (DIPTERA)

© 2020 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 28.01.2020 г.
После доработки 6.08.2020 г.
Принята к публикации 6.08.2020 г.

Впервые представлены сведения о морфологии личинки и пупария представителей сем. Pseudopomyzidae. Личинки *Polypathomyia stackelbergi* обитают под корой лиственных пород. Морфологически они значительно отличаются от представителей родственных семейств: вентральные отростки фарингеальных склеритов с дорсальным бугорком; задний край последнего сегмента, несущий дыхальца, отделен глубокой бороздкой; ползательные валики с крупными бугорками неправильной формы. Установлены древесные породы **(**акатник – *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim. (сем. Leguminosae), бархат сахалинский *Phellodendron sachalinensis* (Fr. Schmidt) Sarg. (сем. Rutaceae), диморфант *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. (сем. Araliaceae)**),** с которыми связан *Polypathomyia stackelbergi*, эндемичный для Палеархеарктической (Восточноазиатской) подобласти Палеарктики, как и его кормовые растения.

Ключевые слова: *Polypathomyia stackelbergi*, личинка, пупарий, морфология, сапрофаг, акатник, бархат, диморфант, *Maackia amurensis*, *Phellodendron sachalinensis*, *Kalopanax septemlobus*.

DOI: 10.31857/S0367144520030065

Существуют две точки зрения на положение Pseudopomyzidae в системе двукрылых (Diptera). Pseudopomyzidae рассматривается в ранге самостоятельного семейства (Hennig, 1969; Кривошеина, 1979; Krivosheina, 1984; Shatalkin, 1994; Greve, Jonassen, 1995; D. K. McAlpine, 1996) или включается в ранге подсемейства в сем. Cypselosomatidae (Griffiths, 1972; J. F. McAlpine, 1989, и др.). Ранее (D. K. McAlpine, 1966) Pseudopomyzidae рассматривались вместе с Tanypezidae, Strongylophthalmyiidae, Psilidae и Nothybiidae в составе надсем. Diopsoidea, затем (J. F. McAlpine, 1989; D. K. McAlpine, 1996) сем. Pseudopomyzidae вместе с Micropezidae, Neriidae и Cypselosomatidae были помещены в надсем. Nerioidea (= Micropezoidea), а в Diopsoidea дополнительно было включено сем. Megamerinidae.

Сем. Pseudopomyzidae в настоящее время объединяет роды *Heloclusia* Malloch, 1926, *Latheticomyia* Wheeler, 1956, *Rhynopomyzella* Hennig, 1969, *Polypathomyia* Krivosheina, 1979, *Pseudopomyza* Strobl, 1893, *Pseudopomyzella* Hennig, 1969 и *Tenuia* Malloch, 1926 (Hennig, 1969; Steyskal, 1970; Кривошеина, 1979; Krivosheina, 1984; D. K. McAlpine,

1994, 1996). Род *Rhynopomyzella* предложено синонимизировать с *Pseudopomyza* (D. K. McAlpine, 1994). Относимые в настоящее время к семейству роды довольно разнообразны по строению. Наиболее близки между собой представители родов *Latheticomyia*, *Polypathomyia* и *Tenuia.*

На основании анализа признаков имаго в сем. Pseudopomyzidae выделены три группы родов, включающие 1) *Latheticomyia* и *Tenuia*, 2) *Heloclusia*, *Polypathomyia* и *Pseudopomyza*, и 3) *Pseudopomyzella* и *Eopseudopomyza* Hennig, 1971 – род, описанный из балтийского янтаря (Hennig, 1971). В первой группе (*Latheticomyia* и *Tenuia*) преобладают плезиоморфные признаки.

В. Генниг (Hennig, 1969), опубликовавший наиболее полные материалы по этому семейству, не привел его основные отличительные признаки. Между тем, их набор в целом ряде случаев характерен также для других семейств Acalyptrata (Кривошеина, 1979). Такими признаками являются: хорошо развитая, сближенная с радиальной жилкой *Sc*; короткая, не доходящая до края крыла анальная жилка (Cu_1 + *An*), перерыв в костальной жилке перед впадением в нее R_1, сходящиеся затеменные щетинки (*pvt*), наличие 3 или 4 орбитальных щетинок, 4 или 5 пар дорсоцентральных и 2 или 3 пар щетинок на скутеллуме. Основные противоречия в решении вопроса о статусе Pseudopomyzidae связаны с недостаточной исследованностью фауны Южного полушария.

Опубликованы сведения о строении личинок отдельных видов семейств Cypselosomatidae, Micropezidae и Neriidae, описаний личинок представителей сем. Pseudopomyzidae до сих пор не было, сообщалось лишь об обитании личинок *Polypathomyia* в коре отмирающих стволов лиственных пород (Кривошеина, 1979).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Приведенные в этой работе данные получены в результате изучения в лесных районах России различных групп двукрылых, развивающихся в древесных стволах на разных стадиях их разложения (деструкции). Материал был собран в юго-восточных районах Амурской обл. (Хинганский заповедник), на юге Хабаровского края (Большехехцирский заповедник), в юго-западной части Приморского края, в 40 км ЮВ г. Уссурийск (Супутинский заповедник) и южнее, вблизи ст. Приморская (заповедник Кедровая Падь), а также в Сахалинской обл. на о. Кунашир в окр. вулкана Менделеева, поселков Серноводск и Третьяково.

Часть собранных личинок фиксировали в этиловом спирте, часть сохраняли живыми в соответствующем субстрате до вылета имаго. Обе серии личинок, пустые пупарии и имаго регистрировались под одним номером. В дневнике отмечали условия развития личинок, характеристики соответствующих биотопов и состав их обитателей.

СВЕДЕНИЯ О ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЯХ

Polypathomyia stackelbergi Krivosheina, 1979 (рис. 1, 2).

М а т е р и а л. **Россия.** *Амурская обл.* 2 самки, пупарии: Хинганский заповедник, Кундур, личинки под корой *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim., 9.V.1975. *Хабаровский край.* 1 самец, 2 самки, 2 личинки: Большехехцирский заповедник, Бычиха, № 30, под корой ствола и корней *Maackia amurensis*, 20.V.1976. *Приморский край.* 1 самец, 2 самки, 1 личинка, 2 пупария: Уссурийский заповедник, пос. Каменушка, 40 км ЮВ г. Уссурийск, № 261, под корой *M. amurensis*, 17.IV.1969, 5.V.1969, 28.V.1969. *Сахалинская обл.* О. Кунашир, пос. Менделеево: 2 самки, 2 пупария: № 81, под корой *Phellodendron sachalinensis* Sarg., 20.IX.1976; 1 самец, 3 самки: № 194, 195, 198, под

корой *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz., 11.V.1977; 2 самки, пупарий: пос. Третьяково, № 50, под корой *Phellodendron sachalinensis* 20.IV.1977, 24.V.1977 (А. Зайцев, Н. Кривошеина).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид зарегистрирован на территории Амурской обл., в южных районах Хабаровского края, на юге Приморского края и на о. Кунашир (Кривошеина, 1999) в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах юга Дальнего Востока России. Установлено развитие личинок в древесных породах маньчжурской флоры (акатник, бархат, диморфант), характерных для Дальнего Востока.

Л и ч и н к а. Тело светлое, слегка желтоватое, гладкое, включая терминальный отдел, без бугорков и заметных кутикулярных структур, за исключением ползательных валиков (рис. 1, *1*). Лишь у боковых сторон анальной пластинки расположены слабо выраженные плоские бугорки, образующие конусовидный выступ, более четко выраженный на пупариях (рис. 2, *3*). Анальная пластинка поперечно-овальная, светлая, с нечеткими границами, расположена перед серединой последнего сегмента. Верхняя часть терминального отдела последнего сегмента немного вздута и вместе с задними дыхальцами отделена глубокой бороздой от остальной части сегмента (рис. 1, *2*).

Поля шипиков ползательных валиков хорошо развиты, массивные, отделены глубокой бороздой от предшествующего сегмента. Граница сегментов с дорсальной стороны расположена на уровне среднего отдела ползательных валиков.

Ползательные валики (рис. 1, *6*) состоят из различных по структуре выступов: мелких заостренных бугорков по периферии валиков, небольших тупых или заостренных бугорков и значительно более крупных выступов различной формы в среднем отделе валиков. Похожие структуры характерны для *Cypselosoma australe* D. K. McAlpine, 1966 (Cypselosomidae).

Передние дыхальца расположены на боковой стороне тела на границе двух первых грудных сегментов. Короткий расширенный на вершине атриум с 7 округлыми дыхальцевыми камерами, расположенными в один ряд (рис. 1, *5*). Их вершины с 3 щелевидными дыхальцевыми отверстиями. Задние дыхальца расположены на конце последнего сегмента, выше его середины, на небольших цилиндрических выступах, разделенных широкой овальной выемкой (рис. 1, *3*, *7*). Стигмальная пластинка задних дыхалец почти круглая, светлая, с 3 овальными дыхальцевыми отверстиями, из которых срединное расположено под углом 90 ° к боковым (рис. 1, *8*). Перитрема дыхалец широкая, черная.

Ротоглоточный аппарат (рис. 1, *4*) склеротизован неравномерно, фарингеальный склерит на большем протяжении светлый. Ротовые крючки обычной формы, сильно склеротизованы, акцессорные склериты отсутствуют. Базальный отдел крючков с конусовидным вентральным выступом, направленным вниз. Зубной склерит небольшой, дуговидно изогнутый, гипостомальный склерит удлиненный, широкий, но склеротизован неравномерно, с более темным передним отделом. Парастомальный склерит тонкий, стержневидный, сближен с гипостомальным и доходит почти до его переднего отдела. Фарингеальный склерит с широким нерасчлененным базальным отделом, длина которого почти достигает длины его дорсального отростка. Дорсальная перемычка склеротизована неравномерно и четко отделена светлой перепончатой полоской от базального отдела фарингеального склерита. Дорсальные отростки фарингеального склерита заметно короче вентральных, узкие и умеренно склеротизованы. Вентральные отростки светлые, широкие, склеротизованы лишь в самом основании. Их дорсальный выступ хотя и светлый, но хорошо заметен, крупный и приближен к основанию

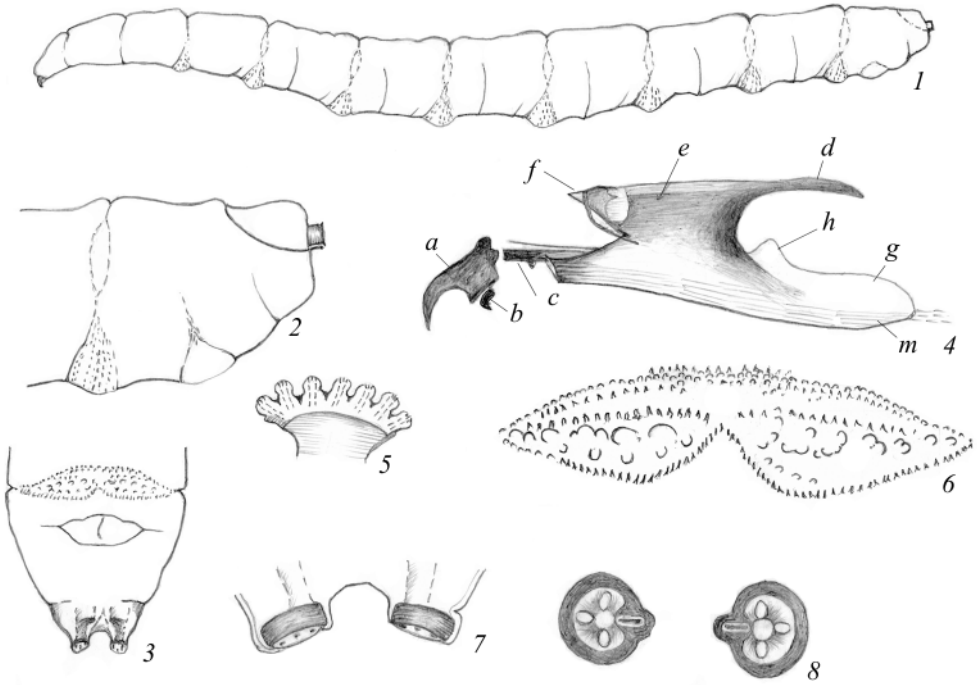

Рис. 1. *Polypathomyia stackelbergi* Krivosheina, личинка.

1 – общий вид сбоку; *2* – задний конец тела сбоку; *3* – задний конец тела снизу; *4* – ротоглоточный аппарат сбоку; *5* – переднее дыхальце; *6* – кутикулярные структуры ползательных валиков; *7*, *8* – задние дыхальца.

a – ротовые крючки, *b* – зубной склерит, *c* – гипостомальный склерит, *d* – дорсальный отросток фарингеального склерита, *e* – базальный отдел фарингеального склерита, *f* – дорсальная перемычка, *g* – вентральный отросток фарингеального склерита, *h* – конусовидный дорсальный выступ, *m* – фарингеальная мембрана.

отростка. Фарингеальная мембрана хорошо выражена, с четкой решетчатой структурой, что подтверждает наличие у личинок такого типа питания, как сапрофагия.

Длина тела 5–6.5 мм.

П у п а р и й. Окраска покровов пупария от желтой до буроватой, пупарий удлиненно-овальный, слегка уплощен дорсально. Все сегменты с ребристыми поперечными полосками.

Передний отдел I грудного сегмента с дорсальной стороны с короткими, слегка дуговидно изогнутыми ребристыми полосками, II и III грудные сегменты с четкими поперечными полосками (рис. 2, *1*). Передние дыхальца расположены на небольших овальных выступах в переднебоковых углах переднегруди. Вентральная сторона переднегруди с 4 небольшими плоскими срединными и 4 крупными ребристыми боковыми полосками (рис. 2, *2*). На II грудном сегменте хорошо выражены ребристые поперечные полоски, на III сегменте они мельче и слабо выступающие.

Брюшные сегменты с относительно тонкими многочисленными поперечными бороздками, более густыми в среднем отделе сегментов. На вентральной стороне узкие темные полоски расположены непосредственно за ползательными валиками.

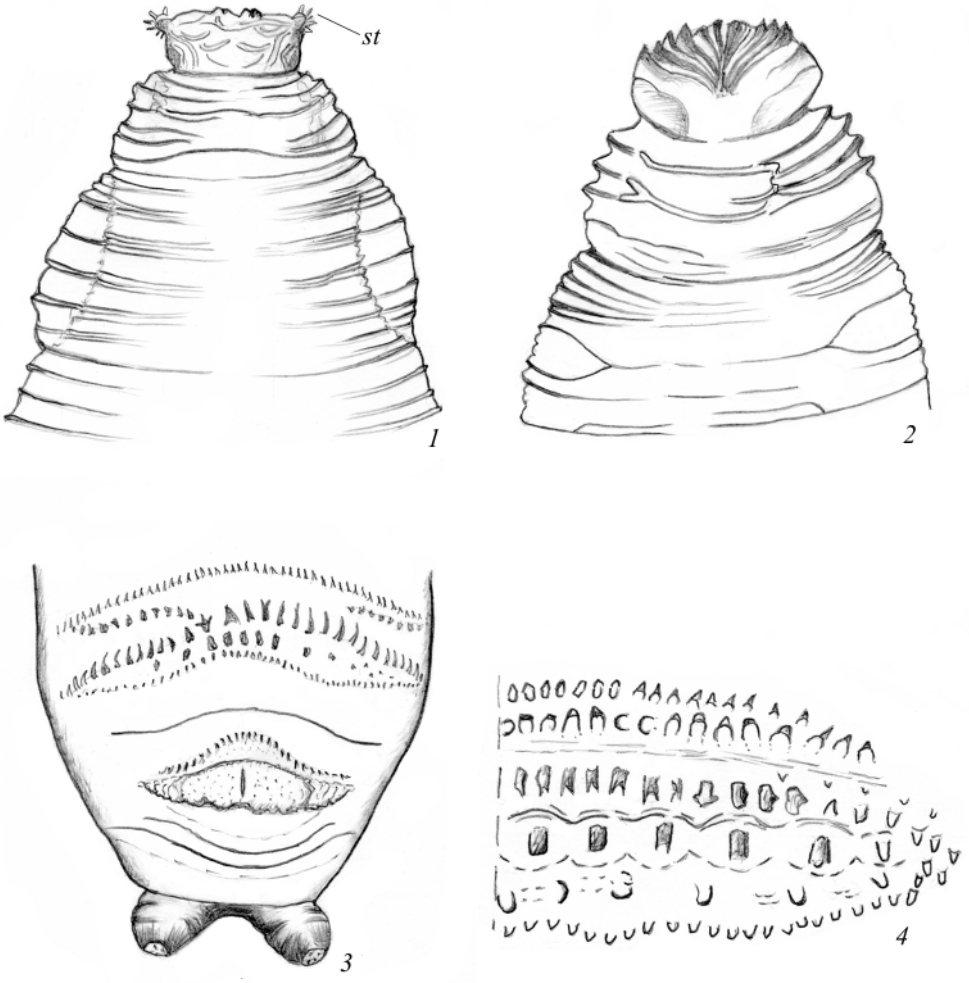

Рис. 2. *Polypathomyia stackelbergi* Krivosheina, пупарий.

1, *2* – грудные сегменты с дорсальной и вентральной сторон; *3* – задний конец тела с вентральной стороны; *4* – кутикулярные структуры ползательных валиков.

st – переднегрудные дыхальца.

Последний сегмент на дорсальной стороне с крупными складками, окружающими бугорки, несущие задние дыхальца. С вентральной стороны на последнем сегменте между анальной пластинкой и терминальными бугорками заметны 2 крупные сближенные поперечные складки, расположенные на равном расстоянии от анальной пластинки и терминального конца сегмента. Более тонкие бороздки расположены в переднем отделе сегмента.

Ползательные валики с темными бугорками, образующими поперечные ряды. Два первых ряда представлены шипиками и бугорками средних размеров и различной формы. Средняя треть ползательных валиков с 3 поперечными рядами темных бугорков неправильной формы (рис. 2, *4*). Последний, завершающий ряд состоит из мелких про-

стых бугорков. Ни у кого из исследованных нами ранее личинок двукрылых подобное строение ползательных валиков не наблюдалось.

Анальная пластинка с неглубокими широкими выемками по заднему краю (рис. 2, *3*). К ее боковым сторонам примыкают короткие продольные ряды бугорков; имеется также дуговидный ряд перед анальной пластинкой.

Последний сегмент с 2 расходящимися в стороны крупными овальными терминальными бугорками, разделенными широкой выемкой (рис. 2, *3*). На их вершинах расположены стигмальные пластинки задних дыхалец.

Длина пупария 4.5–6 мм.

Б и о л о г и я. Личинки *P. stackelbergi* неоднократно отмечались в коре лежащих на земле стволов акатника (в Хинганском, Большехехцирском и Супутинском заповедниках), как старых, с бурой гнилью, так и недавно упавших, со свежим волокнистым лубом. В упавших стволах, а также в пнях личинки *P. stackelbergi* встречались также на корнях, прикрытых небольшим слоем земли. В нависающих над землей на высоте 1.5−2 м стволах личинки обитали вблизи переломов или расщепов стволов по границе со свежим лубом, часто располагались группами, перемещаясь по стволу до комля и вывороченных корней. Взрослые личинки *P. stackelbergi* как в стволах, так и на корнях перемещались в участки со скоплениями темного детрита. На о. Кунашир личинки обнаружены в лежащих на земле стволах бархата сахалинского и диморфанта в частично переработанном, влажном, местами слизистом лубе, окрашенном в светло- или темно-бурые тона. Кора местами была с трещинами, вблизи которых луб бурый, рыхлый и влажный.

В целом *P. stackelbergi* характерен для лесных массивов со старыми перестойными деревьями широколиственных пород, где всегда присутствуют упавшие или надломленные стволы из первого и второго ярусов, а также деревья со следами повреждений различного типа (механических и нанесенных насекомыми-ксилофагами).

С о с т а в к с и л о ф и л ь н ы х с о о б щ е с т в. Личинки *P. stackelbergi* заселяют стволы, первоначально поврежденные или ослабленные личинками-ксилофагами. Типичными представителями этой группы в бархате сахалинском являются личинки слоников *Rhadinomerus babai* Morimoto (Curculionidae, Cryptorhynchinae), проделывающие ходы в пропитанных соком коре и древесине (о. Кунашир). Вслед за ними такие биотопы заселяют личинки двукрылых *Steganina shirozui* Okada, 1971 (Drosophilidae) и *Lenitovena trigona* (Matsumura, 1905) (Tephritidae), последние активно перерабатывают субстрат, разжижжая лубяные волокна. При заселении стволов короедами в ходах развиваются личинки-флеофаги рода *Libnotes* Westwood, 1876 (Limoniidae). Личинки *P. stackelbergi* появляются в стволах вслед за флеофагами и обитают в лубе до появления мелкодисперсного детрита. В местах скопления темного детрита личинкам *P. stackelbergi* обычно сопутствуют личинки-сапрофаги и сапро-некрофаги из семейств Xylomyidae **(***Xylomya yasumatsui* (Nagatomi et Tanaka, 1971), *Solva harmandi* Ségui, 1956**)** и Stratiomyidae (*Neopachygaster stackelbergi* Krivosheina, 1973, *Wallacea nigrotibialis* Pleske, 1930). Вместе с личинками двукрылых – флеофагами на бархате поселяются личинки-сапроксилофаги жуков *Elacatis kraatzi* Reitter (Othniidae), имаго которых питаются преимущественно древесным соком (Лафер, 1992). Под корой бархата постоянными спутниками личинок *P. stackelbergi* были личинки жесткокрылых *Syntelia histeroides* Lew. (Synteliidae), всеядные облигатные хищники, нападающие

в основном на личинок двукрылых; имаго *S. histeroides* питаются бродящим соком на поврежденных стволах и пнях (Мамаев и др., 1977). Вслед за личинками-флеофагами и сапрофагами в зоне коры появляются хищные личинки жуков-карапузиков *Hololepta amurensis* Reitter (Histeridae), а при частичном разрушении коры спутниками личинок двукрылых в лубе становятся хищные личинки двукрылых-мегамеринид рода *Texara* Walker, 1856, развитие которых установлено в акатнике и бархате в Хабаровском и Приморском краях (N. Krivosheina, M. Krivosheina, 1997). Обычными обитателями зоны коры, сопровождающими личинок *P. stackelbergi*, являются также хищные личинки двукрылых-ксилофагид *Xylophagus admirandus* Krivosheina et Mamaev, 1972 и *X. albopilosus* Miyatake, 1965.

Таким образом, личинки *Polypathomyia stackelbergi* обитают в зоне луба в течение всего периода его разложения от начальных этапов до частичного превращения в детрит. Личинки младших возрастов встречаются в свежем лубе, пропитанном древесным соком, а окукливание обычно происходит в толще детрита вблизи трещин коры.

Основные биотопы, в которых развивается рассматриваемый вид, − это зона коры и поверхностных слоев древесины ослабленных и поврежденных деревьев широколиственных пород, характерных для лесных экосистем Дальнего Востока.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные автором первые сведения по морфологии личинки и пупария представителя сем. Pseudopomyzidae дают возможность сравнить семейства Pseudopomyzidae, Micropezidae, Neriidae и Cypselosomatidae по признакам не только имаго, но и личинок.

Так, у личинок всех 4 семейств ротовые крючки без акцессорных склеритов, фарингеальная мембрана хорошо развита, гипостомальные склериты удлиненные, стержневидной формы. Передние дыхальца вееровидные, плоские, с расположенными в один ряд преимущественно удлиненными, пальцевидными дыхальцевыми камерами. Задние дыхальца расположены на небольших бугорках в верхней половине терминального отдела последнего брюшного сегмента. По ряду других существенных признаков личинки видов этих семейств различаются.

C y p s e l o s o m a t i d a e **(***Cypselosoma australe* (D. K. McAlpine, 1966)**).**

Передние дыхальца с простым, расширенным на вершине атриумом, несущим до 10 удлиненных дыхальцевых камер.

Задние дыхальца с 4 овальными дыхальцевыми отверстиями, расположенными вдоль края стигмальной пластинки.

Дорсальные отростки фарингеальных склеритов немного короче вентральных, а вентральные отростки фарингеальных склеритов без дорсального бугорка.

Длина нерасчлененного базального отдела фарингеального склерита в 2 раза меньше длины дорсального отростка.

Ползательные валики развиты на всех 8 брюшных сегментах; кутикулярные структуры ползательных валиков развиты в виде различных по форме и размерам бугорков, а не в виде, как обычно, заостренных шипиков.

N e r i i d a e **(***Odontoloxozus longicornis* (Coquillett, 1904) и *Telostylinus lineolatus* (Wiedemann, 1830)**)** (Berg, 1947; Olsen, Ryckman, 1963; Steyskal, 1965).

Передние дыхальца с простым расширенным на вершине атриумом, несущим до 18 удлиненных или до 8 укороченных дыхальцевых камер.

Задние дыхальца с 4 щелевидными дыхальцевыми отверстиями, расположенными параллельно наружному краю стигмальной пластинки, медиальнее отверстий перистигмальных желез.

Дорсальные отростки фарингеальных склеритов расширены в основании, немного сужены в вершинной половине и заметно короче вентральных; вентральные отростки − без дорсального бугорка.

Длина нерасчлененного базального отдела фарингеального склерита не меньше длины дорсального отростка.

Судя по рисункам, ползательные валики расположены только на 7 последних брюшных сегментах, а кутикулярные структуры ползательных валиков развиты в виде заостренных шипиков.

M i c r o p e z i d a e **(***Calobatina geometroides* (Cresson, 1926), *Compsobata univitta* (Walker, 1849), *Micropeza corrigiolata* (Linnaeus, 1767), *Mimegralla albimana* (Doleschall, 1856), *M. coeruleifrons* (Macquart, 1843), *Rainieria antennaepes* (Say, 1823), *Taeniaptera lasciva* (Fabricius, 1798)**)** (Müller, 1957; Steyskal, 1964; Wallace, 1969; Teskey, 1972).

Передние дыхальца с простым или двулопастным вееровидным атриумом, несущим от 4 до 19 дыхальцевых камер.

Задние дыхальца с 3 или 4 овальными, щелевидными или многочисленными точечными отверстиями.

Дорсальные отростки фарингеального склерита от относительно узких до широких, почти равны по длине вентральным, вентральные отростки − с различным по размерам конусовидным дорсальным выступом.

Длина нерасчлененного базального отдела фарингеального склерита в 2–5 раз меньше длины его дорсального отростка.

Ползательные валики расположены на всех 8 брюшных сегментах.

P s e u d o p o m y z i d a e (*Polypathomyia stackelbergi*).

Передние дыхальца с простым вееровидным атриумом, несущим 7 коротких дыхальцевых камер.

Задние дыхальца с 3 овальными, расположенными радиально дыхальцевыми отверстиями, 2 краевых расположены под прямым углом к третьему; похожие дыхальца, с такой же округлой стигмальной пластинкой, но иным расположением дыхальцевых отверстий, у личинок *Taeniaptera lasciva* (Steyskal, 1964) из Micropezidae. Участок с задними дыхальцами отделен глубокой бороздой от остальной части сегмента; стигмальная пластинка задних дыхалец округлая, с широкой черной перитремой.

Дорсальные отростки фарингеального склерита узкие, слегка дуговидно изогнуты, не менее, чем на треть короче вентральных, вентральные отростки − с массивным конусовидным выступом.

Длина нерасчлененного базального отдела фарингеального склерита равна длине дорсального отростка.

Ползательные валики расположены на всех 8 брюшных сегментах, кутикулярные структуры ползательных валиков преимущественно с тупыми бугорками различной формы и размеров.

Сравнительный морфологический анализ личиночных признаков показал значительные различия между рассматриваемыми семействами по строению фарингеальных склеритов, задних дыхалец и кутикулярных структур ползательных валиков.

В целом сильнее всех обособлено от других сем. Micropezidae, но, возможно, это связано с объединением в рамках одного семейства довольно различных по личиночным признакам 3 подсемейств: Calobatinae, Micropezinae и Taeniapterinae.

Сем. Pseudopomyzidae по строению личинок резко отличается от Cypselosomatidae и Neriidae и имеет очень мало сходства по каким-либо существенным признакам с Micropezidae. Анализ родственных связей внутри семейства требует дальнейшего изучения биологии его представителей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признательна А. И. Зайцеву (Московский городской педагогический университет) за предоставление материалов по личинкам, собранным в 1977 г. на о. Кунашир.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кривошеина Н. П. 1979. Новый представитель сем. Pseudopomyzidae (Diptera) в фауне Палеарктики и положение семейства в системе отряда двукрылых. Энтомологическое обозрение **58** (1): 179–189.

Кривошеина Н. П. 1999. Сем. Pseudopomyzidae. В кн.: П. А. Лер (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 6. Двукрылые и блохи. Ч. 1. СПб.: Наука, Санкт-Петербургское отделение, с. 500–503.

Лафер Г. Ш. 1992. Сем. Othniidae. В кн.: П. А. Лер (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. СПб.: Наука, Санкт-Петербургское отделение, с. 501−502.

Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П., Потоцкая В. А. 1977. Определитель личинок хищных насекомых − энтомофагов стволовых вредителей. М.: Наука, 392 с.

Berg C. O. 1947. Biology and metamorphosis of some Solomon Islands Diptera. Part I. Micropezidae and Neriidae. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan **503**: 1−14 + 3 plates.

Greve L., Jonassen T. 1995. *Pseudopomyza atrimana* (Meigen, 1830) (Diptera, Pseudopomyzidae); new family and species to the Norwegian fauna. Fauna Norvegica Ser. B **42** (2): 131–133.

Griffiths G. C. D. 1972. The Phylogenetic Classification of Diptera Cyclorrhapha, with Special Reference to the Structure of the Male Postabdomen. Series entomologica. The Hague: Dr. W. Junk, Vol. **8**: 1−340.

Hennig W. 1969. Neue Gattungen und Arten der Acalyptratae. The Canadian Entomologist **101** (6): 589–633. doi: 10.4039/Ent101589-6

Hennig W. 1971. Die Familien Pseudopomyzidae und Milichiidae im Baltischen Bernstein (Diptera: Cyclorrhapha). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde **233**: 1−16.

Krivosheina N. P. 1984. Family Pseudopomyzidae. In: A. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 10. Clusiidae–Chloropidae. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 49−50.

Krivosheina N. P., Krivosheina M. G. 1997. New data to the biology and morphology of the larvae of Megamerinidae (Diptera). Studia Dipterologica **4** (1): 231−237.

McAlpine D. K. 1966. Description and biology of an Australian species of Cypselosomatidae (Diptera), with a discussion of family relationships. Australian Journal of Zoology **14** (4): 673–685. doi: 10.1071/ZO9660673

McAlpine D. K. 1994. A new Australian species of pseudopomyzid fly (Diptera: Nerioidea) and the subgenera of *Pseudopomyza*. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **114** (4): 181–187.
McAlpine D. K. 1996. Relationships and classification of the Pseudopomyzidae (Diptera: Nerioidea). Proceedings of the Linnean Society of New South Wales **116**: 223–232.
McAlpine J. F. 1989. Phylogeny and classification of the Muscomorpha. In: J. F. McAlpine (ed.). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 3. Research Branch Agriculture Canada, Monograph No 32: 1397–1505.
Müller H. 1957. Leguminosenknöllchen als Nahrungsquelle heimischer Micropezidae (Tylidae) Larven (Diptera). Zur Morphologie und Biologie der bisher unbekannten Larve von *Micropeza corrigiolata* L. (*Tylos corrigiolatus* L.). Beiträge zur Entomologie **7**: 247–262.
Olsen L. E., Ryckman R. E. 1963. Studies on *Odontoloxorus longicornis* (Diptera: Neriidae). Part I. Life history and description of immature stages. Annals of the Entomological Society of America **56** (4): 454–469. doi: 10.1093/aesa/56.4.454
Shatalkin A. I. 1994. Palaearctic species of Pseudopomyzidae (Diptera). Russian Entomological Journal **3** (3–4): 129–145.
Steyskal G. C. 1964. Larvae of Micropezidae (Diptera), including two species that bore in ginger roots. Annals of the Entomological Society of America **57** (3): 292–296. doi: 10.1093/aesa/57.3.292
Steyskal G. C. 1965. The third larval instar and puparium of *Odontoloxorus longicornis* (Diptera: Neriidae). Annals of the Entomological Society of America **58** (6): 936–937. doi: 10.1093/aesa/58.6.936a
Steyskal G. C. 1970. The family position and additional descriptive data concerning *Tenuia nigripes* Malloch (Diptera: Pseudopomyzidae). Pacific Insects **12** (4): 871–873.
Teskey H. J. 1972. The mature larva and pupa of *Compsobata univitta* (Diptera: Micropezidae). The Canadian Entomologist **104** (3): 295–298. doi:10.4039/Ent104295-3
Wallace J. B. 1969. The mature larva and pupa of *Calobatina geometroides* (Cresson) (Diptera: Micropezidae). Entomological News **80**: 317–321.

FIRST DATA ON THE MORPHOLOGY OF IMMATURE STAGES OF FLIES OF THE FAMILY PSEUDOPOMYZIDAE (DIPTERA)

N. P. Krivosheina

Keywords: Polypathomyia stackelbergi, larva, pupa, morphology, saprophage, trees, *Maackia amurensis*, *Phellodendron sachalinensis*, *Kalopanax septemlobus.*

SUMMARY

The information on the morphology of the family Pseudopomyzidae is presented for the first time. *Polypathomyia stackelbergi* larvae are associated with wood substrates and live under bark of deciduous trees. Larvae differ significantly from those of related families in the morphology: they have different structure of ventral cornua of the pharyngeal sclerite with dorsal tubercle, posterior end of terminal body segment carrying spiracles is divided by a furrow, creeping welts with large tubercles of irregular shape. This species and its distribution are associated with trees *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim., *Phellodendron sachalinensis* Sarg., and *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz. endemic to the East Asian Subregion of the Palaearctic.

УДК 595.773.4

МУСКУЛАТУРА АБДОМИНАЛЬНЫХ СЕГМЕНТОВ И ТЕРМИНАЛИЙ САМЦОВ РОДА *SPILOGONA* SCHNABL, 1911 (DIPTERA, MUSCIDAE: COENOSIINAE)

© 2020 г. О. Г. Овчинникова, [1*] В. С. Сорокина [2]**

[1] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: brach@zin.ru
[2] Институт систематики и экологии животных СО РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия
**e-mail: sorokinavs@mail.ru

Поступила в редакцию 22.07.2020 г.
После доработки 28.07.2020 г.
Принята к публикации 28.07.2020 г

Приводится описание скелета и мускулатуры терминалий самцов рода *Spilogona* Schnabl, 1911 (*S. tundrae* (Schnabl, 1915), *S. sanctipauli* (Malloch, 1921), *S. zaitzevi* (Schnabl, 1915)) из подсем. Coenosiinae сем. Muscidae. В строении склеритов и мускулатуры терминальных сегментов изученные виды сходны и обнаруживают большее сходство с Mydaeinae (особенно с родом *Graphomya*), чем с Muscinae. Хорошо развитые прегенитальные склериты и мышцы *Spilogona* свидетельствуют о более близком к основанию положении рода в системе Muscidae по сравнению с Muscinae и, вероятно, Mydaeinae.

Ключевые слова: двукрылые, склериты, мускулатура, гениталии, прегенитальные сегменты.

DOI: 10.31857/S0367144520030077

Среди морфологических признаков, используемых в филогенетических реконструкциях, а также при построении классификаций насекомых, к числу наиболее стабильных относятся особенности строения мускулатуры генитальных и прегенитальных структур, в отличие от изменчивых признаков строения склеритов (Matsuda, 1976; Овчинникова, 1989; Friedrich, Beutel, 2008). Кроме того, изучение мускулатуры помогает уточнить функции и гомологии прегенитальных и генитальных склеритов, а также выявить параллелизмы в их строении (Овчинникова, 1989, 1993; Ovtshinnikova, Yeates, 1998; Galinskaya, Ovtshinnikova, 2015; Galinskaya et al., 2018).

Изучение мускулатуры гениталий самцов среди Muscoidea ограничивалось единичными работами. Первые из них были выполнены по Anthomyiidae (Hennig, 1976). Позже О. Г. Овчинникова изучила строение мускулатуры у *Musca domestica* Linnaeus, 1758 (Овчинникова, 1989) и *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758) (Овчинникова, 1993). Относительно недавно продолжены исследования мускулатуры терминалий Muscoidea, в частности в сем. Muscidae. Нами была описана мускулатура прегенитальных

ных склеритов и гениталий самцов у представителей подсемейств Muscinae (*M. autumnalis* De Geer, *Pyrellia rapax* (Harris)) (Овчинникова и др., 2018) и Mydaeinae (*Mydaea urbana* (Meigen, 1826), *Graphomya maculata* (Scopoli, 1763)) (Овчинникова и др., 2019).

Данная работа посвящена одному из крупнейших родов среди всех мусцид – *Spilogona* Schnabl, 1911 (Sorokina, 2010, 2018; Sorokina, Michelsen, 2014; Sorokina, Shaikevich, 2018). Представители этого рода широко распространены в Голарктике, большинство видов предпочитает холодные места обитания. Род характерен для высокогорий и арктических широт, где взрослые особи встречаются вблизи проточной воды.

По общепринятой классификации *Spilogona* относится к подсем. Coenosiinae, которое включает две очень крупные и довольно разнообразные морфологически трибы – Limnophorini и Coenosiini. Данная классификация подсемейства принята многими исследователями (Hennig, 1965; Pont, 1986; Gregor at al., 2002; Shinonaga, 2003; Carvalho et al., 2005; Sorokina, Pont, 2010). Х. Хакетт рассматривал эти трибы в качестве самостоятельных подсемейств (Limnophorinae и Coenosiinae) наряду с Lispinae (Huckett, 1965). На основе строения яйцеклада А. М. Лобанов (1977, 1984) предложил классификацию, в которой он также выделял подсемейства Lispinae, Limnophorinae (с трибами Limnophorini + Spilogonini) и Coenosiinae (Lispocephalini + Pseudocoenosiini + Coenosiini). Радикальное изменение внес в классификацию П. Скидмор, основываясь на строении преимагинальных стадий (Skidmore, 1985). Он показал близкое родство Limnophorini и Coenosiini и объединил три ранее выделявшихся подсемейства в одно без разделения на трибы.

Современные данные молекулярного анализа подтверждают монофилию Coenosiinae, в то время как Limnophorini оказались парафилетической группой (Kutty et al., 2014, 2019). Кроме того, род *Spilogona*, относящийся в большинстве классификаций, построенных на основе морфологических признаков, к трибе Limnophorini, согласно молекулярному анализу, вместе с *Xenomyia* и *Villeneuvia* с довольно высокой поддержкой попадает в трибу Coenosiini (Kutty et al., 2008, 2014). Эти данные, по мнению авторов, не согласуются с морфологическими, особенно с аутапоморфиями Coenosiini, и требуют проверки путем включения в анализ других родов.

Таким образом, до сих пор остается ряд спорных вопросов по классификации подсем. Coenosiinae, решению которых может помочь изучение строения мускулатуры генитальных и прегенитальных структур. Цель этой работы – изучение склеритов и мускулатуры абдоминальных сегментов и терминалий самцов представителей рода *Spilogona*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для работы был использован материал коллекции Института систематики и экологии животных (Новосибирск).

Склериты терминалий самцов были изучены следующим образом. Сухой материал был размочен, терминальная часть брюшка была отделена, выдержана в 10%-ном растворе KOH, затем отпрепарирована. Для обозначения склеритов принята терминология Синклера (Sinclair, 2000). Брюшко самца состоит из 5 сегментов, прегенитальные (VI–VIII) сегменты сильно видоизменены в связи с поворотом гениталий самца на 360°, генитальные сегменты (IX–XI) преобразованы.

Мускулатура была изучена с помощью ручной препаровки микроножами хранящихся в 70%-ном этаноле насекомых под стереомикроскопом Leica MZ9[5]. Иллюстрации подготовлены в про-

грамме CorelDRAW X6 после обработки фотографий, сделанных камерой Canon EOS 77D на тринокуляре Leica MZ9[5]. Мышцы были разделены на следующие группы: абдоминальные мышцы, прегенитальные мышцы, мышцы гениталий (тергостернальные мышцы, мышцы гипандриального комплекса и мышцы эпандриального комплекса) и описаны под номерами согласно классификации Овчинниковой (1989, 2000).

Spilogona tundrae (Schnabl, 1915) (рис. 1–4).

Материал. **Россия,** *Красноярский край*, п-ов Таймыр, берег р. Захарова Рассоха, 72°42′ N, 101°4′ E, 11–20.VII.2011 (А. В. Баркалов), 5 самцов. *Чукотский АО*, о. Врангеля, среднее течение р. Неожиданная, 71°01.449′ N, 179°08.772′ W, 12–16.VII.2016 (Л. Волкова), 2 самца.

Абдоминальные сегменты. Стернит I уменьшен до узкой полосы; тергиты I и II слиты; сегменты III, IV и тергит V не видоизменены, стернит V расширен.

Прегенитальные сегменты (рис. 1). Тергит VI уменьшен и представляет собой узкую склеротизованную полоску[1]. Стернит VI расположен под стернитом V, уменьшен, представлен относительно узкой, не сильно склеротизованной, слегка вогнутой пластинкой, остальная часть стернита VI десклеротизована. Стернит VII, узкий с расширением в месте сочленения с синтергостернитом VII + VIII, расположен на левой стороне тела; вентрально стернит VII соединен с десклеротизованной левой частью стернита VI, латерально соединен с синтергостернитом VII + VIII. Синтергостернит VII + VIII относительно широкий, расположен дорсально; левым концом соединен со стернитом VII, правый конец лежит свободно; задний его край подходит вплотную к эпандрию.

Гениталии (рис. 2–4). Гипандрий (стернит IX) в виде вогнутой пластинки, немного V-образный, латеральные руки гипандрия сочленены с сурстилями и эпандрием (тергит IX). Крупные прегониты практически срослись с гипандрием, постгониты значительно меньше их. Фаллаподема сочленена с фаллусом. Эпифалл хорошо развит, представляет собой крупную, широкую в средней части пластинку S-образной формы, изогнутую дистально и базально. Дистифалл крупный, расширяющийся дистально. Базифалл не выражен явно. Аподема эякулятора полулунной формы, с расширенным базальным крылом и сужающимся дистальным. Эпандрий полушаровидный, постеролатерально с небольшими выростами. Сурстили хорошо развиты, широкие, суженные и закругленные апикально. Субэпандриальный склерит в виде двух не соединенных между собой, сильно склеротизованных прямоугольных пластин, закругленных латерально. Сурстили практически слиты с субэпандриальными склеритами. Церки крупные, длинные, с 2 лопастями, медиально слитыми на значительном протяжении, с латеробазальными выростами. Сурстили и церки примерно одной длины, но церки у́же сурстилей.

Грудные мышцы. Парные симметричные конические мышцы идут из груди к латеромедиальным частям абдоминального тергита I + II и к базальным частям стернита II.

Абдоминальные мышцы (рис. 1): *ITM2–ITM4*, *ITM5a*, *ITM5b*, *ISM2–ISM5*, *TSM1–TSM5*.

---

[1] В связи с поворотом гениталий склериты этих сегментов не всегда занимают обычное положение, поэтому в описаниях прилагательные «широкий» и «узкий» мы употребляем как геометрическую характеристику склеритов безотносительно к их ориентации вдоль оси тела.

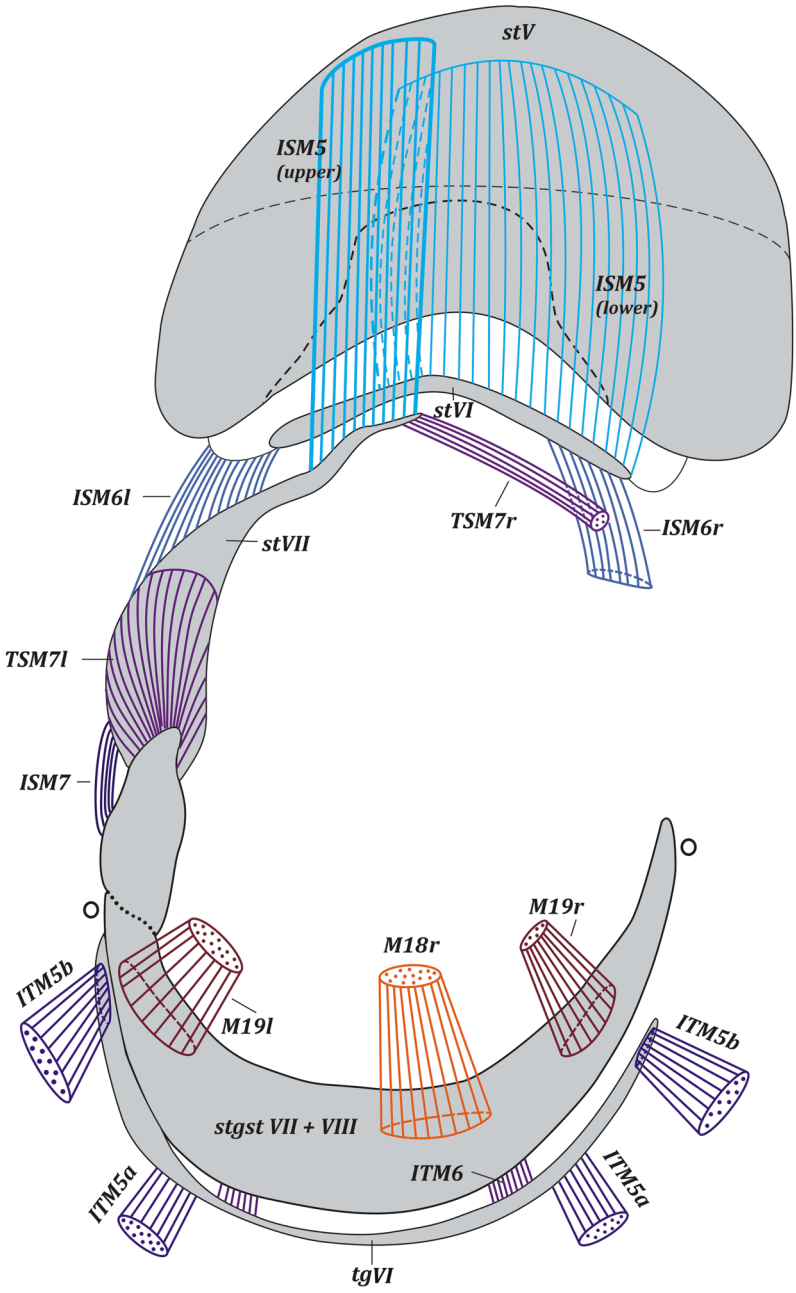

Рис. 1. *Spilogona tundrae* (Schnabl), самец. Стернит V и прегенитальные сегменты, вид изнутри.

Обозначения к рис. 1–5: *c* – церки; *dph* – дистифалл; *ej* – аподема эякулятора; *ep* – эпандрий; *eph* – эпифалл; *hyp* – гипандрий; *l* – левая мышца; *pgt* – постгониты; *phap* – фаллаподема; *prgt* – прегониты; *r* – правая мышца; *sbeps* – субэпандриальный склерит; *st* – стернит; *stgst* – синтергостернит; *sur*– сурстили; *tg* – тергит; *ISM5–ISM7* – межсегментные стернальные мышцы; *M1–M26* – прегенитальные и генитальные мышцы; *ITM5*, *ITM6* – межсегментные тергальные мышцы; *TSM7* – тергостернальные мышцы.

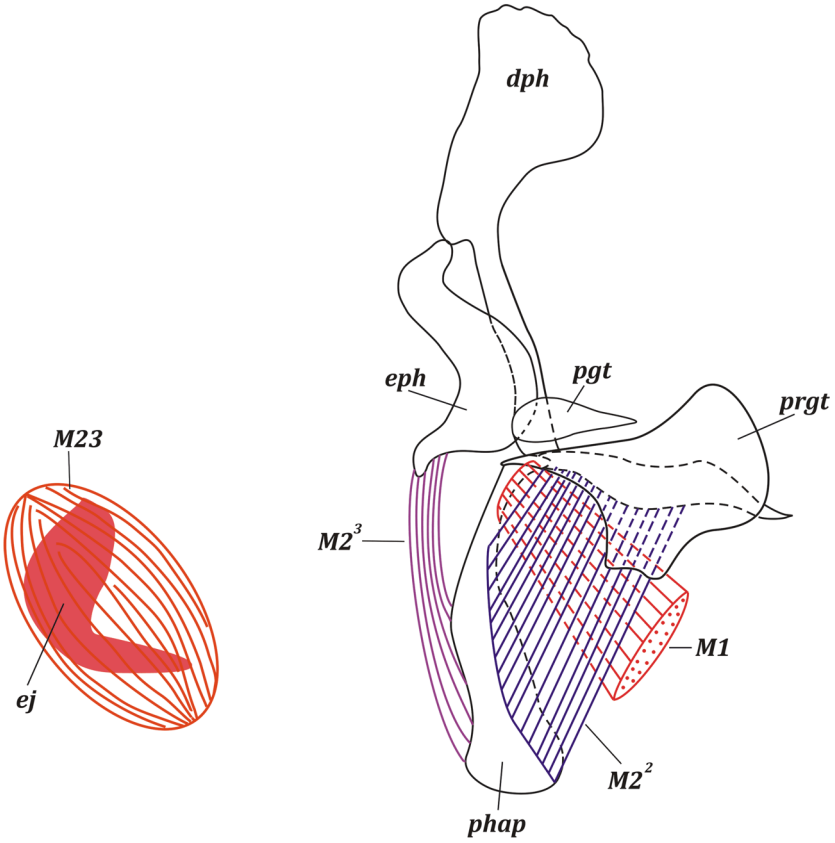

Рис. 2. *Spilogona tundrae* (Schnabl), самец. Эдеагальный комплекс латерально.

Плоские очень короткие мышцы *ITM2–ITM4* идут от дистальной части тергитов II–IV по всей ширине тергитов к базальным краям тергитов III–V соответственно. Небольшие парные симметричные мышцы *ITM5a* идут от медиальных частей тергита V к латеромедиальным частям базального края тергита VI. Более мощные парные, почти симметричные мышцы *ITM5b* идут от латеробазальных частей тергита V к латеральным частям тергита VI.

Парные симметричные мышцы *ISM2–ISM4* идут от всего протяжения базального края стернитов II–IV к базальным краям стернитов III–V соответственно. Мощные веерообразные мышцы *ISM5* двумя слоями, немного находящими друг на друга, идут от базального края стернита V к склеротизованной пластинке стернита VI (медиально и к правой части) и к стерниту VII в месте его соединения с мембраной стернита VI (левый слой). Широкие плоские плевральные мышцы абдоминальных сегментов *TSM1–TSM5* хорошо видны на соответствующих сегментах.

Прегенитальные мышцы (рис. 1, 3, 4): *ITM6*, *ISM6*, *ISM7*, *TSM7*, *M18*, *M19*.

Парные небольшие короткие, немного несимметричные мышцы *ITM6* идут от латеромедиальных частей тергита VI к латеромедиальным частям синтергостернита VII + VIII.

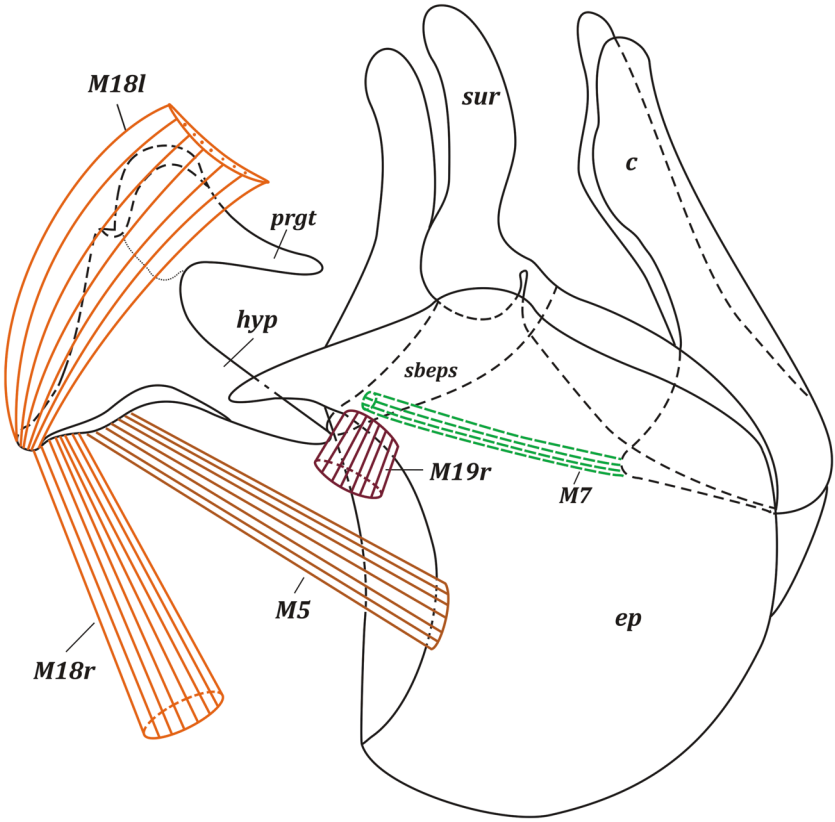

Рис. 3. *Spilogona tundrae* (Schnabl), самец. Гениталии латерально.

Парные почти симметричные мощные мышцы *ISM6*: левая *ISM6* идет от левой склеротизованной и мембранозной частей стернита VI к половине латерального края внутренней поверхности стернита VII, сочлененной с синтергостернитом VII + VIII; правая *ISM6* идет от правой склеротизованной части и мембраны стернита VI к мембране рядом с правым латеробазальным краем синтергостернита VII + VIII. Непарная левая короткая мощная мышца *ISM7* идет от латерального края наружной поверхности стернита VII к выросту латеральной части базального края синтергостернита VII + VIII. Парные несимметричные мышцы *TSM7*: левая широкая короткая веерообразная мышца идет от левой части внутренней поверхности стернита VII к небольшому выросту латерального края синтергостернита VII + VIII; правая длинная плоская мышца идет от правого базального края стернита VII к мембране, прилегающей к правой латеробазальной части синтергостернита VII + VIII левее дыхальца.

Парные несимметричные мышцы *M18*. Широкая плоская мышца *M18l* идет от мембраны, закрывающей генитальную полость у синтергостернита VII + VIII, к середине базального края гипандрия. Мощная мышца *M18r* идет от правой части (почти от середины) синтергостернита VII + VIII к внутренней поверхности правой латеробазальной части гипандрия. Парные, не вполне симметричные *M19.* Левая короткая мощная мышца *M19l* идет от внутренней поверхности небольшой площадки левой латераль-

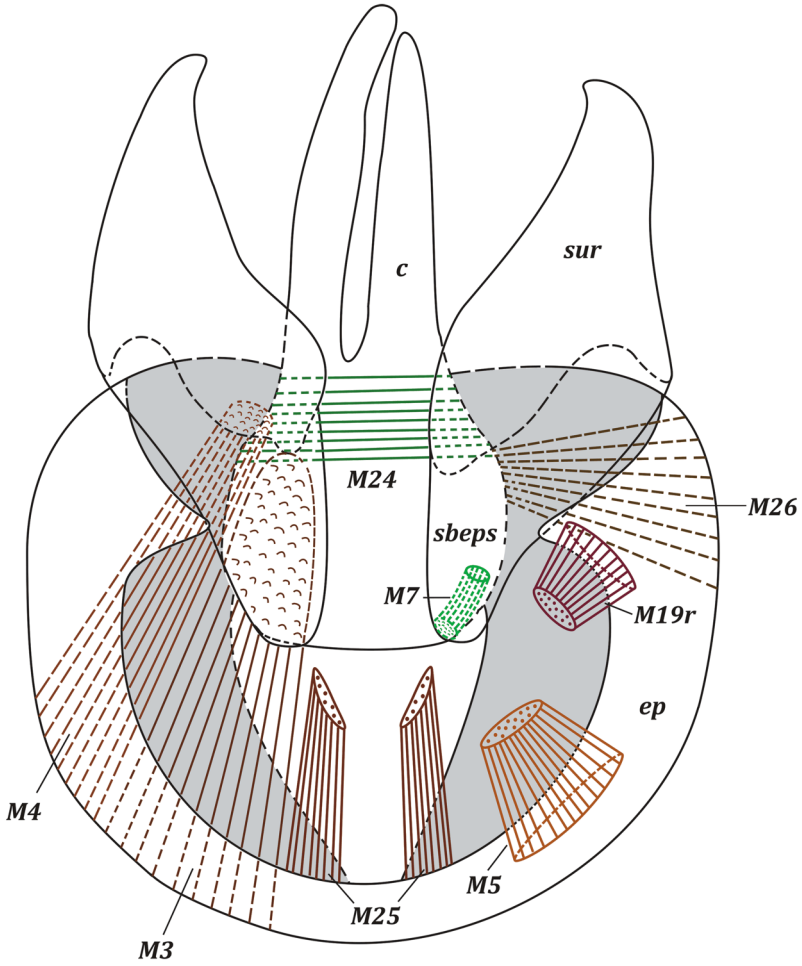

Рис. 4. *Spilogona tundrae* (Schnabl), самец. Эпандриальный комплекс, вид изнутри.

ной части синтергостернита VII + VIII (недалеко от места соединения со стернитом VII) к небольшой наружной площадке левого латеробазального края эпандрия. Правая мышца *M19r* длиннее левой, идет от правой части VII + VIII стернита к небольшой наружной площадке правого базального края эпандрия.

Мышцы гениталий.

Тергостернальные мышцы (рис. 3, 4): *M5*. Парные симметричные мощные мышцы *M5* идут от латеральных частей базального края гипандрия к латеральным частям базальной части эпандрия.

Мышцы гипандриального комплекса (рис. 2): *M1*, $M2^2$, $M2^3$, *M23*. Широкие мощные мышцы *M1* идут от гипандрия, занимая значительную часть его внутренней поверхности медиальной части, к изгибу медиобазальной части фаллаподемы. Мощные парные

симметричные мышцы *M2²* идут от всей латеробазальной части прегонитов к фаллаподеме со стороны гипандрия, занимая две третьих ее дистальной части. Длинные менее мощные *M2³* идут от базального края эпифалла к дистальной половине фаллаподемы со стороны эпандрия. Констрикторы аподемы эякулятора *M23* окружают аподему эякулятора и, сокращаясь, нагнетают семенную жидкость в фаллус.

Мышцы эпандриального комплекса (рис. 4): *M3*, *M4*, *M7*, *M24–M26*. Мощные парные симметричные мышцы *M3* идут от латеробазальных частей эпандрия к внутренним поверхностям обеих половин субэпандриального склерита. Парные симметричные мышцы *M4* идут от латеральных частей эпандрия к внутренним поверхностям базальных частей сурстилей. Места прикрепления этих мышц расположены рядом, и они выглядят как один пучок. Парные симметричные мышцы церок *M7* идут от базальных частей половин субэпандриального склерита к базальным частям церок. Мощная широкая мышца *M24*, проходящая внутри церок, соединяет латеральные части двух половинок церок. Парные длинные мышцы *M25* идут от медиальных частей края эпандрия к интегументу ануса. Очень мощные парные симметричные веерообразные мышцы *M26* идут от дистолатеральных частей эпандрия к латеробазальным выростам церок.

Spilogona sanctipauli (Malloch, 1921).

М а т е р и а л. **Россия,** *Красноярский край*, п-ов Таймыр, берег р. Захарова Рассоха, 72°42′ N, 101°4′ E, 11–20.VII.2011 (А. В. Баркалов), 3 самца. *Чукотский АО*, о. Врангеля, среднее течение р. Мамонтовая, 71°09′ N, 179°45′ W, 2–4.VII.2015 (О. А. Хрулёва), 2 самца.

Мышцы те же, что и у *S. tundrae*, но более мощные, особенно *M18*, *M5*, *M7*, *M26*.

Spilogona zaitzevi (Schnabl, 1915) (рис. 5).

М а т е р и а л. **Россия,** *Чукотский АО*, о. Врангеля, ср. теч. р. Мамонтовая, 71°09′ N, 179°45′ W, 2–4.VII.2015 (О. А. Хрулёва), 5 самцов.

Мышцы те же, что и у *S. tundrae*. Однако у этого вида, в отличие от других изученных видов рода *Spilogona*, правая *ISM6* прикрепляется не к мембране рядом с правым латеробазальным краем синтергостернита VII + VIII, а к небольшому склеротизованному участку мембраны недалеко от правого латерального края синтергостернита VII + VIII. Мышцы церок *M7* более широкие.

ОБСУЖДЕНИЕ

Строение склеритов терминальных сегментов у изученных видов *Spilogona* сходно. Отличия касаются формы и степени развития отдельных склеритов, например, наличия небольшого склерита недалеко от правого латерального края синтергостернита VII + VIII.

Мускулатура терминалий у изученных видов тоже очень сходна, отличия касаются только деталей в местах прикрепления мышц и их развитии. Так, у *S. zaitzevi* правая мышца *ISM6* связывает стернит VI с небольшим склеротизованным участком мембраны недалеко от правого латерального края синтергостернита VII + VIII, а не с мембраной, как у *S. tundrae* и *S. sanctipauli*. На основании мест прикрепления этой мышцы мы считаем, что этот небольшой склерит представляет собой остаток правой части стернита VII. Наличие склеротизованного участка правой части стернита VII, к кото-

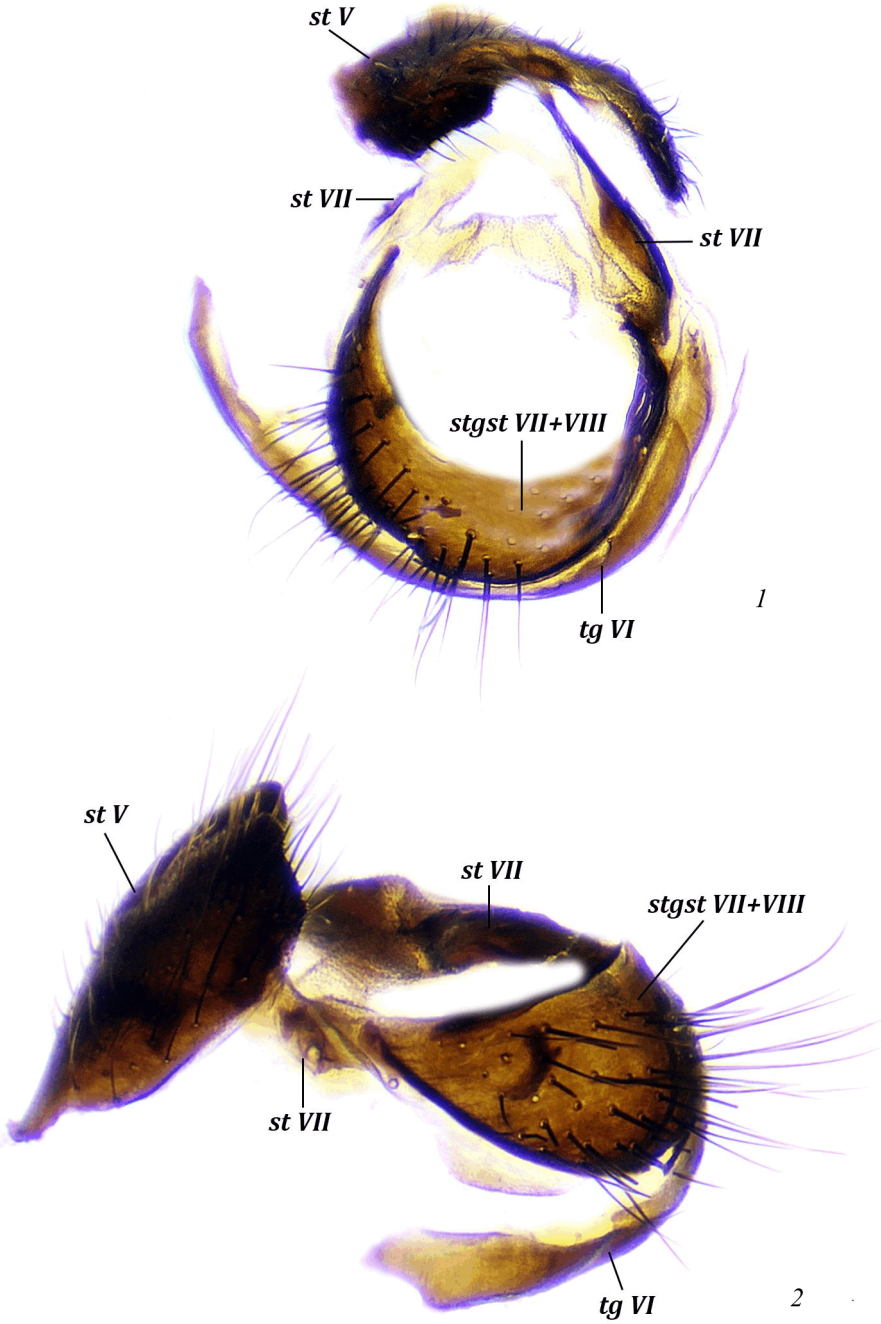

Рис. 5. *Spilogona zaitzevi* (Schnabl), самец. Стернит V и прегенитальные сегменты, вид снаружи.

1 – вид снизу, *2* – вид сбоку (справа).

рому прикрепляется правая мышца *ISM6*, подтверждает зеркальное отражение правой и левой частей стернита VII у *S. zaitzevi*, а также у *S. tundrae* и других ранее изученных представителей Muscidae, у которых этот склеротизованный участок окончательно утрачен и правая мышца прикрепляется непосредственно к мембране. Бóльшая часть мышц у *S. sanctipauli* развита сильнее, чем у других изученных видов.

Для Muscidae, как и других Cyclorrhapha, в связи с поворотом гениталий самца на 360° характерна асимметрия как склеритов, так и мышц VI–VIII и частично IX сегментов брюшка. Прегенитальные склериты частично редуцируются, видоизменяются и сливаются. Для уточнения гомологии некоторых прегенитальных склеритов самцов Muscidae ранее нами была использована мускулатура этих сегментов у представителей разных подсемейств Muscidae (Овчинникова и др., 2018, 2019). Полученные данные по мускулатуре *Spiligona* подтверждают сделанные нами ранее выводы о природе тергита VI, стернита VI, левой стороны стернита VII и синтергостернита VII + VIII.

При сравнении строения склеритов и мускулатуры терминалий *Spilogona* с таковыми изученных ранее представителей других подсемейств Muscidae – Mydaeinae и Muscinae выявляется большее сходство с Mydaeinae, чем с Muscinae. Так, у *Spilogona*, как и у Mydaeinae, мышцы *ISM6* прикрепляются к самому́ стерниту VI, в то время как у Muscinae – к мембране рядом со стернитом VI (десклеротизованная часть стернита VI). Прегенитальные склериты и мышцы, идущие от синтергостернита VII + VIII к эпандрию и гипандрию, у *Spilogona* сходны с таковыми у Mydaeinae. Синтергостернит VII + VIII у *Spilogona*, как и у представителей изученных Mydaeinae, более широкий, чем у Muscinae (менее редуцирован и мембранизован). В связи с этим у *Spilogona*, как и у Mydaeinae, прегенитальные мышцы парные, причем правая мышца *M18* также прикрепляется к синтергостернитy VII + VIII. У изученных представителей Muscinae *M18* непарная и прикрепляется к мембране, а к синтергостернитy VII + VIII мышцы *M18* не прикрепляются.

У *Spilogona* стернит VI развит сильнее, чем у Mydaeinae и представляет собой одну пластинку, а не два узких раздельных склерита, а мышцы *ITM5b* прикрепляются к тергиту VI, а не к мембране, как у Mydaeinae. Кроме того, у *Spilogona* прегониты значительно крупнее, они не только срастаются с гипандрием, но и существенно превосходят по величине постгониты. Сурстили *Spilogona* практически слиты с субэпандриальными склеритами, которые значительно крупнее, чем у *Mydaea*, но такие же, как у *Graphomya.* В результате мышцы сурстилей и субэпандриальных склеритов *M3* и *M4* у *Spilogona* выглядят практически как один пучок, но всё же места прикрепления можно четко идентифицировать отдельно на субэпандриальных склеритах и на сурстилях, поэтому можно утверждать, что этот склерит образован слиянием этих двух структур. Внешне сходную картину мы отмечали у Mydaeinae и Muscinae, но места прикрепления сближены у них еще больше и визуально неразделимы, поэтому в этих подсемействах мы обозначали эти мышцы как *M3* + *M4*.

Как и у большинства изученных Mydaeinae и Muscinae, у *Spilogona* придатки гипандрия, играющие важную роль при копуляции, хорошо развиты. При этом у *Spilogona*, как и у *Graphomya* (Mydaeinae), прегониты практически срослись с гипандрием. Мышцы прегонитов у *Spilogona* и *Graphomya* значительно мощнее, чем у изученных видов других родов. Мышцы фаллаподемы у *Spilogona* и Mydaeinae представлены мышцами *M1*, $M2^2$ и $M2^3$, идущими от прегонитов и от эпифалла, а имеющиеся у Muscinae мышцы $M2^1$, идущие от гипандрия, отсутствуют. При этом у Muscinae от-

сутствуют мышцы *M2*^{3}, идущие от эпифалла. Таким образом, по набору мышц фаллаподемы *Spilogona* также ближе к Mydaeinae, чем к Muscinae.

В предыдущих работах по изучению мышц у представителей Muscidae (Овчинникова и др., 2018, 2019) нами было высказано предположение о базальном состоянии признаков мускулатуры терминалий *Scathophagidae*, обладающих наиболее полным набором мышц, а также о редукционных особенностях в строении склеритов и мускулатуры терминалий изученных представителей Muscidae. Хорошо развитые прегенитальные мышцы *Spilogona* так же, как и у Mydaeinae (причем у последних слабее, чем у *Spilogona*), свидетельствует о более близком к основанию их положении в семействе, чем Muscinae.

Таким образом, по структуре абдоминальных сегментов и терминалий самцов и их мускулатуре представители рода *Spilogona* более сходны с представителями подсем. Mydaeinae, особенно с родом *Graphomya*, нежели с представителями подсем. Muscinae. Хорошо развитые прегенитальные склериты и мышцы *Spilogona* указывают на более близкое к основанию положение этого рода в системе Muscidae по сравнению с Muscinae и, вероятно, Mydaeinae.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А. В. Баркалову (Новосибирск) и О. А. Хрулёвой (Москва) за предоставление спиртового материала для морфологических исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа О. Г. Овчинниковой выполнена на базе Зоологического института РАН (гостема АААА-А19-119020690082-8) и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-00354-а).

Работа В. С. Сорокиной выполнена на базе ИСиЭЖ СО РАН при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-00354-а) в рамках Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.5 (АААА-А16-116121410121-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лобанов А. М. 1977. Морфология яйцеклада и классификация мух семейства Muscidae. В кн.: К. Б. Городков (ред.). Систематика и эволюция двукрылых. Л.: Зоологический институт АН СССР, с. 57–64.

Лобанов А. М. 1984. К проблеме филогении Muscidae. В кн.: А. М. Лобанов (ред.). Вопросы эволюции и филогении двукрылых. М.; Иваново: Ивановское отделение МОИП, с. 5–17.

Овчинникова О. Г. 1989. Мускулатура гениталий самцов двукрылых Brachycera–Orthorrhapha (Diptera). Труды Зоологического института АН СССР, т. 190, с. 1–166.

Овчинникова О. Г. 1993. Гомологизация склеритов гениталий самцов двукрылых (Diptera, Brachycera) на основе изучения мускулатуры. Энтомологическое обозрение **72** (4): 737–746.

Овчинникова О. Г. 2000. Мускулатура гениталий самцов двукрылых семейства Syrphidae (Diptera). Чтения памяти Н. А. Холодковского. Доклад на 52-м ежегодном чтении 1 апреля 1999 г. СПб.: Зоологический институт РАН, 70 с.

Овчинникова О. Г., Галинская Т. В., Сорокина В. С. 2018. Мускулатура абдоминальных сегментов и терминалий *Musca autumnalis* De Geer, 1776 и *Pyrellia rapax* (Harris, 1780) (Diptera, Muscidae: Muscini). Энтомологическое обозрение **97** (3): 385–398. doi: 10.1134/S0367144518030048. **(**Ovtshinnikova O. G., Galinskaya T. V., Sorokina V. S. 2018. Musculature of the male abdominal segments and terminalia in *Musca autumnalis* De Geer, 1776 and *Pyrellia rapax* (Harris, 1780) (Diptera, Muscidae: Muscini). Entomological Review **98** (6): 678–689**)**. doi: 10.1134/S0013873818060040

Овчинникова О. Г., Сорокина В. С., Галинская Т. В. 2019. Мускулатура абдоминальных сегментов и терминалий самцов *Mydaea urbana* (Meigen, 1826) и *Graphomya maculata* (Scopoli, 1763) (Diptera, Muscidae: Mydaeinae). Энтомологическое обозрение **98** (3): 551–564. doi: 10.1134/S0367144519030079. **(**Ovtshinnikova O. G., Sorokina V. S., Galinskaya T. V. 2019. Musculature of the male abdominal segments and terminalia of *Mydaea urbana* (Meigen, 1826) and *Graphomya maculata* (Scopoli, 1763) (Diptera, Muscidae: Mydaeinae). Entomological Review **99** (5): 628–638**)**. doi: 10.1134/S0013873819050063

Carvalho C. J. B. de, Couri M. S., Pont A. C., Pamplona D., Lopes S. M. 2005. A catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. Zootaxa 860: 1–282.
doi: 10.11646/zootaxa.860.1.1

Fan Zide (ed.). 2008. Fauna Sinica. Insecta 49. Diptera Muscidae (1). Beijing: Science Press, xvi + 1186 p.

Friedrich F., Beutel R. G. 2008. The thorax of *Zorotypus* (Hexapoda, Zoraptera) and a new nomenclature for the musculature of Neoptera. Arthropod Structure & Development **37**: 29–54. doi: 10.1016/j.asd.2007.04.003

Galinskaya T. V., Ovtshinnikova O. G. 2015. Musculature of the male genitalia in *Rivellia* (Diptera: Platystomatidae). ZooKeys **545**: 149–158. doi: 10.3897/zookeys.545.6702

Galinskaya T. V., Gafurova D., Ovtshinnikova O. G. 2018. X-ray microtomography (microCT) of male genitalia of *Nothybus kuznetsovorum* (Nothybidae) and *Cothornobata* sp. (Micropezidae). ZooKeys **744**: 139–147. doi: 10.3897/zookeys.744.22347

Gregor F., Rozkošný R., Barták M., Vaňhara J. 2002. The Muscidae (Diptera) of Central Europe. Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis, Biologia **107**: 1–280.

Hennig W. 1965. Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclorrapha). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde **141**: 1–100.

Hennig W. 1976. 63a. Anthomyiidae [part]. In: E. Lindner (ed.). Die Fliegen der palaearktischen Region. Vol. **7**, pt. 1. Stuttgart: Schweizerbart, p. 1–78.

Huckett H. C. 1965. The Muscidae of Northern Canada, Alaska and Greenland (Diptera). Memoirs of the Entomological Society of Canada **42**: 1–370. https://doi.org/10.4039/entm9742fv

Kutty S. N., Pape T., Pont A., Wiegmann B. M., Meier R., 2008. The Muscoidea (Diptera: Calyptratae) are paraphyletic: Evidence from four mitochondrial and four nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution **49**: 639–652. doi: 10.1016/j.ympev.2008.08.012

Kutty S. N., Pont A. C., Meier R., Pape Th. 2014. Complete tribal sampling reveals basal split in Muscidae (Diptera), confirms saprophagy as ancestral feeding mode, and reveals an evolutionary correlation between instar numbers and carnivory. Molecular Phylogenetics and Evolution **78**: 349–364. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.05.027

Kutty S. N., Meusemann K., Bayless K. M., Marinho M. A. T., Pont A. C., Zhou X., Misof B., Wiegmann B. M., Yeates D., Cerretti P., Meier R., Pape T. 2019. Phylogenomic analysis of Calyptratae: resolving a major radiation of Diptera. Cladistics **35** (6): 605–622. https://doi.org/10.1111/cla.12375

Matsuda R. 1976. Morphology and Evolution of the Insect Abdomen. Headington Hill Hall, Oxford, England: Pergamon Press Ltd., 534 p.

Ovtshinnikova O. G., Yeates D. K. 1998. Male genital musculature of Therevidae and Scenopinidae (Diptera: Asiloidea): Structure, homology and phylogenetic implications. Australian Journal of Entomology **37** (1): 27–33.

Pont A. C. 1986. Family Muscidae. In: A. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of the Palaearctic Diptera. Vol. 11. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 57–215.

Shinonaga S. 2003. A monograph of the Muscidae of Japan. Tokyo: Tokai University Press, 347 p.

Sinclair B. J. 2000. 1. 2. Morphology and terminology of Diptera male terminalia. In: L. Papp, B. Darvas (eds). Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera (with Special Reference to Flies of Economic Importance). Vol. 1. Budapest: Science Herald, p. 53–74.

Skidmore P. 1985. The Biology of the Muscidae of the World. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 550 p.

Sorokina V. S. 2010. The genus *Spilogona* Schnabl (Diptera: Muscidae) in north European Russia: new records and new species. Studia Dipterologica **16** (for 2009) (1–2): 29–39.

Sorokina V. S. 2018. Eleven new species of *Spilogona* Schnabl, 1911 (Diptera, Muscidae) from the Altai Mountains of Russia, with key to species. Zootaxa **4410** (2): 201–250. https://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4410.2.1

Sorokina V. S., Michelsen V. 2014. Contributions to the taxonomy and faunistics of some arctic species of *Spilogona* Schnabl (Diptera: Muscidae). Zootaxa **3814** (4): 512–520. http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3814.4.4

Sorokina V. S., Pont A. C. 2010. An annotated catalogue of the Muscidae (Diptera) of Siberia. Zootaxa **2597**: 1–87. doi: 10.11646/zootaxa.2597.1.1

Sorokina V. S., Shaikevich E. V. 2018. The identification of the species of the Spilogona contractifrons species-group and the Spilogona nitidicauda species-group (Diptera, Muscidae) based on morphological and molecular analysis. European Journal of Taxonomy **484**: 1–26. https://doi.org/10.5852/ejt.2018.484

MUSCULATURE OF THE MALE ABDOMINAL SEGMENTS AND TERMINALIA OF *SPILOGONA* SCHNABL, 1911 (DIPTERA, MUSCIDAE: COENOSIINAE)

O. G. Ovtshinnikova, V. S. Sorokina

Key words: Diptera, sclerites, muscles, genitalia, pregenital segments.

SUMMARY

Structure of the abdominal and pregenital segments and genitalia of males was investigated in *Spilogona* Schnabl, 1911 (*S. tundrae*, *S. sanctipauli*, *S. zaitzevi*) (Muscidae, Coenosiinae). The structure of the sclerites and muscles of the terminal segments in the examined species of *Spilogona* is very similar. Comparison of the genital skeleton and muscles in the studied species of *Spilogona* with those of the previously studied Mydaeinae and Muscinae has shown that males of *Spilogona* are more similar to the Mydaeinae, especially to *Graphomya*, than to the Muscinae. Well-developed pregenital sclerites and muscles of *Spilogona* indicate its basal position in the Muscidae relative to the Muscinae and, probably, the Mydaeinae.

УДК 595.731

ПЕРВАЯ НАХОДКА В РОССИИ ТРИПСА *BOLACOTHRIPS JORDANI* UZEL, 1895 (THYSANOPTERA, THRIPIDAE)

© 2020 г. В. И. Рожина

Калининградская межобластная ветеринарная лаборатория,
отдел исследований подкарантинных материалов
пр. Победы, 55, Калининград, Калининградская обл., 236010 Россия
e-mail: rozhinav@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.01.2020 г.
После доработки 10.08.2020 г.
Принята к публикации 10.08.2020 г.

Сообщается о первой находке трипса *Bolacothrips jordani* в России на территории Калининградской обл. на *Alopecurus pratensis* и *Elytrigia repens.*

Ключевые слова: трипсы, Thysanoptera, фауна, Калининградская область, олигофаги Poaceae, хортобионты.

DOI: 10.31857/S0367144520030089

Изучение фауны трипсов России от первых публикаций 1858 г. (Regel, 1858; Якобсон, Бианки, 1905) и до настоящего времени ведется спорадически. Авторы начала XX в. неоднократно писали, что в сравнении с Западной Европой территория России исследована слабо (Щербаков, 1912; Ион, 1921); это касается и части Восточной Пруссии, которая соответствует современной Калининградской обл. (Priesner, 1917, 1922; Körting, 1931).

Более чем за столетие положение мало изменилось. Исследования видового разнообразия представителей этой группы на территории нашей страны чаще всего имеют прикладной характер и связаны с видами, способными принести сколько-нибудь значимый экономический ущерб. Неудивительно, что при такой степени изученности список видов отряда Thysanoptera, известных из России, очень невелик. По данным 1986 г., для всей территории СССР было известно 280 видов (Мещеряков, 1986). Для сравнения можно отметить, что фауна Китая насчитывает 566 видов, Чехии – 280, Германии – 227, Польши – 226, Румынии – 218, Австрии – 198, Великобритании – 176 видов (Kucharczyk H., Kucharczyk M., 2008; Collins, 2010; Mirab-balou et al., 2011).

В настоящем сообщении приводятся данные о находке нового для фауны России рода и вида – *Bolacothrips jordani*. Этот вид широко распространен в Европе, и его обнаружение в Калининградской обл. представлялось ожидаемым; ранее в бывшем СССР он был указан только для Украины (Дядечко, 1964).

Части растений собирались в хлопчатобумажные мешочки и после незначительного подсушивания разбирались над белым ватманом, насекомые фиксировались в 70%-ном этаноле с последующим изготовлением микропрепаратов в жидкости Хойера по стандартным методикам (Mound, Kibby, 1998). Препараты изучались с помощью микроскопа Zeiss Axio Scope A1 и стереомикроскопа Olympus SZX 16. При идентификации использовались работы следующих авторов: Мещеряков, 1986; zur Strassen, 2003.

Отряд **THYSANOPTERA**

Подотряд TEREBRANTIA

Сем. **THRIPIDAE**

Род **BOLACOTHRIPS** Uzel, 1895

Голова с 2 парами оцеллярных щетинок, немного вытянута между глазами, под сложными глазами слегка сужается, длина головы больше ширины. Усики 7-члениковые, 3-й и 4-й членики с простыми сенсиллами. Фурки средне- и заднегруди без спинулы. Крылья есть или отсутствуют. Ктенидии развиты. Стерниты с дополнительными щетинками (zur Strassen, 2003; Mound, 2011).

Род включает 12 видов, из которых 5 описаны из Палеарктики, 2 – из Афротропической, 4 – из Ориентальной, и 1 – из Австралазийской области (Uzel, 1895; Priesner, 1930; Bhatti, 1983).

Bolacothrips jordani Uzel, 1895.

М а т е р и а л. **Россия.** *Калининградская обл.*: Славский р-н, пос. Гастеллово, 54°59′45.7″ N, 21°30′40.3″ E, смешанный лес, на *Alopecurus pratensis* L., 17.VI.2019 (В. И. Рожина), 1 ♀; пос. Громово, 54°56′25.9″ N, 21°30′29.0″ E, обочина дороги, на *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski, 18.VI.2019 (В. И. Рожина), 1 ♀.

Тело желтое, 6-й и 7-й членики усика, IX и X сегменты брюшка светло-коричневые (рис. 1, *1*). Усики 7-члениковые. Голова с 2 парами оцеллярных щетинок, интероцеллярные щетинки длинные, их длина сравнима с расстоянием между задними глазка́ми, основания интероцеллярных щетинок расположены вне оцеллярного треугольника. Глазки́ отсутствуют или слабо развиты (даже у полнокрылых особей): два задних глазка по размерам сравнимы с омматидиями сложных глаз, передний меньше, иногда расположение глазков определяется только по наличию оранжевого пигментного пятна. Постокулярных щетинок 6 пар, вторая пара щетинок располагается позади 1-й и 3-й (рис. 1, *2*). Максиллярные щупики 3-члениковые (рис. 1, *3*). Фурки средне- и заднегруди без спинулы (рис. 1, *4*). Переднеспинка с двумя парами длинных заднеугольных щетинок (рис. 1, *5*). На заднеспинке расстояние от переднего края до оснований щетинок S1 немного больше длины этих щетинок (рис. 1, *6*). Ктенидии развиты только на VII и VIII тергитах брюшка, гребень из микротрихий на краю VIII тергита не развит. Стерниты с 10–13 дополнительными щетинками.

Длина тела самки 1430–1640, самца – 1070–1250 мкм (zur Strassen, 2003).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Широко распространен в Западной и Центральной Европе (Vierbergen, 2020). В пределах бывшего СССР был известен только с Украины (Тернополь, Ровно и Измаил: Дядечко, 1964). Восточнее, например, в Турции и Иране, этот вид не отмечен (Tunc, Hastenpflug-vesmanis, 2016; Mirab-balou, 2018), нет его и в списке литовской фауны (Ostrauskas, Vierbergen, 2009).

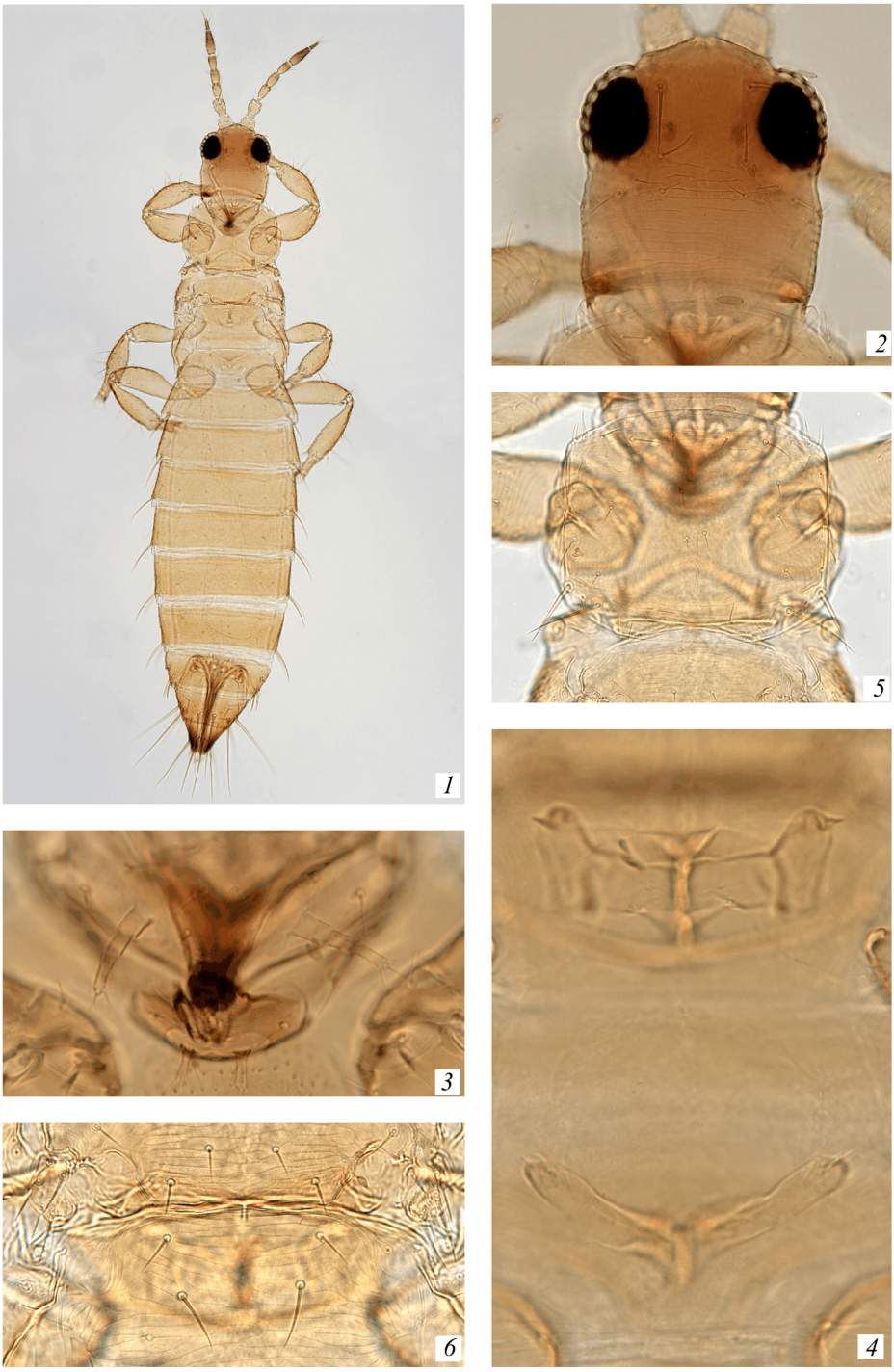

Рис. 1. *Bolacothrips jordani* Uzel (самка).
1 – общий вид, *2* – голова, *3* – максиллярные щупики, *4* – фурки средне- и заднегруди, *5* – переднеспинка, *6* – заднеспинка.

О б р а з ж и з н и. Олигофаг сем. Poaceae, среди растений-хозяев отмечены *Alopecurus, Calamagrostis*, *Dactylis glomerata*, развивается во влагалищах листьев или на молодых частях растений (zur Strassen, 2003). В Калининградской обл. собран на *Alopecurus pratensis* и *Elytrigia repens.*

ОБСУЖДЕНИЕ

Помимо *Bolacothrips jordani*, обнаружение которого возможно и в других западных регионах России, на юге Дальнего Востока может быть найден *B. yasuakii* Masumoto et Okajima, 2002, описанный из региона Канто на японском о. Хонсю. Морфологически *B. yasuakii* отличается 2-члениковыми максиллярными щупиками и равномерной желтой окраской без затемнений (Masumoto, Okajima, 2002).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит Г. Виербергена (G. Vierbergen, Wageningen, the Netherlands), И. А. Гаврилова (Зоологический институт РАН, С.-Петербург), Т. Г. Евдокарову (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск) и М. Масумото (M. Masumoto, Tokyo, Japan) за полезные советы при подготовке публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дядечко Н. П. 1964. Трипсы, или бахромчатокрылые насекомые (Thysanoptera) европейской части СССР. Киев: Урожай, 387 с.

Ион О. 1921. Пузыреногие (Thysanoptera) Петроградской губернии. В кн.: Faunae Petropolitanae Catalogus. Т. 2, № 2, с. 3–16.

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, Ленинградское отделение, с. 380–431.

Щербаков О. С. 1912. О собирании трипсов. Русское энтомологическое обозрение **12**: 175.

Якобсон Г. Г., Бианки В. Л. 1905. Пузыреногие или Колбоногие. Thysanoptera s. Physopoda. В кн.: Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран. СПб.: Издательство А. Ф. Девриена, с. 891–925.

Bhatti J. S. 1983. Revision of thrips species described by Schmutz. Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B für Botanik und Zoologie **84**: 479–507. https://www.jstor.org/stable/41766639

Collins D. W. 2010. Thysanoptera of Great Britain: A revised and updated checklist. Zootaxa **2412**: 21–41. doi: 10.11646/zootaxa.2412.1.2

Körting A. 1931. Beobachtungen über die Fluggewohnheiten der Fritfliege und einiger Getreidethysanopteren. Journal of Applied Entomology **18**: 154–160.

Kucharczyk H., Kucharczyk M. 2008. The Red List of threatened thrips species (Thysanoptera, Insecta) of Middle-Eastern Poland. Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica **43** (1): 297–305. doi: 10.1556/APhyt.43.2008.2.13

Masumoto M., Okajima S. 2002. Two *Bolacothrips* species (Thysanoptera, Thripidae) from Japan. Bulletin of the Japanese Society for Coleopterology **5**: 119–127.

Mirab-balou M. 2018. An updated checklist of Iranian thrips (Insecta: Thysanoptera). Far Eastern Entomologist **361**: 12–36. doi: 10.25221/fee.361.2

Mirab-balou M., Xiaoli Tong, Ji-Nian Feng, Xue-Xin Chen. 2011. Thrips (Insecta: Thysanoptera) of China. Check List **7** (6): 720–744. doi: 10.15560/11009

Mound L. 2011. Grass-dependent Thysanoptera of the family Thripidae from Australia. Zootaxa **3064**: 1–40. doi: 10.11646/zootaxa.3064.1.1

Mound L. A., Kibby G. 1998. Thysanoptera. An Identification Guide (2nd edn). UK, Wallingford: CAB International, 70 p.

Ostrauskas H., Vierbergen G. 2009. Additions to the list of LithuanianThysanoptera and bionomics of some species collected in 1998–2006. Acta Zoologica Lituanica **19** (1): 41–48. doi: 10.2478/v10043-009-0007-6

Priesner H. 1917. Thysanopteren-Fauna Ostpreußen. Schriften der Physikalisch-Ökonomische Gesellschaft zu Königsberg **57**: 50–54.

Priesner H. 1922. Moor-Thripse. Konowia **1**: 177–180.

Priesner H. 1930. Contribution towards a knowledge of the Thysanoptera of Egypt, III. Bulletin de la Societe Royale Entomologique d'Egypte **14**: 6–15.
Regel E. 1858. Ein noch unbeschriebener Thrips, der die Gewächshauspflanzen der St. Petersburger Gärten bewohnt. Bulletin de la Classe physico-mathématique de l'Académie impériale des sciences de Saint-Pétersbourg **16** (21): 333–336.
Tunc I., Hastenpflug-vesmanis A. 2016. Records and checklist of Thysanoptera in Turkey. Turkish Journal of Zoology **40** (5): 769–778. doi: 10.3906/zoo-1512-37
Uzel H. 1895. Monographie der Ordnung Thysanoptera. Königratz, Bohemia, 472 p.
Vierbergen G. 2020. Fauna Europaea: Thripidae Fauna Europaea version 2017.06, URL: https://fauna-eu.org (дата обращения: 13 января 2020).
Zur Strassen R. 2003. Die Terebranten Thysanoptera Europas und des Mittelmeer-Gebietes. Keltern: Goecke and Evers, 277 p. (Die Tierwelt Deutschland, vol. 74).

FIRST RECORD OF THE THRIPS *BOLACOTHRIPS JORDANI* UZEL, 1895 (THYSANOPTERA, THRIPIDAE) IN RUSSIA

V. I. Rozhina

Key words: thrips, Thysanoptera, fauna, Kaliningrad Province, oligophages of Poaceae, hortobionts.

SUMMARY

Data on the first record of *Bolacothrips jordani* in Russia, Kaliningrad Province, taken from *Alopecurus pratensis* and *Elytrigia repens*, are reported.

УДК 595.768.1 (470.344)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ЛИСТОЕДА *OOMORPHUS CONCOLOR* (STURM, 1807) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2020 г. Л. В. Егоров

Государственный природный заповедник «Присурский»
пос. Лесной, 9, Чебоксары, 428034 Россия
e-mail: platyscelis@mail.ru

Поступила в редакцию 20.05.2020 г.
После доработки 29.05.2020 г.
Принята к публикации 29.05.2020 г.

Листоед *Oomorphus concolor* (Sturm, 1807) и подсем. Lamprosomatinae, к которому он относится, впервые обнаружены в европейской части России за пределами Северного Кавказа на территории заповедника «Присурский» (Чувашская Республика).

Ключевые слова: Lamprosomatinae, фауна, заповедник «Присурский», Чувашская Республика.

DOI: 10.31857/S0367144520030090

В ходе изучения фауны жесткокрылых надсем. Chrysomeloidea (Coleoptera) Чувашии, насчитывающей более 250 видов Chrysomelidae (Егоров, Григорьева, 1996; Егоров, Маскинская, 2001, 2004; Егоров, 2015 и др.), найден новый для республики и европейской части России вид *Oomorphus concolor* (Sturm, 1807) из подсем. Lamprosomatinae Lacordaire, 1848.

Работа выполнена на основе коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), где хранится изученный экземпляр *Oomorphus concolor*. Фотография вида с разрешения автора, К. В. Макарова, приведена с сайта www.zin.ru\Animalia\Coleoptera.

Мировая фауна Lamprosomatinae включает 250 видов из 14 родов, объединенных в 4 трибы (Chamorro, Konstantinov, 2011; Chamorro, 2014). В Палеарктике известно 29 видов из 3 родов, большинство из них распространено в Китае (Konstantinov, 2010). Род *Oomorphus* Curtis, 1831 в палеарктической фауне представлен 4 видами из номинативного подрода – 3 восточноазиатскими и *O. concolor*. Этот единственный распространенный в Европе вид указан из многих стран от Испании на западе до Латвии, Украины и юга России на востоке (Konstantinov, 2010), недавно обнаружен в Грузии (Сергеев, 2012) и Иране (юго-западная провинция Чехармехаль и Бахтиария) (Samin et al., 2018). В России он указан из Крыма (Надеин, 2002) и с Северо-Западного Кавказа (Краснодарский край) (Беньковский, 1999; Медведев и др., 2010; Беньковский,

2011). В сопредельной Украине *O. concolor* отмечен из Закарпатья, Карпат, Днепропетровской и Сумской областей (Ильин, 1925; Глобова, 1949; Беньковский, 1999; Надеин, 2002). В Латвии до настоящего времени вид известен только по старой находке в окр. Кокнесе (Lindberg, 1932; Bukejs, 2013).

В Великобритании *Oomorphus concolor* встречается в лесах, парках, на участках с живой изгородью из плюща *Hedera* sp. Жуки собираются кошением по *Hedera* sp., обнаруживаются вместе с личинками в подстилке под этим растением, здесь же зимуют имаго (UK Beetles. www.ukbeetles.co.uk/oomorphus-concolor). В Испании вид собран под пологом широколиственных лесов **(***Quercus robur* L., *Q. faginea* Lam., *Fraxinus excelsior* L., *Acer campestre* L., *Corylus avellana* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Malus sylvestris* Mill.**)** (San Vicente, Cerezo, 2009). В Польше он населяет холмистые ландшафты и предгорья, встречается на опушках лесов, лесных полянах, влажных лугах и в тенистых зарослях; имаго отмечаются с мая по июль (Burakowski et al., 1990). В Грузии вид найден на горном (1400–1450 м над ур. м.) остепненном склоне (Сергеев, 2012). На Украине жуки собраны в лесах, как под пологом, так и на лесных полянах с луговой растительностью (Надеин, 2002). В низкогорном Апшеронском р-не Краснодарского края жуки в значительном количестве были собраны кошением по травянистой растительности под пологом букового леса (Медведев и др., 2010; Б. А. Коротяев, личное сообщение). В Адлерском р-не Краснодарского края (окр. с. Чвижепсе) А. В. Ковалев (Зоологический институт РАН, С.-Петербург; личное сообщение) нашел *O. concolor* в биотопах с *Hedera* sp. В Крыму вид собран в смешанном лесу на высоте 800–1000 м над ур. м. (Надеин, 2002). В целом вид характерен для равнинных (Koch, 1992) и горных лесов (Warchałowski, 2010).

В большинстве европейских стран вид трофически связан с *Hedera helix* L. (Kasap, Crowson, 1976; Koch, 1992; Beenen et al., 2005; Baugnée et al., 2012; Fagot, 2019), указанной в качестве основного в каталоге кормовых растений жуков-листоедов СССР (Медведев, Рогинская, 1988). Имаго питаются листьями, а личинки – листьями и молодыми побегами (по ночам) плюща (UK Beetles. www.ukbeetles.co.uk/oomorphus-concolor). В Великобритании вид изредка питается также на *Astrantia major* L., *Aegopodium podagraria* L. (Duff, 2016), в Болгарии отмечен на *Hedera* sp. и *Aegopodium* sp. (Gruev, Tomov, 1998), в Польше – на *Aegopodium podagraria* L. (Burakowski et al., 1990), на Украине собран на *Aegopodium podagraria* L. (Надеин, 2002). На Северном Кавказе вид связан трофически с *Hedera* sp. (Беньковский, 1999; Зайцев, Медведев, 2009). Таким образом, наблюдения и экспериментальные данные показали, что вид питается на Apiaceae (*Aegopodium podagraria* L., *Astrantia major* L., *Chaerophyllum* L.) (Jolivet, 1978; Warchałowski, 2010) и Araliaceae (*Hedera* L.) (Jolivet, 1978; Petitpierre, 2000; Beenen et al., 2005).

Учитывая удаленность новой находки *Oomorphus concolor* от ближайших местонахождений более чем на 1000 км, редкость вида в коллекциях и отсутствие сведений о его образе жизни в европейской части России, мы приводим здесь характеристику растительности района, в котором он найден.

В Чувашии вид обнаружен в крупнейшем Присурском массиве хвойно-широколиственных лесов на юге республики (здесь располагается Алатырский участок заповедника «Присурский»). В схеме физико-географического районирования Среднего Поволжья описываемая территория относится к Лесостепной провинции Приволжской возвышенности Засурского полесского района смешанных лесов (Физико-геогра-

фическое …, 1964). Согласно схеме ботанико-географического районирования Чувашской Республики (Гафурова, 2014), место находки располагается в пределах Алатырского присурского района южной полосы хвойных и смешанных лесов. Зональный тип растительности – хвойно-широколиственные леса, расположенные в Среднерусской подпровинции Восточноевропейской провинции Европейской широколиственнолесной области (Растительность…, 1980).

В квартале 44 государственного природного заповедника «Присурский», где обнаружен *Oomorphus concolor*, располагается спелый лиственный лес с преобладанием *Ulmus glabra* Huds. и *Tilia cordata* Mill., единичными деревьями *Quercus robur* L., *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L. и *Fraxinus excelsior* L. В подлеске – *Acer platanoides* L., *Corylus avellana* L., *Tilia cordata* и *Picea* × *fennica* (Regel) Kom. В травяном покрове, по данным М. М. Гафуровой, произрастают *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott., *Asarum europaeum* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Carex pilosa* Scop., *Milium effusum* L., *Glechoma hederacea* L., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Galium odoratum* (L.) Scop., *Viola mirabilis* L.; доминирует *Aegopodium podagraria*. Нигде поблизости виды *Hedera* в естественном состоянии не встречаются.

Oomorphus (Oomorphus) concolor (Sturm, 1807) (рис. 1).

М а т е р и а л. **Россия.** *Чувашия*, Алатырский р-н, 4.5 км В с. Атрать, квартал 44 государственного природного заповедника «Присурский», 55°00′01″ N, 46°46′49″ E, спелый лиственный лес

Рис. 1. *Oomorphus concolor* (Sturm), Краснодарский край, Сочи.

(вяз, липа, единичные березы; в подлеске – клен, липа), кошение в подлеске по травостою с доминированием *Aegopodium podagraria*, 26.VI.2019 (Л. В. Егоров), 1 экз.

Трофические связи вида в европейской части России пока не установлены. Возможно, и в Чувашии вид развивается на *Aegopodium podagraria* или других Apiaceae.

Находка *Oomorphus concolor* в центре европейской части России сделана близ восточной границы известного ареала вида и, на наш взгляд, стала результатом многолетних целенаправленных исследований колеоптерофауны на лесных участках, которые в течение столетий почти не подвергались антропогенному воздействию. Именно в таких биотопах на территории заповедников в последние годы найдены редкие для региона виды жесткокрылых (Egorov, Shapovalov, 2017; Ruchin, Egorov, 2018a, 2018b; Tomaszewska et al., 2018; Kazantsev et al., 2019; Егоров, Ручин, 2020). Весьма маловероятны завоз *O. concolor* на территорию заповедника и расширение ареала вида на восток в связи, например, с глобальным потеплением. По мнению ряда исследователей, миграционные возможности вида невелики (Beenen et al., 2005).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность А. О. Беньковскому (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук, Москва), К. С. Надеину (Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut, Müncheberg, Germany), М. Е. Сергееву (Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток), А. Букейсу (A. Bukejs, Daugavpils University, Daugavpils, Latvia) за сведения о публикациях по *Oomorphus concolor* и консультации. Я также признателен Б. А. Коротяеву (Зоологический институт РАН) и А. В. Ковалеву (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург–Пушкин) за сведения о биологии вида; К. В. Макарову (Москва) за фотографию *O. concolor* и М. М. Гафуровой (Чувашский национальный музей, Чебоксары) за консультации по ботанике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Беньковский А. О. 2011. Жуки-листоеды европейской части России (по материалам докторской диссертации). LAP LAMBERT Academic Publishing, 544 с.

Гафурова М. М. 2014. Сосудистые растения Чувашской Республики. Флора Волжского бассейна. Т. 3. Тольятти: Кассандра, 333 с.

Глобова Н. Д. 1949. Жуки-листоїди (Coleoptera, Chrysomelidae) долини середнього Дніпра. Канівський державний університет ім. Т. Г. Шевченка. Наукові записки **8** (6): 73–88.

Егоров Л. В. 2015. Итоги колеоптерологических исследований в заповеднике «Присурский» (Чувашская Республика). Научные труды государственного природного заповедника «Присурский» **30** (1): 122–127. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25293594

Егоров Л. В., Григорьева Т. Г. 1996. К фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Чувашии. Экологический вестник Чувашии **15**: 56–60.

Егоров Л. В., Маскинская О. Н. 2001. Фауна и биотопическое распределение жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) заповедника «Присурский». Научные труды государственного природного заповедника «Присурский» **7**: 31–38.

Егоров Л. В., Маскинская О. Н. 2004. Эколого-фаунистический обзор жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae, Orsodacnidae) природного заповедника «Присурский». Научные чтения памяти профессора В. В. Станчинского **4**: 118–122.

Егоров Л. В., Ручин А. Б. 2020. О новых находках *Melandrya barbata* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Melandryidae) в европейской части России. Эверсманния. Энтомологические исследования в России и соседних регионах **61**: 61–62. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=42551186

Зайцев Ю. М., Медведев Л. Н. 2009. Личинки жуков-листоедов России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 246 с.
Ильин Б. С. 1925. Список жуков Екатеринославской губернии. Русское энтомологическое обозрение **9** (1): 224–228.
Медведев Л. Н., Рогинская Е. Я. 1988. Каталог кормовых растений листоедов СССР. М.: ИЭМЭЖ им. А. Н. Северцова, 192 с.
Медведев Л. Н., Шаповалов М. И., Коротяев Б. А., Цинкевич В. А., Никитский Н. Б. 2010. Семейство Chrysomelidae – Листоеды. В кн.: А. С. Замотайлов, Н. Б. Никитский (ред.). Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов) (Конспекты фауны Адыгеи. № 1). Майкоп: Издательство Адыгейского государственного университета, с. 264–286.
Надеин К. С. 2002. К познанию фауны жуков-листоедов (Coleoptera: Chrysomelidae) Украины. Известия Харьковского энтомологического общества **9** (1–2): 20–21.
Растительность европейской части СССР. 1980. Под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. Л.: Наука, 429 с.
Сергеев М. Е. 2012. Первая находка *Oomorphus concolor* (Coleoptera, Chrysomelidae, Lamprosomatinae) из Грузии. Вестник зоологии (Vestnik Zoologii) **46** (2): 130.
Физико-географическое районирование Среднего Поволжья. 1964. Под ред. А. В. Ступишина. Материалы по природному и экономико-географическому районированию СССР для целей сельского хозяйства. Казань: Издательство Казанского университета, 198 с.
Baugnée J. Y., Duvivier J. P., Fagot J. 2012 (2011). Entretiens sur les Chrysomelidae de Belgique et des régions limitrophes (5). Données inédites sur six espèces rares ou méconnues (Coleoptera, Chrysomelidae). Entomologie faunistique – Faunistic Entomology **64** (4): 89–97.
Beenen R., Winkelman J., van Nunen F. 2005. Aantekeningen over Chrysomelidae (Coleoptera) in Nederland 7. Entomologische Berichten **65**: 128–131.
Bukejs A. 2013. Catalogue of Latvian leaf-beetles (Coleoptera: Megalopodidae, Orsodacnidae & Chrysomelidae). Latvijas Entomologs **52**: 3–57.
Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. 1990. Chrząszcze – Coleoptera. Stonkowate – Chrysomelidae, część 1. Katalog Fauny Polski. XXIII, 16. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, 279 p.
Chamorro M. L. 2014. 2.7.4 Lamprosomatinae Lacordaire, 1848. In: R. A. B. Leschen, R. G. Beutel (eds). Coleoptera, Beetles: Morphology and Systematics (Phytophaga). Vol. 3. Handbook of Zoology. Arthropoda, Insecta. Berlin; Boston: De Gruyter, p. 226–230.
Chamorro M. L., Konstantinov A. S. 2011. Cachiporrini, a remarkable new tribe of Lamprosomatinae (Coleoptera, Chrysomelidae) from South America. ZooKeys **78**: 43–59. doi: 10.3897/zookeys.78.980
Duff A. G. 2016. Beetles of Britain and Ireland. Vol 4. Cerambycidae to Curculionidae. West Runton, Norfolk, United Kingdom: A. G. Duff Publishing, 623 p.
Egorov L. V., Shapovalov A. M. 2017. On the distribution of a poorly known longicorn beetle, *Phymatodes abietinus* Plavilstshikov et Lurie, 1960 (Coleoptera, Cerambycidae: Cerambycinae). Entomological Review **97** (3): 353–356. doi: 10.1134/S0013873817030083
Fagot J. 2019. Entretiens sur les Chrysomelidae de Belgique et des régions limitrophes 9: Les Criocerinae, Eumolpinae et Lamprosomatinae de la faune belge (Coleoptera: Chrysomelidae), catalogue et atlas. Entomologie faunistique – Faunistic Entomology **72**: 79–92.
Gruev B., Tomov V. 1998. Catalogue Faunae Bulgaricae. 3. Coleoptera: Chrysomelidae. Sofia–Moscow: Pensoft Publishers, 160 p.
Jolivet P. 1978. Sélection trophique chez les Clytriae, Cryptocephalinae et Chlamisinae (Camptosomata) et les Lamprosomatinae (Cyclica) (Coleoptera, Chrysomelidae). Acta zoologica et pathologica Antverpiensia **70**: 167–200.
Kasap H., Crowson R. A. 1976. On systematic relations of *Oomorphus concolor* (Sturm) (Col., Chrysomelidae), with descriptions of its larva and of an aberrant cryptocephaline larva from Australia. Journal of Natural History **10**: 99–112.
Kazantsev S. V., Egorov L. V., Ruchin A. B. 2019. Discovery of *Lopheros lineatus* (Gorham, 1883) (Coleoptera, Lycidae) in Mordovia, Central Russia. Entomological Review **99** (5): 656–659. doi: 10.1134/S0013873819050099
Koch K. 1992. Die Käfer Mitteleuropas Ökologie. Band 3. Krefeld: Goecke and Evers, 201 p.
Konstantinov A. 2010. Lamprosomatinae. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 6. Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books, p. 563–564.
Lindberg H. 1932. Käfer, gesammelt in Lettland 1931. Folia zoologica et hydrobiologica **4** (2): 163–166.
Petitpierre E. 2000. Coleoptera, Chrysomelidae I. In: M. A. Ramos et al. (eds). Fauna Ibérica. Vol. 13. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 521 p.
Ruchin A. B., Egorov L. V. 2018a. Discovery of *Allonyx quadrimaculatus* (Schaller, 1783) (Coleoptera Cleridae Clerinae) in Russia. Redia **101**: 143–146. doi: 10.19263/REDIA-101.18.19

Ruchin A. B., Egorov L. V. 2018b. *Leptura aurulenta* (Coleoptera, Cerambycidae), a new record of a very rare species in Russia. Nature Conservation Research **3** (1): 88–91. doi: 10.24189/ncr.2018.003
Samin N., Jêdryczkowski W. B., Warchałowski A., Hawkeswood T. J., Chelav H. S. 2018. A faunistic study of Buprestidae and Chrysomelidae (Coleoptera) from Iran. Euroasian Entomological Journal **17** (4): 276–279. doi: 10.15298/euroasentj.17.4.06
San Vicente I. U., Cerezo F. C. 2009. Primeros registros de *Oomorphus* (*Oomorphus*) *concolor* (Sturm, 1807) para la Comunidad Autónoma del País Vasco (norte de la Península Ibérica) (Coleoptera, Chrysomelidae). Heteropterus Revista de Entomología **9** (1): 61–63.
Tomaszewska W., Egorov L. V., Ruchin A. B., Vlasov D. V. 2018. First record of *Clemmus troglodytes* (Coleoptera: Coccinelloidea, Anamorphidae) for the fauna of Russia. Nature Conservation Research **3** (3): 103–105. doi: 10.24189/ncr.2018.016.
UK Beetles [www.ukbeetles.co.uk/oomorphus-concolor]
Warchałowski A. 2010. The Palaearctic Chrysomelidae. Identification keys. Vol. 1. Warszawa: Warszawska Drukarnia Naukowa, 629 p.

FIRST FIND OF THE LEAF BEETLE *OOMORPHUS CONCOLOR* (STURM, 1807) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) IN EUROPEAN PART OF RUSSIA

L. V. Egorov

Key words: Lamprosomatinae, fauna, «Prisursky» State Nature Reserve, Chuvash Republic.

SUMMARY

Oomorphus concolor (Sturm, 1807) and the subfamily Lamprosomatinae (Chrysomelidae) are recorded for the first time from the European part of Russia where they were found in the «Prisursky» Nature Reserve, Chuvash Republic.

УДК 595.768.24 (470.4/5)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ТРАВОЯДНЫХ КОРОЕДОВ РОДА *THAMNURGUS* EICHHOFF (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE) В ПОВОЛЖЬЕ И НА УРАЛЕ

© 2020 г. С. В. Дедюхин

Удмуртский государственный университет
ул. Университетская, 1/1, Ижевск, 426034 Россия
e-mail: ded@udsu.ru, Olga_Dedyukhina@mail.ru

Поступила в редакцию 29.11.2019 г.
После доработки 20.06.2020 г.
Принята к публикации 20.06.2020 г.

По материалам автора с учетом литературных данных 3 вида травоядных короедов рода *Thamnurgus* Eichhoff, 1864 приведены из Поволжья и с Урала: *Th. caucasicus* Reitter, 1887; *Th. pegani* Eggers, 1933 и *Th. petzi* Reitter, 1901 (= *Th. rossicus* Alekseev, 1957). Первые два вида широко, но мозаично распространены в естественных степных и остепненных ландшафтах Поволжья и Южного Урала. *Thamnurgus pegani* Egg., обнаруженный в 2019 г. в полупустынной и пустынной зонах Нижнего Поволжья (Астраханская обл.), впервые указан для фауны России. *Thamnurgus petzi* в регионе связан с многолетними живокостями рода *Delphinium* L. (*D.* aggr. *cuneatum* Stev. ex DC. и *D.* aggr. *dictyocarpum* DC.), *Th. caucasicus* – вероятно, преимущественно с молочаями (*Euphorbia* spp.) и чертополохами (*Carduus* spp.), *Th. pegani* – монофаг на гармале обыкновенной (*Peganum harmala* L.).

Ключевые слова: травоядные короеды, *Thamnurgus*, Scolytinae, Поволжье, Южный Урал, видовой состав, распространение, кормовые растения.

DOI: 10.31857/S0367144520030107

Короеды рода *Thamnurgus* Eichhoff, 1864[1] связаны преимущественно с травянистыми растениями и распространены в семиаридных и аридных областях Палеарктики (Старк, 1952), а также в Африке и на Мадагаскаре (Pfeffer, 1995). Род включает около 40 видов (Wood, Bright, 1992), из них в Палеарктике известно 11 (Alonso-Zarazaga et al., 2017). В настоящее время палеарктические виды рода разделены на 3 подрода, представители которых резко различаются по строению гениталий самцов и трофи-

[1] Русское название «травоядные короеды» для рода *Thamnurgus* предложил В. Н. Старк (1952) и его приняла Г. О. Криволуцкая (1965), но в названиях некоторых видов эти авторы использовали прилагательное «травяной» (например, желтоногий травяной короед). Это, вероятно, и стало причиной применения в современных работах отечественных авторов (например, Мандельштам и др., 2011) названия «травяные короеды» для всех видов рода *Thamnurgus* со ссылками на работу В. Н. Старка (1952), что, как следует из вышеизложенного, не вполне корректно.

ческим связям. Виды подрода *Thamnurgus* s. str. развиваются исключительно на молочаях (Euphorbiaceae). Все известные кормовые растения видов подрода *Macrothamnurgus* – лютиковые (Ranunculaceae). Виды подрода *Parathamnurgus* развиваются на растениях из разных семейств: сложноцветных (Asteraceae), губоцветных (Lamiaceae), пегановых (Peganaceae) и крайне редко (*Th. caucasicus* на севере Дагестана) – на молочаях (Euphorbiaceae) (Мандельштам и др., 2011). Кроме этого рода, в пределах бывшего СССР с травянистыми растениями из короедов связаны виды рода *Cisurgus* Reitter, 1895 (развиваются в корнях зонтичных) (Pfeffer, 1995), *Hylastinus obscurus* (Marsham, 1802) (развивается в корнях клевера и других травянистых бобовых) (Pfeffer, 1995) и *Dryocoetes krivolutzkajae* Mandelshtam, 2001, развивающийся в корнях родиолы розовой (*Rhodiola rosea* L.) на Камчатке (Сметанин, 2013).

Род *Thamnurgus* из-за нетипичной для короедов кормовой специализации долгое время оставался слабо изученным (Старк, 1952; Pfeffer, 1995). В последние десятилетия увидела свет ревизия этого рода Палеарктики (Мандельштам и др., 2011), а также проведены молекулярно-генетические исследования для уточнения систематического статуса двух ранее описанных видов (Jordal et al., 2013). Опубликованы указания о первых находках представителей рода *Thamnurgus* на востоке Русской равнины и на Урале (Дедюхин, 2006, 2009, 2016а, 2016б, 2018; Мандельштам и др., 2011; Дедюхин и др., 2015; Мандельштам, Егоров, 2018). С 2015 по 2019 гг. автором статьи получены новые данные, существенно расширяющие сведения о травоядных короедах Поволжья и Урала, что и послужило стимулом для написания обобщающей региональной работы, посвященной этому роду.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу статьи положены материалы, полученные в результате многолетних исследований жуков-фитофагов в Поволжье, Вятско-Камском междуречье, Предуралье и на Южном Урале. Травоядных короедов собирали кошением энтомологическим сачком в разных типах растительных ассоциаций, искали на потенциальных кормовых растениях жуков и характерные повреждения стеблей и черешков листьев. Из частей растений, содержащих преимагинальные стадии короедов, в лабораторных условиях выводили жуков.

Помимо собственных материалов изучена коллекция жуков, хранящаяся в фондах Оренбургского заповедника.

При определении видов жуков использованы современные определительные таблицы (Мандельштам, 2002; Мандельштам и др., 2011), наряду с признаками внешнего строения изучались гениталии самцов.

Основной материал хранится в коллекции С. В. Дедюхина, часть материала по всем трем видам передана в коллекцию Зоологического института РАН (ЗИН).

Определения *Thamnurgus petzi* и *Th. caucasicus* проверены М. Ю. Мандельштамом (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На исследуемой территории зарегистрированы 3 вида рода *Thamnurgus*. Ниже проведен их аннотированный список с указанием географических данных, биотопов и кормовых растений. Практически весь изученный материал, за исключением одного экземпляра из фондов Оренбургского заповедника, собран автором, поэтому фамилия сборщика в разделе «Материал» не указывается.

Thamnurgus (**Macrothamnurgus) petzi** Reitter, 1901.

М а т е р и а л. **Россия.** *Оренбургская обл.*: Пономаревский р-н, с. Ефремово-Зыково, коренной берег р. Садак, урочище Белая Гора, 53.39° N, 53.89° E, понижение, окруженное кустарниковой степью, на *Delphinium* aggr. *cuneatum* Stev. ex DC., 15.V.2014, 9 экз. (у 1 ♂ изучены гениталии); там же, кошением по *Euphorbia semivillosa* Prokh., 2 экз.; там же, 3.VI.2015, в стеблях *Delphinium* aggr. *cuneatum* Stev. ex DC., 6 экз. (8 экз. выведены в лаборатории в течение июля–августа из собранных стеблей); Кувандыкский р-н, дер. Айтуар, участок Оренбургского заповедника «Айтуарская степь», балка Жарык, 51.11° N, 57.67° E, высокотравье на дне балки, кошением по *Delphinium* aggr. *dictyocarpum* DC., 24.VII.2017, 1 экз.; г. Кувандык, 51.48° N, 57.36° E, высокотравье на склоне сопки, в стеблях *Delphinium* aggr. *dictyocarpum*, 27.V.2018, 3 экз.; окр. дер. Малое Чураево, заповедник «Шайтан-Тау», 51.66° N, 57.44° E, высокотравье на низкогорном плато, в стеблях *D. dictyocarpum*, 7.VI.2019, 2 экз.; Беляевский р-н, с. Донское, гора Верблюжка, 51.39° N, 56.81° E, кустарниковая степь в ложбине восточного склона, при закладке ходов в основании черешков листьев *D.* aggr. *dictyocarpum*, 25.V.2016, 11 экз. (у 2 ♂ изучены гениталии). *Башкирия*: Зианчуринский р-н, дер. Аютово, урочище Аютовские горы, 52.18° N, 56.51° E, кустарниковая степь в седловине, в стеблях *D.* aggr. *dictyocarpum*, 7.VII.2015, 13 экз.; Ишимбайский р-н, дер. Урняк, шихан Куштау, юго-западный склон, 53.69° N, 56.08° E, высокотравье по краю широколиственного леса, кошением по *D. dictyocarpum*, 20.V.2016, 1 экз.; дер. Шихан, шихан Тратау, 53.55° N, 56.10° E., высокотравье в ложбине восточного склона, в стебле *D. dictyocarpum*, 4.VI.2019, 2 экз.

Центрально- и восточноевропейский вид. Описан из высокогорий Австрийских Альп, впоследствии был указан для Венгрии и Молдавии (Knížek, 2011). На основании молекулярно-генетических исследований (Jordal et al., 2013) в синонимы к этому виду был сведен *Th. rossicus* Alexeev, известный к тому времени из степных резерватов в Курской (Стрелецкая и Казацкая степи) и Липецкой (Галичья Гора) областях на юге Среднерусской возвышенности (Алексеев, 1957; Мандельштам, 2002; Мандельштам и др., 2011). В степных урочищах Центрально-Черноземного заповедника на основном кормовом растении обычен, особенно на некосимых участках (Мандельштам, 2002; Мандельштам, Никитский, 2015).

В 2014 г. *Thamnurgus petzi* был впервые обнаружен нами в лесостепном Заволжье на севере Оренбургской обл. (Дедюхин и др., 2015), а в 2016 г. найден и на Урале (Дедюхин, 2016а, 2016б).

Для территории Урала этот вид ранее не приводился. По личному сообщению М. Ю. Мандельштама (2020) в коллекции ЗИН хранится 1 ♂ *Th. petzi* из коллекции В. Н. Старка (Оренбургская обл., Спасское, 1.VI.1922) с определительной этикеткой Г. Эггерса «*Thamnurgus* spec.». Ранее этот экземпляр был упомянут как *Thamnurgus caucasicus* (Мандельштам и др., 2011), но в дальнейшем было установлено, что определение ошибочно и указание должно относиться к *Th. petzi*. Село Спасское расположено в Саракташском р-не Оренбургской обл. и находится на юго-западных отрогах Южного Урала. Сборы в последующие годы показали, что этот вид довольно широко распространен в степных и лесостепных ландшафтах Предуралья и сопок Южного Урала, но встречается локально.

Основные типы местообитаний *Thamnurgus petzi* в регионе – мезофитные высокотравные или закустаренные участки ложбин на склонах гор и останцов (рис. 1, *1*), а также межгорных седловин и балок.

На Русской равнине вид трофически связан с живокостями (*Delphinium* aggr. *cuneatum* Stev. ex DC., включая *D. rossicum* Litv.), отмечено также заселение жуками

стеблей *Aconitum lasiostomum* Reichenb. ex Bess. В Австрийских Альпах вид развивается на *Aconitum* × *cammarum* L. (= *A.* × *stoerkianum* Reichenb) (Мандельштам, 2002; Мандельштам и др., 2011). По нашим данным, на Южном Урале этот короед развивается на живокостях из урало-западносибирской серии *Delphinium* aggr. *dictyocarpum* DC. (рис. 1, *2*), поэтому не исключено, что *Th. petzi* распространен также на юге Западно-Сибирской равнины и на Западном Алтае.

Жуки закладывают ходы в вегетирующие растения, главным образом в пазуху основания черешка (рис. 1, *3*), а в дальнейшем проникают в сердцевину стебля. Ходы могут заклададываться в черешки как нижних, так и верхних листьев. Отмечены случаи вбуравливания жука в вершину черешка (в месте отхождения листовой пластинки), лист в таком случае усыхает (рис. 1, *4*), а личинка, вероятно, развивается непосредственно в черешке. Молодые жуки появляются в стеблях в конце июня – начале июля во время цветения живокостей. Высота заселенных короедом растений и число цветков у них бывают заметно меньше, чем у неповрежденных экземпляров. Листья с ходами в основании черешков преждевременно желтеют и опадают, а стебель заметно искривляется.

Развитие вида на *Euphorbia semivillosa* требует подтверждения. Не исключено, что выкошенные с молочая единичные жуки случайно попали на крупный куст с растущей рядом живокости клиновидной (с которой и была собрана основная серия) (Дедюхин и др., 2015). Повреждений стеблей молочая обнаружено не было.

Thamnurgus (Parathamnurgus) caucasicus Reitter, 1887.

М а т е р и а л. **Россия.** *Удмуртия*: Воткинский р-н, дер. Поварёнки, склон правого коренного берега р. Кама, 56.83° N, 53.79° E, кошением по разреженной травянистой растительности, 5.V.2001, 1 экз.; Завьяловский р-н, дер. Докша, 56.81° N, 53.75° E, ксеротермный обрывистый склон правого коренного берега р. Кама, 20.VI.2008, 1 экз.; Каракулинский р-н, окр. дер. Быргында, овражно-балочная система долины р. Б. Емаша, 55.93° N, 53.43° E, остепненная опушка широколиственного леса, 24.VI.2003, 1 экз.; Сарапульский р-н, окр. дер. Девятово, 56.53° N, 53.66° E, травянистый склон, 17.V.2007, 1 экз. *Татарстан*: Елабужский р-н, 15 км СВ г. Мамадыш близ с. Большое Елово, степной склон долины р. Вятка, 55.86° N, 51.52° E, кошением, 22.VI.2004, 1 экз. *Башкирия*: Стерлитамакский р-н, окр. дер. Юрактау, восточный склон шихана Юрактау, 53.74° N, 56.11° E, петрофитно-кустарниковая степь вблизи опушки широколиственного леса, кошением, 6.VIII.2019, 1 экз. *Оренбургская обл.*: Кувандыкский р-н, дер. Айтуар, участок Оренбургского заповедника «Айтуарская степь», балка Шинбутак, 51.11° N, 57.67° E, 29.V.2009, 1 ♂ (изучены гениталии) (сборщик не указан; вероятно, В. А. Немков); Беляевский р-н, 3 км З с. Донское, долина р. Урал, подножие горы Верблюжка, луговая степь с крупными куртинами *Euphorbia semivillosa* Prokh., кошением, 25.V.2016, 4 экз. (у 3 ♂ изучены гениталии).

Основной ареал *Th. caucasicus* охватывает юго-восточную Украину (Донецкую и Луганскую области), Болгарию, Крым, Предкавказье, Кавказ, Закавказье, Турцию, Иран (Pfeffer, 1995; Никулина, Мартынов, 2007, 2016; Мандельштам и др., 2011). Вид известен также по единичным находкам в Астраханской обл. (Астрахань, Нижний Баскунчак) (Мандельштам и др., 2011). Для юга Оренбуржья в пределах Урало-Мугоджарской низкогорной степной провинции он приведен в работе Немкова (2011) (на основании единственного экземпляра из Айтуарской степи, см. материал). Указание вида для Оренбургской обл. (Мандельштам и др., 2011) по 1 экз. из коллекции В. Н. Старка ошибочно и должно относиться к *Thamnurgus petzi* (см. выше).

Рис. 1. Местообитания и кормовые растения *Thamnurgus petzi* Rtt. в Заволжье и на Урале.
1 – характерный биотоп *Th. petzi* в лесостепи Заволжья; *2* – *Delphinium dictyocarpum* DC. на шихане Куштау; *3* – самка *Th. petzi*, закладывающая ход в пазухе черешка живокости; *4* – повреждения *Delphinium* aggr. *cuneatum* Stev. ex DC. при заселении жуками *Th. petzi.*

Находки, сделанные в последние 20 лет, показали, что ареал *Th. caucasicus* далеко выходит за пределы Причерноморья и Кавказа и включает значительную часть Русской равнины, а также лесостепные и степные районы Предуралья и низкогорий Южного Урала. Так, в Поволжье и Прикамье *Th. caucasicus* на север доходит до Чувашии (Мандельштам, Егоров, 2018), северо-востока Татарстана и южной части Удмуртии (Дедюхин, 2006, 2009). В Удмуртии, в долине р. Кама и смежных районах, он встречается и в зоне смешанных лесов на север до 57° с. ш.

Вид также найден в лесостепи Приволжья на западе Саратовской обл. Один экземпляр собран в 2006 г. в Репинском лесхозе Балашовского р-на кошением по травянистой растительности в сосновых насаждениях (Володченко, 2011). Кроме того, на сайте Зоологического института РАН (www.zin.ru\Animalia\Coleoptera) представлена

фотография самки *Th. caucasicus*, собранной И. А. Забалуевым в Аткарском р-не Саратовской обл., близ с. Песчанка, 16 мая 2014 г. Был отпрепарирован и изучен также самец этого вида из того же сбора (И. А. Забалуев, личное сообщение).

Основные типы местообитаний *Th. caucasicus* в лесостепной и степной зонах – степные участки на склонах сопок и останцов, а также разнотравные степи в балках и на возвышенных участках пойм. В зоне смешанных лесов на юге Удмуртии он локально распространен по ксеротермным склонам коренных берегов рек с остепненной растительностью. Интересно, что *Th. caucasicus* и *Th. petzi* местами отмечены нами в одной локальной фауне (Стерлитамакские шиханы, гора Верблюжка, Айтуарская степь), но в разных биотопах.

В трофическом отношении *Th. caucasicus* – наименее специализированный вид рода. По литературным данным (Петров, 2005; Мандельштам и др., 2011; Никулина, Мартынов, 2016), его кормовые растения – преимущественно крупностебельные сложноцветные (*Carduus* spp., *Cirsium* spp., *Echinops* spp., *Carthamus lanatus* L.), но он способен заселять также растения из других семейств: шалфей (*Salvia aethiops* L.) (Lamiaceae), коноплю (*Cannabis sativa* L.) (Cannabaceae), хлопчатник (*Gossypium* sp.) (Malvaceae) и молочаи (*Euphorbia* spp.) (Euphorbiaceae).

В Поволжье и на Урале спектр кормовых растений не изучен. Все жуки собраны кошением. В местах находок из потенциальных кормовых растений обычно встречались чертополохи (большей частью *Carduus thoermeri* Weinm., реже *C. acanthoides* L.), практически всегда присутствовали и молочаи (особенно *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit. или *E. semivillosa* Prokh.). Например, кошением в луговой степи с доминированием *E. semivillosa* несколько экземпляров собрано автором статьи в долине р. Урал у подножия горы Верблюжка. Развитие *Th. caucasicus* на молочаях предполагается и в Чувашии (Мандельштам, Егоров, 2018). Вероятно, в Поволжье, как и в других частях ареала, вид может развиваться на растениях из разных семейств, но для точного установления его трофических связей необходимы находки жуков при закладывании ходов.

Thamnurgus (Parathamnurgus) pegani Eggers, 1933.

М а т е р и а л. **Россия.** *Астраханская обл.*: Ахтубинский р-н, 8 км ЮВ с. Болхуны, пески Большие Болхуны (рис. 2, *1*), 47.95° N, 46.49° E, нижняя часть склона долины р. Ахтуба, сбитый прогоном скота участок, в стеблях *Peganum harmala* L., 27.V.2019, 4 экз. (у 2 ♂ изучены гениталии); Красноярский р-н, 12 км СВ пос. Досанг, 46.93° N, 48.03° E, обочина грунтовой дороги в закрепленных песках, в стебле *Peganum harmala*, 28.V.2019, 2 ♂ (у обоих изучены гениталии). Все изученные экземпляры этого вида имеют довольно четкие морфологические отличия (в среднем меньшие размеры более узкого тела, гораздо более нежное и короткое опушение надкрылий) от имеющихся в нашем распоряжении экземпляров *Th. caucasicus*, близкого к нему многоядного вида.

В данной статье *Th. pegani* впервые приводится для фауны России. До наших находок вид достоверно был известен из Армении, Азербайджана, восточной Турции и Туркмении (Мандельштам и др., 2011; Alonso-Zarazaga et al., 2017). В. Н. Старк (1952) указывал его более широкое распространение (Западный Казахстан, Туркмения, Узбекистан, Южная Киргизия и Таджикистан), однако впоследствии эти данные были при-

Рис. 2. Местообитания и кормовые растения *Thamnurgus pegani* Egg. в Нижнем Поволжье.

1 – склон долины р. Ахтуба; *2* – *Peganum harmala* L.; *3* – самка *Th. pegani*, закладывающая ход в стебле гармалы; *4* – повреждение стебля гармалы в основании развилки цветоносов.

знаны ошибочными в связи с отнесением им к *Th. pegani* самок *Taphronurgus exul* Rtt. из Казахстана и Узбекистана (Мандельштам и др., 2011).

Нами вид обнаружен на севере и на юге Астраханской обл. Учитывая удаленность находок друг от друга (160 км), мы предполагаем, что вид широко распространен в антропогенно трансформированных ландшафтах полупустынной и пустынной зон Нижнего Поволжья. Поскольку эти местонахождения *Th. pegani* географически близки к сопредельным районам Западного Казахстана и сходны с ними по ландшафту, очень вероятно, что вид обитает и в этом регионе.

Трофически этот вид связан с гармалой обыкновенной (*Peganum harmala* L.) (порядок Zygophyllales, сем. Peganaceae) (Старк, 1952; Güçlü, Özbek, 2007; Мандельштам и др., 2011) (рис. 2, *2*), ксерофильным растением, произрастающим в нарушенных местообитаниях в полупустынных и пустынных регионах Евразии.

Обстоятельное изучение биологии *Th. pegani* в восточной Турции показало высокий потенциал использования данного вида для биологического контроля над этим многолетним сорняком, токсичным для домашних животных, за счет снижения семенной продуктивности и всхожести семян (Güçlü, Özbek, 2007). По нашим данным, жуки вбуравливаются в пазухи черешков листьев в средней и верхней частях стебля и в основания цветоносов (рис. 2, *3*); поврежденные растения отличаются деформациями и усыханием вершин побегов. Прилегающие к личиночным ходам в глубине стеблей ткани темные (рис. 2, *4*). По литературным сведениям (Güçlü, Özbek, 2007), жуки при заселении заносят в ходы споры гриба *Fusarium oxysporum* Schlechtendal, а личинки питаются уже отмершими тканями и, вероятно, мицелием. Показательно, что подобные потемнения ткани стебля наблюдаются и при заселении живокости личинками *Th. petzi*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко благодарен М. Ю. Мандельштаму (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова) за проверку определения видов короедов и ценные консультации, а также И. А. Забалуеву (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва) за сведения о находках *Thamnurgus caucasicus* Rtt. в Саратовской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. В. 1957. К нахождению короеда рода *Thamnurgus* Eichh. в Курской области. Ученые записки Орехово-Зуевского педагогического института. Серия Факультет естествознания. Кафедра ботаники и зоологии **5** (2): 159–163.

Володченко А. Н. 2011. Итоги изучения фауны короедов среднего Прихоперья. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **196**: 109–117.

Дедюхин С. В. 2006. Редкие виды жесткокрылых (Coleoptera) степного фаунистического комплекса на территории Удмуртии. В кн.: З. Н. Рябинина (ред.). Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Материалы III международной научной конференции. Оренбург: Институт биоресурсов и прикладной экологии, с. 175–177.

Дедюхин С. В. 2009. Материалы к фауне долгоносикообразных жесткокрылых (Coleoptera, Curculionoidea) национального парка «Нечкинский». Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле **2**: 34–48.

Дедюхин С. В. 2016а. Таксономический и хорологический анализ фауны растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) востока Русской равнины. Евразиатский энтомологический журнал **15** (1): 1–11.

Дедюхин С. В. 2016б. Реликтовые элементы фауны жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) востока Русской равнины и их природные резерваты. Вестник Пермского университета. Серия Биология **2**: 124–143.

Дедюхин С. В. 2018. Стерлитамакские шиханы – уникальные резерваты видового богатства и реликтовых элементов фауны растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) Лесостепного Предуралья. В кн.: В. В. Менщиков и др. (ред.). Материалы XVI Всероссийской научно-практической конференции «Зыряновские чтения» (Курган, 6–7 декабря 2018 г.). Курган: Издательство Курганского государственного университета, с. 255–256.

Дедюхин С. В., Созонтов А. Н., Есюнин С. Л. 2015. Интересные находки пауков (Aranei) и растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в лесостепи востока Русской равнины. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле **1**: 66–77.

Криволуцкая Г. О. 1965. 83. Сем. Ipidae – Короеды. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. М.; Л.: Наука, с. 622–639.

Мандельштам М. Ю. 2002. *Thamnurgus rossicus* Alexeev, 1957 (Coleoptera: Scolytidae) – эндемичный короед Центральной России. В кн.: Н. И. Золотухин (ред.). Растительный покров Центрально-Черноземного заповедника. Труды Центрально-Черноземного заповедника, вып. 18. Тула: Гриф и Ко, с. 274–278.

Мандельштам М. Ю., Егоров Л. В. 2018. Новые находки короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) в Чувашской Республике. Научные труды государственного природного заповедника «Присурский», т. 33 (Чебоксары), с. 177–182. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=36952152

Мандельштам М. Ю., Никитский Н. Б. 2015. Короеды (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) и некоторые другие ксилофильные и мицетофильные жесткокрылые Стрелецкого и Казацкого участков Центрально-Черноземного заповедника. Евразиатский энтомологический журнал **14** (4): 334–341.

Мандельштам М. Ю., Петров А. В., Коротяев Б. А. 2011. К познанию травяных короедов рода *Thamnurgus* Eichhoff. (Coleoptera, Scolytidae). Энтомологическое обозрение **90** (3): 595–621.

Немков В. А. 2011. Энтомофауна степного Приуралья (история формирования и изучения, состав, изменения, охрана). М.: Университетская книга, 316 с.

Никулина Т. В., Мартынов В. В. 2007. Аннотированный список видов короедов (Coleoptera: Scolytidae) Юго-Восточной Украины. Известия Харьковского энтомологического общества **14** (1–2): 81–98.

Никулина Т. В., Мартынов В. В. 2016. Жуки-короеды (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) Донецкой промышленно-городской агломерации. 1. Аннотированный список видов. Промышленная ботаника **15**–**16:** 191–200.

Петров А. В. 2005. Фауна короедов (Coleoptera: Scolytidae) Республики Дагестан. Russian Entomological Journal **14** (3): 217–222.

Сметанин А. Н. 2013. Новый вид короеда *Dryocoetes krivolutzkajae* Mandelshtam, 2001 (Scolytidae), обнаруженный на Камчатке. Сибирский экологический журнал **20** (1): 57–59. https://www.sibran.ru/journals/issue.php?ID=148194

Старк В. Н. 1952. Короеды. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 31. М.; Л.: Издательство АН СССР, 462 с.

Alonso-Zarazaga M. A. (Coordinator), Barrios H., Borovec R., Bouchard P., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlaváč P., Korotyaev B., Lyal C. H. C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trýzna M., Velázquez de Castro A. J., Yunakov N. N. 2017. Cooperative catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. Monografías electrónicas S. E. A. **8**: 1–729. URL: http://sea-entomologia.org/monoelec.html

Güçlü C., Özbek H. 2007. Biology and damage of *Thamnurgus pegani* Eggers (Coleoptera: Scolytidae) feeding on *Peganum harmala* L. in Eastern Turkey. Proceedings of the Entomological Society of Washington **109** (2): 350–358.

Jordal B., Gebhardt H., Mandelshtam M. 2013. The red-listed species *Thamnurgus rossicus* in East Europe is a synonym of the rare Central European species, *T. petzi* (Curculionidae: Scolytinae). Zootaxa **3750** (1): 83–88. http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3750.1.6

Knížek M. 2011. Curculionidae: Scolytinae. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 7. Curculionoidea I. Stenstrup: Apollo Books, p. 86–87, 204–251.

Pfeffer A. 1995. Zentral- und Westpaläarktische Borken- und Kernkäfer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae). Entomologica Basiliensia **17**: 5–310.

Wood S. L., Bright D. E. 1992. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: Taxonomic index. Volume A. Great Basin Naturalist Memoirs **13**: 1–833.

DISTRIBUTION AND TROPHIC ASSOCIATIONS OF HERBIVOROUS BARK BEETLES OF THE GENUS *THAMNURGUS* EICHHOFF (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE) IN THE VOLGA REGION AND IN THE URALS

S. V. Dedyukhin

Key words: herbivorous bark beetles, *Thamnurgus*, Scolytinae, Volga Region, Southern Urals, species composition, distribution, host plants.

SUMMARY

Based on the author's and literature data, three species of the scolytid genus *Thamnurgus* Eichhoff, 1864 associated with herbs are reported from the Volga Region and the Urals: *Th. caucasicus* Reitter, 1887, *Th. pegani* Eggers, 1933 and *Th. petzi* Reitter, 1901 (= *Th. rossicus* Alekseev, 1957). Two former species are widely although spottedly distributed in the native steppe and steppefied landscapes of the Volga Region and Southern Urals. *Thamnurgus pegani* was found in 2019 in the semi-desert and desert zones of the Lower Volga area (Astrakhan Province) and is recorded from Russia for the first time. These species have different host plants: *Th. petzi* is associated in the region with perennial species of the genus *Delphinium* L. (*D.* aggr. *cuneatum* Stev. ex DC. and *D.* aggr. *dictyocarpum* DC.), *Th. caucasicus* probably is associated mostly with spurges (*Euphorbia* spp.) and thistles (*Carduus* spp.), while *Th. pegani* is monophagous on *Peganum harmala* L.

УДК 591.9: 595.768.24

КОРОЕДЫ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE): ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ, СОСТАВ И ГЕНЕЗИС ФАУНЫ

© 2020 г. М. Ю. Мандельштам,* А. В. Селиховкин**

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет
им. С. М. Кирова, Институтский пер., 5, С.-Петербург, 194021 Россия
*e-mail: michail@MM13666.spb.edu (автор для переписки);
**e-mail: a.selikhovkin@mail.ru

Поступила в редакцию 23.04.2020 г.
После доработки 20.05.2020 г.
Принята к публикации 20.05.2020 г.

Даны обзор истории изучения, анализ состава и генезиса фауны, экологии и биологии важной группы ксилофильных насекомых – жуков-короедов (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) на Северо-Западе России. Рассмотрена история изучения фауны короедов Северо-Запада с конца XVIII в. по настоящее время; показано, как формировались представления о современном составе фауны. Дан сравнительный анализ фаун Ленинградской, Новгородской, Псковской, Мурманской областей и Республики Карелия в сопоставлении с фаунами сопредельных Эстонии и Финляндии. Обсуждены закономерности распространения «северных» и «южных» видов короедов на территории региона и изменения общего разнообразия фауны в широтном направлении с севера на юг. Состав фауны короедов отдельных областей соотнесен с распространением кормовых растений в послеледниковое время; показано, что граница между подзонами средней и южной тайги, проходящая по территории Ленинградской обл., служит и северным рубежом для распространения многих видов короедов. Особое внимание уделено видам короедов, ареалы которых в европейской части России в последнее время по разным причинам распространились на территорию Северо-Запада, в частности, союзному короеду *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) и видам рода *Scolytus* Geoffroy, 1762, развивающимся на ильмах. Показано, что отсутствие мониторинга популяций заболонников привело к вспышке их размножения, распространению голландской болезни вязов в Ленинградской обл. и к серьезным экономическим убыткам. Названы редкие виды короедов, заслуживающие внесения в региональные «Красные книги», отмечена недостаточность знаний фаун короедов особо охраняемых природных территорий Северо-Запада. Кратко рассмотрено хозяйственное значение наиболее вредных короедов таежной зоны – типографа *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) и сосновых лубоедов рода *Tomicus* Latreille, 1802. Перечислены таксономические проблемы, которые должны быть решены для уточнения состава региональных фаун короедов Северо-Запада. Показана роль ученых Лесного института в Санкт-Петербурге в изучении биологии короедов региона и России в целом.

Ключевые слова: жесткокрылые, короеды, лесная энтомология, Северо-Запад России, стволовые вредители, фауна, Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae.

DOI: 10.31857/S0367144520030119

Короеды (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) – относительно небольшая группа жуков, насчитывающая в мире около 6000 описанных видов (Wood, Bright, 1992; Vega, Hofstetter, 2015), а в России по нашим подсчетам 260 видов, включает целый ряд наиболее опасных вредителей лесного хозяйства. Абсолютное большинство короедов участвует в естественном процессе разложения отмирающей древесины и играет важнейшую позитивную роль в экосистемах; лишь при массовом размножении некоторые виды приводят к деградации лесных сообществ (Raffa et al., 2015). Изучение фауны короедов России продолжается более века; опубликована обобщающая сводка – том «Фауны СССР» (Старк, 1952), однако региональные исследования сохраняют актуальность. Прежде всего, это связано с постоянной динамикой фауны России и отдельных ее регионов, в частности из-за обогащения инвазивными (завозными) видами и видами, расширяющими свои ареалы в силу естественных причин (изменения климата и пр.) (Мандельштам и др., 2018). Кроме того, в результате углубленного изучения фауны короедов России и их систематики с территории страны до сих пор описывают новые для науки виды короедов (Petrov, Shamaev, 2020). Система и номенклатура короедов также меняются (Jordal, Knížek, 2007; Petrov, 2018; Petrov et al., 2019; Mandelshtam, Petrov, 2019), что требует корректировки региональных списков. Главная же причина необходимости региональных исследований в том, что фауна короедов в разных регионах России изучена крайне неравномерно, и мы попытались дать анализ литературы по короедам Северо-Запада России – региона с одной из наиболее полно изученных фаун. В обзоре рассмотрена фауна не всех субъектов Северо-Западного федерального округа, а только Ленинградской, Новгородской, Псковской, Мурманской областей и Республики Карелия, составляющих Северо-Запад европейской части России, что определяется не только размерами журнальной статьи, но и органическим единством фауны названных выделов, а также опытом работы авторов преимущественно в этом регионе. Комплексы короедов зеленых насаждений Санкт-Петербурга и Ленинградской обл. обсуждаются совместно, так как естественной границы между этими двумя субъектами Российской Федерации нет, а население городских насаждений формируется преимущественно мигрантами из окружающих лесов. Список видов короедов рассматриваемых областей вместе с современными данными по фаунам сопредельных Финляндии и Эстонии приведен в табл. 1. Номенклатура короедов приводится по Палеарктическому каталогу жесткокрылых (Knížek, 2011) с исправлениями, сделанными в коллективном каталоге долгоносикообразных жуков Палеарктики (Alonso-Zarazaga et al., 2017). В тексте для обеспечения сопоставимости данных разных авторов используются современные названия родов и видов короедов, за исключением цитат. Полные латинские названия, авторы и даты описания всех таксонов короедов приведены в табл. 1, поэтому в тексте, кроме случаев очевидной необходимости для его понимания, эти данные опущены. Ниже мы последовательно рассматриваем историю изучения и современное состояние познания фауны короедов отдельных регионов Северо-Запада, общие особенности фауны региона и распределения отдельных видов, историю ее формирования с учетом исторических факторов и экспансий ареалов отдельных жуков в последние десятилетия, проблемы вредоносности одних видов и необходимости охраны других.

Таблица 1. Список видов короедов в фауне отдельных регионов Северо-Запада России и сопредельных стран

	Ленинградская обл.	Псковская обл.	Новгородская обл.	Республика Карелия	Мурманская обл.	Эстония	Финляндия
Подсем. SCOLYTINAE Latreille, 1804							
Триба **H y l a s t i n i** LeConte, 1876							
Род ***Hylastes*** Erichson, 1836							
H. angustatus (Herbst, 1793)	+?		+?	+?		+?	+
H. attenuatus Erichson, 1836						+(1)	+
H. brunneus (Erichson, 1836)	+	+	+	+	+	+	+
H. cunicularius Erichson, 1836	+		+	+	+	+	+
H. opacus Erichson, 1836	+	+	+	+	+	+	+
H. plumbeus Blandford, 1894	+			+			
Род ***Hylurgops*** LeConte, 1876							
H. glabratus (Zetterstedt, 1828)	+		+*	+	+	+	+
H. palliatus (Gyllenhal, 1813)	+	+	+	+	+	+	+
Триба **H y l e s i n i n i** Erichson, 1836							
Род ***Hylesinus*** Fabricius, 1801							
H. crenatus (Fabricius, 1787)	+	+*				+	+
H. varius (Fabricius, 1775)	+		+*			+	+
H. wachtli orni A. G. Fuchs, 1906						+	+(E)
Триба **H y l u r g i n i** Gistel, 1848							
Род ***Dendroctonus*** Erichson, 1836							
D. micans (Kugelann, 1794)	+		+	+	+	+	+
Род ***Hylurgus*** Latreille, 1806							
H. ligniperda (Fabricius, 1787)	+	+				+	
Род ***Tomicus*** Latreille, 1802							
T. minor (Hartig, 1834)	+	+	+	+	+	+	+
T. piniperda (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+
Род ***Xylechinus*** Chapuis, 1869							
X. pilosus (Ratzeburg, 1837)	+		+*	+	+	+	+

Таблица 1 (*продолжение*)

	Ленинградская обл.	Псковская обл.	Новгородская обл.	Республика Карелия	Мурманская обл.	Эстония	Финляндия
Триба **P h l o e o t r i b i n i** Chapuis, 1869							
Род ***Phloeotribus*** Latreille, 1797							
Ph. spinulosus (Rey, 1883)	+		+*	+	+	+	+
Триба **P o l y g r a p h i n i** Chapuis, 1869							
Род ***Carphoborus*** Eichhoff, 1864							
C. cholodkovskyi Spessivtsev, 1916	+			+	+	+(E)	+
C. minimus (Fabricius, 1798)	+						+(E)
C. rossicus Semenov, 1902	+			+	+		+
C. teplouchovi Spessivtsev, 1916					+		
Род ***Polygraphus*** Erichson, 1836							
P. poligraphus (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+
P. punctifrons C. G. Thomson, 1886	+	+	+*	+	+	+	+
P. subopacus C. G. Thomson, 1871	+		+*	+	+	+	+
Триба **C o r t h y l i n i** LeConte, 1876							
Род ***Gnathotrichus*** Eichhoff, 1869							
G. materiarius (Fitch, 1858)							+(i)
Род ***Pityophthorus*** Eichhoff, 1864							
P. glabratus Eichhoff, 1878	+(1)			+?		+?	+
P. lapponicus Kurentsov, 1941					+		
P. lichtensteinii (Ratzeburg, 1837)	+	+		+	+	+	+
P. micrographus (Linnaeus, 1758)	+	+	+*	+	+	+	+
P. morosovi Spessivtsev, 1926	+			+	+	+(E)	+
P. traegardhi Spessivtsev, 1921	+			+	+	+	+
Триба **C r y p h a l i n i** Lindemann, 1877							
Род ***Cryphalus*** Erichson, 1836							
C. asperatus (Gyllenhal, 1813)	+			+	+?	+	+
C. saltuarius Weise, 1891	+		+*	+	+	+	+

Таблица 1 (*продолжение*)

	Ленинградская обл.	Псковская обл.	Новгородская обл.	Республика Карелия	Мурманская обл.	Эстония	Финляндия
Род ***Ernoporicus*** Berger, 1917[1]							
E. caucasicus (Lindemann, 1877)							+(E)
Род ***Ernoporus*** C. G. Thomson, 1859							
E. tiliae (Panzer, 1793)	+	+	+*			+	+
Род ***Trypophloeus*** Fairmaire, 1864							
T. alni (Lindemann, 1875)	+	+		+	+	+	+
T. binodulus (Ratzeburg, 1837)	+	+		+	+	+	+
T. bispinulus Eggers, 1927	+	+	+*	+		+	+
T. dejevi (Stark, 1936)							+
T. discedens Palm, 1950	+	+				+	+
Триба **C r y p t u r g i n i** LeConte,1876							
Род ***Crypturgus*** Erichson, 1836							
C. cinereus (Herbst, 1793)	+	+	+*	+	+	+	+
C. hispidulus C. G. Thomson, 1870	+	+	+*	+	+	+	+
C. pusullus (Gyllenhal, 1813)	+	+	+	+	+	+	+
C. subcribrosus Eggers, 1933	+	+		+		+	+
Триба **D r y o c o e t i n i** Lindemann, 1877							
Род ***Coccotrypes*** Eichhoff, 1878							
C. dactyliperda (Fabricius, 1801)	i						
Род ***Dryocoetes*** Eichhoff, 1864							
D. alni (Georg, 1856)	+	+	+*	+	+	+	+
D. autographus (Ratzeburg, 1837)	+	+	+	+	+	+	+
D. baikalicus Reitter, 1899					+		
D. hectographus Reitter, 1913	+	+	+	+	+	+	+
D. villosus (Fabricius, 1792)	+ (1)						
Род ***Lymantor*** Løvendal, 1889							
L. aceris (Lindemann, 1875)						+?	
L. coryli (Perris, 1855)	+	+?		+	+	+	+

Таблица 1 (*продолжение*)

	Ленинградская обл.	Псковская обл.	Новгородская обл.	Республика Карелия	Мурманская обл.	Эстония	Финляндия
Род ***Taphrorychus*** Eichhoff, 1878							
T. villifrons (Dufour, 1843)	+ (1)						
Триба **I p i n i** Bedel, 1888							
Род ***Ips*** DeGeer, 1775							
I. acuminatus (Gyllenhal, 1827)	+	+	+	+	+	+	+
I. amitinus (Eichhoff, 1872)	+	+	+*	+	+	+	+
I. cembrae (Heer, 1836)	i(1)				+		i
I. subelongatus (Motschulsky, 1860)							
I. duplicatus (C. R. Sahlberg, 1836)	+		+*	+	+	+	+
I. sexdentatus (Boerner, 1776)	+	+		+	+	+	+
I. typographus (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+
Род ***Orthotomicus*** Ferrari, 1867							
O. laricis (Fabricius, 1792)	+	+	+	+	+	+	+
O. longicollis (Gyllenhal, 1827)	+			+		+	+
O. proximus (Eichhoff, 1868)	+	+	+*	+	+	+	+
O. starki Spessivtsev, 1926	+		+*	+	+		
O. suturalis (Gyllenhal, 1827)	+	+	+	+	+	+	+
Род ***Pityogenes*** Bedel, 1888							
P. bidentatus (Herbst, 1783)	+	+	+	+	+	+	+
P. chalcographus (Linnaeus, 1760)	+	+	+	+	+	+	+
P. irkutensis irkutensis Eggers, 1910	+			+	+		+
P. quadridens (Hartig, 1834)	+	+		+	+	+	+
P. saalasi Eggers, 1914	+?			+	+		+
P. trepanatus (Nördlinger, 1848)	+					+	+
Род ***Pityokteines*** A. G. Fuchs, 1911							
P. curvidens (Germar, 1824)	+ (1)						
Триба **S c o l y t i n i** Latreille, 1804							
Род ***Scolytus*** Geoffroy, 1762							
S. carpini (Ratzeburg, 1837)						+?	
S. intricatus (Ratzeburg, 1837)	+			+?		+	+

Таблица 1 (*продолжение*)

	Ленинградская обл.	Псковская обл.	Новгородская обл.	Республика Карелия	Мурманская обл.	Эстония	Финляндия
S. laevis Chapuis, 1869	+					+	
S. mali (Bechstein, 1805)	+					+	+(E)
S. morawitzi Semenov, 1902					+		
S. multistriatus (Marsham, 1802)	+					+	
S. pygmaeus (Fabricius, 1787)	+						
S. ratzeburgii E. W. Janson, 1856	+	+	+	+	+	+	+
S. rugulosus (P. W. J. Müller, 1818)	+			+		+	+
S. scolytus (Fabricius, 1775)	+					+	
S. triarmatus (Eggers, 1912)						+	
Триба **X y l e b o r i n i** LeConte, 1876							
Род ***Anisandrus*** Ferrari, 1867							
A. dispar (Fabricius, 1792)	+	+	+	+	+	+	+
Род ***Heteroborips*** Reitter, 1913							
H. cryptographus (Ratzeburg, 1837)	+	+	+*	+	+	+	+
Род ***Xyleborinus*** Reitter, 1913							
X. attenuatus (Blandford, 1894)	+						
Род ***Xyleborus*** Eichhoff, 1864							
X. monographus (Fabricius, 1792)	+?					+?	
Триба **X y l o t e r i n i** LeConte, 1876							
Род ***Trypodendron*** Stephens, 1830							
T. domesticum (Linnaeus, 1758)	+	+		+		+	+
T. laeve Eggers, 1939	+	+		+		+	+
T. lineatum (Olivier, 1800)	+	+	+	+	+	+	+
T. signatum (Fabricius, 1792)	+	+	+*	+	+	+	+
Итого	76	41	40	59	54	70	69

П р и м е ч а н и е. + – распространение подтверждено коллекционным материалом; +? – литературные данные о распространении вида не подтверждены материалом; (1) – вид известен по единичным экземплярам; (i) – вид интродуцирован; (E) – вид в настоящее время в регионе предположительно вымер; * – неопубликованные сборы первого автора. В подсчет включены все виды, кроме заведомо интродуцированных (i) и заведомо не размножающихся в регионах. Фауны Ленинградской обл. и Санкт-Петербурга объединены в одном столбце.

[1] Согласно данным молекулярной филогенетики роды *Ernoporicus* Berger, 1917 и *Ernoporus* C.G. Thomson, 1859 отнесены к самостоятельной трибе Ernoporini Nüsslin, 1911, а род *Trypophloeus* Fairmaire, 1864 – к трибе Trypophloeini Nüsslin, 1911 (Johnson et al., 2020).

Фауна Санкт-Петербурга и Ленинградской области

Первые списки насекомых окрестностей Санкт-Петербурга были составлены И. Георги (Georgi, 1790) и Й. Цедергельмом (Cederhielm, 1798). И. Георги не упоминает ни одного вида короедов конкретно, но указывает, что в Санкт-Петербурге встречается 14 видов рода *Dermestes*, в составе которого К. Линнеем были описаны *Ips typographus*, *Tomicus piniperda* и другие короеды.

Несмотря на то, что, как писал впоследствии А.-Д. Гуммель (Hummel, 1823a), степень доверия к ранним спискам невысокая, поскольку они включали много видов жуков, на Северо-Западе не встречавшихся, в списке Й. Цедергельма (Cederhielm, 1798) фигурировало 4 обычнейших вида короедов хвойных пород Северо-Запада и не было указаний на не обитающие в регионе виды. В монографии Й. Цедергельма была дана характеристика рода *Bostrichus* Fabricius, 1775 (с. 101–102) и под номерами 307–310 (с. 102–103) в этом роде названы как обитатели подкорного пространства виды, известные под современными названиями *Ips typographus*, *Pityogenes chalcographus*, *Polygraphus poligraphus* и *Tomicus piniperda*. Таким образом, работа Й. Цедергельма (Cederhielm, 1798) – это первое упоминание в научной литературе для Санкт-Петербурга таких важнейших вредителей ели и сосны, как короед-типограф *I. typographus* и большой сосновый лубоед (садовник) *T. piniperda*. Помимо описаний работа содержала и увеличенные цветные рисунки этих видов. А.-Д. Гуммель (Hummel, 1823b) считал, что список видов насекомых Санкт-Петербурга после Й. Цедергельма (Cederhielm, 1798) должен быть не просто дополнен, а составлен заново. На основании собственных сборов и по сообщениям коллег он (Hummel, 1822, 1823a, 1823b, 1825, 1827) значительно дополнил фаунистические списки жуков Санкт-Петербурга, доведя число видов короедов до 13.

Основной бедой ранних энтомологических описаний фауны Санкт-Петербурга было то, что публикации не документировались помещением собранных экземпляров в общие коллекции и плохо этикетировались. Проблема систематического изучения энтомологической фауны окрестностей[1] Санкт-Петербурга была поставлена в современном виде впервые Р. Р. Остен-Сакеном (1857). Несомненно новой для России была высказанная им и рядом других энтомологов в 1852 г. мысль о необходимости помещения всех насекомых, найденных в окрестностях Санкт-Петербурга, в публичную коллекцию в Зоологической лаборатории Академии наук для облегчения труда определения насекомых и, главное, для возможности проверки определений в будущем с развитием систематики насекомых. К сожалению, эта задача была решена лишь частично, и экземпляры короедов, упомянутых для Санкт-Петербурга и близлежащих территорий Р. Р. Остен-Сакеном и даже более поздними сборщиками, не удается опознать в современных коллекции Зоологического института РАН (ЗИН) из-за недостаточно полной этикетировки и отсутствия фамилий сборщиков. Р. Р. Остен-Сакен (1857) привел для окрестностей Санкт-Петербурга 27 видов короедов (без учета с синонимичных в современной таксономии названий), из которых только 13 упоминались ранее А.-Д. Гуммелем (см. выше) и еще один Й. Цедергельмом (Cederhielm, 1798). Находки почти всех 27 видов короедов, за исключением немногих, вызывавших сомнения и у самого

[1] Р. Р. Остен-Сакен применял термин «окрестности», не уточняя границ изученной территории.

Р. Р. Остен-Сакена (1857), подтверждаются современными сборами жуков в Ленинградской обл.; на видах, которые, по нашему мнению, определены ошибочно, мы остановимся далее. В фаунистическом списке И. Оберта (1874) было уже 35 видов короедов без учета, по его мнению, синонимичных названий. Еще Р. Р. Остен-Сакен (1857) обратил внимание, что фауны районов, лежащих к северу и к югу от Санкт-Петербурга, значительно различаются и число видов растет с продвижением на юг. В пределах Ордовикского (Силурийского) плато, расположенного к югу от Финского залива, обнаруживается много европейских видов насекомых, не встречающихся в С.-Петербурге и на Карельском перешейке. На этом основании Р. Р. Остен-Сакен (1857) высказал предположение, что исследование, к примеру, удаленного Лужского уезда приведет к находкам новых для региона видов. Действительно, такие виды жуков были собраны В. В. Мазаракием (1902, 1903) в окрестностях станции Преображенская (ныне Толмачево Лужского р-на) и в некоторых других районах бывшей Санкт-Петербургской губернии, но новых для региона видов короедов в его списках не оказалось. Большой вклад в изучение биологии короедов в России и разработке мер борьбы с ними внесли энтомологи Императорского лесного института в Санкт-Петербурге Н. А. Холодковский, И. Я. Шевырёв и А. А. Силантьев, но их интерес к короедам определялся в первую очередь массовым размножением короеда-типографа и задачами практического лесного хозяйства по борьбе с короедами хвойных пород, а не изучением фауны. В заметке А. А. Силантьева (1888) сообщается о первой находке в Санкт-Петербургской губернии *Ernoporus tiliae* на липе мелколистной *Tilia cordata* Mill. и приводится описание строение галерей и фенологии этого вида. Для Петербургской губернии И. Я. Шевырёвым (1891) был приведен целый ряд видов, в том числе впервые отмечен *Ips duplicatus* в Гатчине. Им же впервые указан и *Orthotomicus proximus*, отсутствовавший в более ранних списках И. Оберта (1874) и приведенный как новый вид для области В. В. Мазаракием (1902). Наконец, И. Я. Шевырёв (1891) указал для губернии *Dryocoetes villosus*, которого этот энтомолог хорошо отличал от *D. autographus* (наличие *D. villosus* в фауне Ленинградской обл. обсуждается далее в обзоре короедов, трофически связанных с дубом). П. Н. Спесивцевым (1913 б) впервые была поставлена задача систематических исследований географического распространения короедов в лесах России, решению которой должен способствовать и настоящий обзор. Первой специализированной работой, целиком посвященной фауне короедов Петроградской губернии, следует считать исследование П. Горностаева (1917), инициированное профессором Лесного института Н. А. Холодковским. Материал для этой работы был собран в ближайших окрестностях Петрограда с весны 1915 до начала 1916 г. и включал 40 видов короедов, но были найдены не все приведенные И. Обертом (1874) виды. Определения короедов были проверены в зоологическом кабинете Лесного института П. Н. Спесивцевым, что обеспечило достоверность всех указаний. Примечательно, что, несмотря на рост мегаполиса, в XXI в. многие виды короедов, отмеченные П. Горностаевым (1917), встречаются в северных районах Санкт-Петербурга (Поповичев, 2000) и в настоящее время, хотя количество деревьев хвойных пород, особенно елей, в городских парках резко сократилось.

Большинство исследований короедов в Ленинградской обл. проводили в хорошо освоенных и легкодоступных западных ее частях. Вместе с тем некоторые виды встречаются преимущественно на востоке области, где многие виды, в первую очередь связанные с широколиственными породами, выпадают из состава фауны, и она имеет в целом более северный облик. Пионером изучения восточных районов области был

А. В. Яцентковский (1931), который опубликовал списки короедов Тихвинского р-на. В частности, им впервые был обнаружен в области иркутский гравер *Pityogenes irkutensis irkutensis* (приведен под названием *P. monacensis* Fuchs, 1911), которого нет в западных районах Ленинградской обл. и в сопредельной Эстонии (Voolma et al., 2004); впоследствии этот редкий вид был собран повторно в Бокситогорском р-не также на востоке области первым автором обзора (Мандельштам, 2004). Много видов короедов, часть из них впервые, указал для фауны Ленинградской обл. в фундаментальной монографии В. Н. Старк (1952). К сожалению, после этой работы фауне короедов на Северо-Западе уделялось недостаточное внимание, в результате чего с опозданием были обнаружены экспансии в регион ряда хозяйственно важных видов, *Ips amitinus* и вязовых заболонников из рода *Scolytus*. В двух статьях (Мандельштам, Поповичев, 2000; Мандельштам, Хайретдинов, 2017) была ревизована современная фауна короедов Ленинградской обл. и общее число видов в ней, не считая завезенных, было увеличено до 76 (см. табл. 1), что составляет более четверти фауны России.

Фауна Карелии

Вторым по степени изученности энтомофауны регионом Северо-Запада, несомненно, следует считать Карелию. И. Я. Шевырёв (1891) привел первые списки короедов Олонецкой губернии, включая виды, найденные на Свири[2] в современной Ленинградской обл., в Петрозаводске и других населенных пунктах Карелии. Традиционно фауна Карелии была предметом изучения и финских энтомологов. Первые систематические списки жуков Русской Карелии (Poppius, 1899) включали 27 видов короедов, но страдали очевидной неполнотой. Так, например, в них не был приведен *Trypodendron signatum*, указанный еще И. Я. Шевырёвым (1891) для Петрозаводска. В районирование Фенноскандии были включены не только территории Финляндии, отошедшие после Второй мировой войны к России, но и полностью вся Карелия и Мурманская обл. Соответственно, сведения о короедах этих территорий входят во многие публикации финских исследователей. Фундаментальная монография У. Сааласа в двух томах (Saalas, 1917, 1923), в которой были рассмотрены жесткокрылые Финляндии, связанные с елью, включала обзор видовых ассоциаций короедов на ели, их фенологии, хищников и симбионтов ходах короедов и содержала много сведений о находках короедов на Карельском перешейке в Ленинградской обл., а также и во всей Карелии.

Изучение фауны короедов Карелии после Второй мировой войны было продолжено энтомологами Карельского филиала АН СССР. Из наиболее важных работ следует отметить исследование Э. В. Титовой (1959), посвященное короедам хвойных пород. В этой публикации впервые для Карелии были приведены *Hylastes plumbeus* (под названием *H. obscurus* Chapuis, 1875) и *Pityogenes irkutensis*. Активно расширяющий в последнее время свой ареал *Ips amitinus*, сведения о котором в Карелии появляются существенно позже (Яковлев и др., 1986), в списках видов Э. В. Титовой (1959) отсутствовал. В заповеднике «Кивач» долгое время фауну и биологию короедов и других ксилофагов изучали энтомологи Московского государственного университета леса (Мозолевская и др., 1991), которые дополнили список видов фауны Карелии несколькими редкими видами. Многочисленные публикации сотрудников Института леса из Петрозаводска были посвящены изучению энтомофауны, в том числе фауны короедов,

[2] Указание И. Я. Шевырёва «Свирь» не может быть конкретизировано.

существующих и планируемых охраняемых территорий в Карелии: Национального парка (НП) «Калевальский» (Яковлев и др., 1998), заказника «Кижские шхеры» (Яковлев и др., 1999), НП «Паанаярви» (Yakovlev et al., 2000) и других. Данные о короедах отдельных провинций Республики Карелия в сопоставлении с сопредельной Финляндией и Ленинградской обл. рассмотрены в обзорной статье (Voolma et al., 2004).

Фауна Мурманской области

Первые систематические сведения о фауне короедов области были получены во время работы В. Н. Старка в 1928 г. в Хибинском массиве, по результатам которой была опубликована заметка с описанием видового состава и биологии 47 видов жуков этого подсемейства (Старк, 1931) и кратким упоминанием еще одного, нового вида микрографа рода *Pityophthorus*, которому В. Н. Старк до 1952 г. не дал ни названия, ни описания. Этот список В. Н. Старка был дополнен в статье Г. И. Нестерчука (1930), который проводил сборы в лесах, примыкающих к Мурманской железной дороге, в Повенецком лесничестве на берегу Онежского озера в Карелии и в Имандровском лесничестве на Кольском полуострове (Нестерчук, 1930). Список видов Г. И. Нестерчука (1930) для Имандровского лесничества включал не указанные В. Н. Старком виды короедов, а именно: *Tomicus minor*, *Cryphalus abietis*, *Lymantor coryli*, *Anisandrus dispar* и *Ips subelongatus*. С 1975 г. в Мурманской обл. исследования проводили лесные энтомологи из Московского лесотехнического института **(**Московского государственного университета леса (МГУл)**)**, которые изучали короедов в Кандалакшском и Лапландском заповедниках, а также в лесах Мончегорского лесхоза. В обобщающей статье (Мозолевская, Шарапа, 1996) составлен список насекомых-ксилофагов Мурманской области, включающий 55 видов короедов, в том числе все таксоны, указанные В. Н. Старком (1931, 1952) (кроме *Hylastes septentrionalis* Eggers, 1923 = *H. plumbeus*) и Г. И. Нестерчуком (1930), а также *Hylastes ater*, *Polygraphus griseus* Eggers, 1923 и *Carphoborus teplouchovi*. Впоследствии к этому списку был добавлен найденный в заповеднике «Пасвик» только один вид, недавно появившийся в регионе *Ips amitinus* (Щербаков и др., 2013). Из списка видов фауны Мурманской обл. мы здесь исключаем *H. ater*, который, очевидно, смешивался с *H. brunneus* (этот вопрос подробно обсуждается далее), и *P. griseus*, который мы, как и Г. Сильверберг (Silfverberg, 2004), считаем синонимом *P. poligraphus*. Таким образом, мы насчитываем в фауне короедов Мурманской обл. 54 вида (см. табл. 1).

Фауна Новгородской области

Первые сведения о видовом составе короедов Новгородской губернии содержатся в работе И. Я. Шевырёва (1891) с указанием 4 видов: *Hylurgops palliatus*, *Dryocoetes autographus*, *Ips typographus* и *Pityogenes chalcographus*. Фауна короедов, как и других жуков, в Новгородской обл. изучена несравнимо хуже, чем в сопредельной Ленинградской обл. Основополагающие работы по фауне жуков Новгородской губернии выполнены Ф. А. Зайцевым (1906, 1915), указавшим для области 1390 видов жесткокрылых, среди которых только 19 видов короедов. Позднее для фауны Новгородской обл. были добавлены *Ips amitinus* (Mandelshtam, 1999), *Dryocoetes hectographus* (Лобанов, 2014) и *Dendroctonus micans* (Сажнев, 2016). Интересные сборы были сделаны в Новгородской обл. Т. В. Галасьевой (МГУл), отметившей там редкого *Orthotomicus starki* (Мандельштам, Поповичев, 2000), но большинство ее находок не опубликовано. Первый

автор обзора в 1995 г. проводил сборы короедов в дер. Яблоновка Окуловского р-на, а в 2001 г. – близ дер. Красная Гора Мошенского р-на и в г. Боровичи, что позволило удвоить количество видов, известных из Новгородской обл., доведя его до 40 (см. табл. 1). Необходимы более тщательные исследования фауны этой территории, особенно в связи с экспансией на Северо-Запад вязовых заболонников из рода *Scolytus*. В Красную книгу Новгородской области (2015) не внесен ни один вид из этого подсемейства долгоносиков, и пока фауна области недостаточно изучена, нет оснований рекомендовать к охране какие-либо виды короедов из ее состава.

Фауна Псковской области

Исследования короедов Псковской обл. фрагментарны. Шесть видов: *Tomicus minor*, *Scolytus ratzeburgii*, *Ips typographus*, *I. duplicatus*, *Pityogenes chalcographus* и *Orthotomicus proximus* приводятся для Торопецкого уезда Псковской губернии И. Я. Шевырёвым (1891) и еще один вид – *Anisandrus dispar* – им же указан для Святых Гор (Пушкинских гор). Бóльшая часть Торопецкого уезда сейчас входит в состав Тверской обл., а Куньинский р-н относится к Псковской обл., поэтому неизвестно, для какой из современных областей были указаны виды И. Я. Шевырёвым. Все виды, кроме *Ips duplicatus*, были собраны и нами в современных границах Псковской обл.; хотя нахождение *I. duplicatus* Псковской обл. возможно, в региональный список видов (см. табл. 1) мы его пока не включили. Нам известны лишь две современные публикации, посвященные короедам современной Псковской обл., собранным во время экскурсий в Осынском лесничестве НП «Себежский» в Себежском р-не (Мандельштам, Селиховкин, 2003) и в Островском р-не рядом с дер. Астратово Воронцовской волости (Мандельштам, 2014). Список короедов из этой недостаточно изученной области пока включает 41 вид (см. табл. 1).

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОБЗОР И АНАЛИЗ ФАУНЫ КОРОЕДОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА

Общие особенности фауны

Основу фауны короедов Северо-Запада составляют виды с транспалеарктическим и евро-сибирским типами ареалов. Виды, связанные с широколиственными породами деревьев, встречаются лишь на юге региона; для видов, развивающихся на хвойных и мелколиственных породах, характерно сплошное распространение в регионе. Общее видовое разнообразие короедов, как и большинства других групп насекомых, закономерно возрастает в направлении с севера на юг и юго-запад (см. табл. 1). Если в Мурманской обл. отмечено 54 вида короедов, то в Республике Карелия уже 59, в Финляндии (Rassi et al., 2015) 69, в Эстонии 70, а в Ленинградской обл. (без учета случайных завозов) – 76 видов жуков этого подсемейства. Особенно отчетливо прослеживается эта тенденция на примере заболонников рода *Scolytus*, трофически связанных в Палеарктике преимущественно с лиственными породами деревьев. В Мурманской обл. отмечены всего 2 вида этого рода, один из которых развивается на лиственнице и на сосне. В Финляндии встречается 4 вида *Scolytus*, в Ленинградской обл. и Эстонии – по 8 видов (см. табл. 1). Из-за слабой изученности энтомофауны в общий тренд роста числа видов короедов к югу не вписываются Новгородская и Псковская области, в которых отмечено всего 40 и 41 вид короедов соответственно. Из заболонников в обеих этих областях отмечен лишь транспалеарктический *S. ratzeburgii*, развивающийся на березе. Видов рода *Scolytus*, связанных с широколиственными породами деревьев, в этих

субрегионах не найдено, притом что участие в древостоях широколиственных пород в подтаежной зоне существенно выше, чем в Ленинградской обл. (Ковалева, Ярмишко, 2017). Из 40 видов короедов фауны Новгородской обл. (см. табл. 1) 19 впервые приводятся для нее в настоящем обзоре по сборам первого автора. Лишь две публикации посвящены фауне короедов Псковской обл. (Мандельштам, Селиховкин, 2003; Мандельштам, 2014). После тщательного изучения фауны короедов Новгородской и Псковской областей общее число видов короедов в них должно приблизиться к числу видов, известных из наиболее изученной на Северо-Западе Ленинградской обл. Число достоверно известных для всех регионов Северо-Запада, Эстонии и Финляндии видов короедов (см. табл. 1) составляет 27, т. е., ограничено видовым разнообразием плохо изученных Новгородской и Псковской областей. Для сравнения можно отметить, что в наиболее удаленных и флористически различных Мурманской и Ленинградской областях число общих видов составляет 49 (из 54 отмеченных в Мурманской обл., причем различия приходятся на 5 «северных» видов, не встречающихся в Ленинградской обл. и Финляндии). Мы ожидаем, что после полного выявления фаун короедов Новгородской и Псковской областей 90 % видов в них окажутся общими с наиболее изученной Ленинградской обл., до этого времени проводить количественный подсчет общности фаун представляется нецелесообразным.

Северные виды короедов в фауне Северо-Запада

Специфических для региона северных видов и тем более эндемичных таксонов нет, хотя встречаемость отдельных короедов и заселяемые ими виды кормовых пород меняются в широтном направлении. Единственным вид, который мог бы считаться специфичным для Северо-Запада России, – это *Pityophthorus lapponicus* Kurentsov, 1941. Хотя 11 особей этого вида были впервые найдены В. Н. Старком на веточках усыхающей ели в еловом лесу около оз. Имандра на Кольском полуострове еще в 1928 г. (Старк, 1952), вид был описан А. И. Куренцовым (1941) по материалу из Приморского края. Экземпляры из коллекции В. Н. Старка в Зоологическом институте РАН и Всероссийском институте защиты растений (ВИЗР) обнаружить не удалось, поэтому сравнить их с экземплярами с Дальнего Востока невозможно и не исключено, что они относятся к разным видам (Voolma et al., 2004). Экземпляры с Кольского полуострова, определенные сотрудниками МГУл (Мозолевская, Шарапа, 1996) как *P. lapponicus*, относятся к *Pityophthorus traegardhi* и также не подтвердили находку *P. lapponicus* на Кольском полуострове. Типовая серия *P. lapponicus* в ЗИН сохранилась, и в настоящее время мы склонны считать, что ареал этого вида помимо Кольского полуострова включает лишь Приморский край и о. Сахалин (Мандельштам, Якушкин, 2019).

В пределах Северо-Запада лишь на территории Мурманской обл. встречаются короеды, основные кормовые растения которых – лиственницы (*Larix* spp.); это *Dryocoetes baikalicus*, *Scolytus morawitzi* и *Ips subelongatus* (Нестерчук, 1930; Старк, 1931, 1933; Pfeffer, 1995; Мозолевская, Шарапа, 1996; Voolma et al., 2004). В настоящее время сибирская лиственница *Larix sibirica* Ledeb. на Кольском полуострове не встречается; Ф. Кеппен (1885) проводил западную границу ее распространения по Соловецким островам в Архангельской обл. Г. И. Нестерчук (1930) со ссылкой на Ф. Кеппена (1885) писал, что ранее ареал лиственницы включал Кольский полуостров. Не вызывает сомнения недавнее распространение сибирской лиственницы по всему Северо-Западу в послеледниковое время, о чем свидетельствуют ее находки в современных торфяниках под Псковом (Сукачев, 1924, цит. по: Бобров, 1972). Совсем недавно ареал лист-

венницы *Larix sibirica* на Северо-Западе был сплошным. Сокращение области распространения этой древесной породы в северо-западных областях европейской части России началось в атлантическое время, когда потепление климата способствовало вытеснению лиственничников широколиственными лесами (Бобров, 1972). В результате только на севере (в Мурманской обл.) сохранились реликтовые популяции лиственничных видов короедов, которые раньше, очевидно, были широко распространены и в более южных районах Северо-Запада. В. Н. Старк (1931) обнаружил единичные деревья лиственницы на южном побережье Кольского полуострова, но лиственничные виды короедов были найдены им и в его центре на сосне; на сосне же эти виды отмечены в недавнее время Е. Г. Мозолевской и Т. В. Шарапой (Мозолевская, Шарапа, 1996). *Ips subelongatus* часто морфологически не отличим от *I. cembrae* (Douglas et al., 2019) и с уверенностью сказать, какой именно вид находили в Мурманской обл., без новых сборов и молекулярного анализа невозможно, тем более что тип *I. subelongatus* в коллекции В. Мочульского в Зоологическом музее Московского государственного университета (МГУ) не сохранился (Мандельштам, Никитский, 2010). *Ips subelongatus* завозили с лесоматериалами из азиатской части России в Финляндию (Siitonen, 1990). Очевидно, завозом следует объяснять и единичную находку *I. cembrae/subelongatus* на ели в Санкт-Петербурге («Лесной, 21.VI.1944, Ю. Викторов»; ЗИН) (Мандельштам, Поповичев, 2000). В крупном искусственном массиве лиственницы (Линдуловская роща, пос. Рощино, Выборгский р-н), существующем в Ленинградской обл. с XVIII в., несмотря на наличие разновозрастных, в том числе крупноствольных ветровальных деревьев, лиственничные виды короедов не обнаружены; на лиственнице мы здесь изредка отмечали только виды, заселяющие в окружающих лесах преимущественно ель и сосну: *Hylurgops palliatus* и *Trypodendron lineatum*. Ближайшие к территории Северо-Запада России точки находок *I. subelongatus* расположены на юге Архангельской обл. (Каргополь) (Старк, 1933, 1952), а *I. cembrae* – в Московской обл., где жуки были собраны не под корой деревьев, а в лесной подстилке (Петров, Никитский, 2001).

Южные виды короедов в фауне Северо-Запада

Транспалеарктические виды короедов развиваются преимущественно на хвойных породах деревьев, широко распространенных в таежной зоне Евразии. Соответственно, такие виды короедов присутствуют и во всех районах Северо-Запада. Напротив, короеды, обитающие на лиственных, особенно широколиственных породах деревьев, как правило, имеют менее обширные ареалы, ограниченные не только по широтному, но и по долготному простиранию. Хорошим примером может служить распространение в Палеарктике видов рода *Scolytus* (Старк, 1952; Petrov et al., 2019), в России населяющих преимущественно широколиственные леса европейской части и юга Дальнего Востока. Как уже упоминалось, число видов этого рода быстро возрастает с продвижением к югу (Старк, 1952). Единственный транспалеарктический вид в этом роде – развивающийся на березе *S. ratzeburgii*, который на Северо-Западе встречается повсеместно и дальше других форм распространен на север вплоть до центральных районов Мурманской обл. (Мозолевская, Шарапа, 1996). В Карелии к видам этого рода добавляется *S. rugulosus*, распространенный на север до широты Архангельска (Schedl, 1981), но отсутствующий на Кольском полуострове. Для Карелии, видимо, по случайным залетам приводится еще *S. intricatus* (Silfverberg, 2004), что удивительно, так как кормовое растение этого вида – дуб – в Карелии не встречается. Северная естественная граница распространения остальных видов заболонников на Северо-Западе проходит

по Ленинградской обл. (по 60-й параллели). *Scolytus laevis* распространен на север до южного побережья Ладожского озера (Мандельштам, Поповичев, 2000) и до южного побережья Финского залива в Эстонии (Voolma et al., 2000, 2004), несмотря на то, что ильмы спорадически встречаются севернее, в южной Карелии, например, на о. Кижи и в южной Финляндии. *Scolytus mali* найден в яблоневых садах усадьбы Александрино в Санкт-Петербурге (Мандельштам, Хайретдинов, 2017) и не продвигается далее на север в Карелию (Silfverberg, 2004), в Финляндии он считается вымершим видом. *Scolytus intricatus* также встречается преимущественно к югу от Санкт-Петербурга (об этом виде еще будет сказано далее). Аванпостом для недавно появившихся на Северо-Западе вязовых заболонников *S. multistriatus*, *S. scolytus* и *S. pygmaeus* на Северо-Западе стали старые городские посадки ильмов в Санкт-Петербурге (Мандельштам, Поповичев, 2000; Мандельштам, Хайретдинов, 2017).

Таким образом, северным пределом распространения многих «южных» видов короедов служит граница между средней и южной тайгой, проходящая на территории Северо-Запада по Ленинградской обл., северному побережью Финского залива, а восточнее – южнее Ладожского озера и по Тихвинскому р-ну, т. е. существенно южнее долины р. Свирь (Геоботаническое районирование…, 1989). Это вполне естественно, так как южная подзона тайги характеризуется участием в древостоях широколиственных пород, отсутствующих или встречающихся единично севернее. При этом форпостами распространения южных видов короедов служат пойменные леса крупных рек, старые городские и пригородные парки и экстразональный округ Ордовикского плато с карбонатными почвами. Наиболее показателен в этом отношении пример дуба *Quercus robur* L. и обитающих на нем короедов. Дуб по долинам рек продвигается на север в европейской части России на 200–300 км дальше, чем по междуречьям (Смирнова, Турубанова, 2004). Распространению дуба на север способствует более мягкий климат побережья Финского залива и Санкт-Петербурга. Исторические посадки дуба в пригородных парках обеспечивают наличие большого числа крупных деревьев. Соответственно, наиболее северные находки типичного для этого вида деревьев дубового заболонника *Scolytus intricatus* сделаны в парке «Дубки» Сестрорецка (сборы В. Н. Прасолова) на юге Карельского перешейка и в парке Ораниенбаума. Обычным и даже многочисленным *S. intricatus* становится лишь в пойме р. Луга, в 130 км южнее самых северных точек находок заболонника. В Лужском р-не Ленинградской области и южнее в зоне подтайги (хвойно-широколиственных лесов) в междуречьях дуб нечаст и *S. intricatus* до сих пор достоверно не зарегистрирован в Псковской (Мандельштам, Селиховкин, 2003; Мандельштам, 2014) и Новгородской областях. Севернее дуб растет в парке «МонРепо» в Выборге, но там популяция дуба невелика и специфические короеды на нем не найдены.

Пыльца дуба присутствует в споро-пыльцевых спектрах древнего голоцена на юге Карелии, в раннем голоцене ареал дуба доходил до Кольского полуострова, в среднем голоцене ареал дуба еще расширился и его пыльца найдена даже на севере Кольского полуострова (Смирнова, Турубанова, 2004). В позднем голоцене дуб исчез с Кольского полуострова, но ареал его в Карелии оставался прежним. Современный ареал дуба существенно отличается от позднеголоценового, на территории Карелии естественных древостоев дуба нет (Ареалы…, 1977) и, соответственно, дубовые короеды не встречаются. Отдельные посадки дуба есть и в Карелии, например на о. Валаам, но специфический для дуба *S. intricatus* здесь уже не обнаруживается. Очевидно, ранее дубовые короеды были распространены дальше на север, и «воспоминанием» об этом могут

служить находки домового древесинника *Trypodendron domesticum* в заповеднике «Кивач» (Полевой и др., 2017) и на о. Валаам. Несмотря на то, что этот вид многояден и может развиваться на осине и березе, его ареал в основном повторяет ареал дуба и можно думать, что в южной Карелии он сохранился с тех времен, когда дуб был распространен севернее. Действительно, немногим более двух веков назад дуб рос гораздо севернее современной границы (Паллас, 1773, цит. по: Смирнова, Турубанова, 2004).

Преимущественно на дубе развиваются еще три южных вида короедов, зарегистрированные по единичным находкам в Ленинградской обл. Р. Р. Остен-Сакен (1857) с некоторыми оговорками упоминает сообщение А.-Д. Гуммеля (Hummel, 1825) о находке в Царском Селе (ныне г. Пушкин) графом Карлом Густавом Маннергеймом дубового непарного короеда *Xyleborus monographus*. Этот вид был исключен из списка современной фауны Ленинградской обл. (Мандельштам, Поповичев, 2000) из-за отсутствия материала по нему в музеях Санкт-Петербурга и Эстонии (Voolma et al., 1997, 2004). Для Эстонии и Латвии в современных каталогах *X. monographus* по-прежнему приводится (Silfverberg, 2004) и, возможно, до сих пор изредка встречается в Ленинградской обл.

В коллекции ЗИН есть единичные экземпляры *Dryocoetes villosus* и *Taphrorychus villifrons* из Санкт-Петербурга (Мандельштам, Поповичев, 2000). Старые сведения о находках *D. villosus* в Санкт-Петербурге (Hummel, 1823b; Остен-Сакен, 1857; Мазаракий, 1903) несомненно относятся к *D. autographus*, однако сохранившийся в коллекции ЗИН экземпляр из коллекции П. П. и А. П. Семеновых-Тян-Шанских и указание И. Я. Шевырёва (1898) свидетельствуют о возможных редких находках южного вида *D. villosus* у северной границы ареала дуба, что еще раз подтверждает мнение Р. Р. Остен-Сакена (1857) о необходимости сохранения экземпляров хотя бы редких находок в публичных коллекциях для обеспечения возможности проверки старых определений. *Dryocoetes villosus* и *Taphrorychus villifrons* – многоядные виды, развивающиеся не только на дубе, но и на грабе и буке; их ареалы расположены далеко к югу от Ленинградской обл. Тем не менее, были возможны случайные залеты или завозы на Северо-Запад с посадочным материалом видов, обычных на юге европейской части, тем более что даже бук до 1917 г. высаживали в поместьях под Санкт-Петербургом (Мандельштам, Поповичев, 2000), например, в Сиверской и в Дудергофе. В отличие от ситуации со *Scolytus intricatus*, эти находки, по-видимому, не отражают прежнее распространение видов на Северо-Западе в голоцене, а обусловлены антропогенным фактором.

Для связанных трофически с ясенем *Hylesinus crenatus* и *H. varius* северная граница распространения – городские посадки Санкт-Петербурга (Горностаев, 1917; Старк, 1952; Мандельштам, Поповичев, 2000; Petrov, 2018). Ясень распространен и севернее, по побережью Финского залива на Карельском перешейке, но там эта древесная порода встречается редко и поселений ясеневых лубоедов рода *Hylesinus* не обнаружено. Южнее ясеневые лубоеды встречаются преимущественно в старых парках, например Александровском парке Пушкина, Дворцовом парке Гатчины, а из естественных местообитаний – в экстразональном округе Ордовикского плато (Геоботаническое районирование…, 1989), в частности в ясеневниках Вороньей горы (Дудергофские высоты), в районе пос. Оржицы (Ломоносовский р-н), вдоль Балтийско-Ладожского уступа в пос. Копорье. Площади, занятые ясеневыми лесами в Новгородской и Псковской об-

ластях, более чем вдвое превышают таковые в Ленинградской обл. (Ковалёва, Ярмишко, 2017), но из-за слабой изученности энтомофауны этих территорий *H. varius* обнаружен в Новгородской обл. только в городских посадках в Боровичах, а *H. crenatus* в Псковской обл. – только в придорожных посадках близ г. Себеж.

Липа мелколистная встречается в качестве примеси и в лесах южной Карелии. На ней на Северо-Западе живет один специфический короед – липовый крифал *Ernoporus tiliae*, который обычен в Санкт-Петербурге (Силантьев, 1888; Горностаев, 1917; Поповичев, 2000), в пригородных парках и пойменных лесах Ленинградской обл. (Мандельштам, Поповичев, 2000), найден также в хвойно-широколиственных лесах Псковской обл. (Мандельштам, Селиховкин, 2004) и в Новгородской обл., но отсутствует в Карелии (Silfverberg, 2004). Приведенных примеров достаточно, чтобы показать, что Ленинградская обл. представляет собой пограничную территорию для продвижения «южных» видов короедов на север.

Несколько сложнее обстоит дело с «южными» видами короедов, обитающими на хвойных и мелколиственных породах деревьев. Наличие кормовых пород для них не служит лимитирующим распространение фактором, но многие виды, в том числе связанные с повсеместно распространенной сосной, на севере становятся редкими, спорадичными. Например, *Hylurgus ligniperda*, отмеченный для Ленинградской обл. еще И. Обертом (1874), сейчас встречается здесь по нашим данным только в Лужском и Гатчинском районах (Мандельштам, Хайретдинов, 2017). Небольшая серия жуков этого вида лишь относительно недавно была собрана в ловушки с терпентином смолы/этанолом в Эстонии К. Воолма (Voolma et al., 1998). Этот вид встречается в Латвии (Telnov et al., 1997) и в сопредельном Себежском р-не Псковской обл. (Мандельштам, Селиховкин, 2003). В Карелии и Финляндии (Heliövaara et al., 1998; Silfverberg et al., 2004; Voolma et al., 2004; Rassi et al., 2015) этого вида нет. Редкими на Северо-Западе становятся такие типично сосновые виды как *Pityophthorus glabratus*, *Orthotomicus longicollis*, а *Hylastes ater*, *H. angustatus* и *H. attenuatus*, по-видимому, вовсе не живут в регионе (Mandelshtam, Petrov, 2019); причиной этого, вероятно, могут быть климатические факторы. Виды, трофически связанные с березой, ольхой и осиной, встречаются по всему Северо-Западу, за исключением *Trypophloeus discedens*, который севернее пос. Кузнечное (Приозерский р-н Ленинградской обл.) не найден и становится обычным лишь на юге Псковской обл. в НП «Себежский», для которого ранее был указан как *T. asperatus grothii* Hagedorn, 1904 (Мандельштам, Селиховкин, 2003). Лишь один «южный» вид – многоядный *Lymantor coryli* – доходит на севере до Кольского полуострова (Нестерчук, 1930; Мозолевская, Шарапа, 1996), где обнаружен на необычном кормовом растении – рябине *Sorbus aucuparia* L.

Новые для фауны Северо-Запада виды короедов

Современное распространение короедов на территории Северо-Запада России, как и на территории северных стран Европы (Lekander et al., 1977), определяется в первую очередь наличием кормовых пород, их встречаемостью, а также климатическими факторами, способом ведения лесного хозяйства и наличием спелых ненарушенных насаждений и, в меньшей степени, недавним естественным расширением ареала и непреднамеренной интродукцией чужеродных видов. После окончания покровного оледенения вслед за кормовыми породами по территории Северо-Запада распространились связанные с ними короеды, в частности, все встречающиеся здесь виды короедов хвой-

ных пород. Жуки-короеды распространяются гораздо быстрее, чем деревья, служащие им кормовыми породами, за редкими исключениями. Наиболее наглядна в этом отношении послеледниковая история расселения ели (Moe, 1970) и поселяющегося на ней короеда *Ips amitinus* (Økland et al., 2019). Ель появилась в Восточной Финляндии примерно за 3 тыс. лет до н. э., и ей потребовалось 2000 лет, чтобы проникнуть в северо-восточную часть Швеции. Показательно, что в южных частях современного ареала в Швеции ель появилась еще позже, около 1000–1500 гг. н. э. *Ips amitinus* появился в Северной Европе намного позже родственного *I. typographus*, но недавняя экспансия *I. amitinus* на всем пути от Центральной Европы до наиболее северных хвойных древостоев была быстрой (Økland et al., 2019). В цитируемой работе было сделано предположение, что *I. amitinus* отсутствовал в северном ледниковом рефугиуме для европейской ели на Русской равнине и что экспансия вида из ледниковых убежищ в горах Центральной Европы на север могла быть замедлена по ряду причин. Среди этих причин (Økland et al., 2019) рассматривались наличие экологических барьеров для расширения ареала в виде послеледниковых сухих равнин и болот в Центральной и Юго-Восточной Европе; хозяйственная деятельность человека, приведшая к массовой вырубке хвойных лесов на пути расширения ареала; фрагментация лесных массивов и неблагоприятный климат вне горных местностей континента для адаптированного к холоду вида. Как только *I. amitinus* добрался до пояса бореальных лесов Европы в XX в., расширение ареала стало стремительным.

Впервые экспансия ареала *I. amitinus* была отмечена в Эстонии, когда за два года вид исходно обычный в южных частях страны (Zolk, 1932) оккупировал всю ее территорию (Zolk, 1935). *Ips amitinus* впервые был отмечен в южной Финляндии в районе Тусула в 1951 г. (Nuorteva, 1955; Koponen, 1975) и, очевидно, несколько раньше он появился в Ленинградской обл. (Mandelshtam, 1999). Вид стремительно распространялся на север (Koponen, 1975, 1980). В 1968 г. он впервые был отмечен уже в северо-восточной Финляндии на границе с современным НП «Паанаярви» в северной Карелии (Muona, Viramo, 1986), где еще в 1960 г., по всей видимости, отсутствовал (Lindroth, 1960). К 1996 г. *I. amitinus* достиг Мурманской обл. и в 2011 г. уже был отмечен в заповеднике «Пасвик» на сосне у северной границы распространения хвойных лесов (Щербаков и др., 2013). В настоящее время *I. amitinus* встречается во всех регионах Северо-Запада и повсюду обычен, хотя и не очень многочислен (см. табл. 1). Этот вид, селящийся на Северо-Западе на сосне и ели, здесь не причиняет особого вреда, но после интродукции в Западную Сибирь дал вспышку размножения, приведя к массовому усыханию кедра в Томской и Кемеровской областях (Керчев и др., 2019). Нельзя исключить, что в Западную Сибирь *I. amitinus* попал именно с Северо-Запада России. Во всяком случае, этот пример показывает, что и в течение последних 70 лет фауна Северо-Запада обогатилась новым нежелательным видом короедов. В начале XX в. распространение *I. amitinus* в Российской Империи было ограничено входившей в ее состав Польшей, но в своей знаменитой монографии «Загадка короедов» энтомолог Лесного института в Санкт-Петербурге И. Я. Шевырёв (1905) уже уделил должное внимание этому виду, дал его первые в отечественной литературе изображения и предложил для него ныне широко употребляемое русское название – «союзный короед» (Керчев и др., 2019). Размножение *I. amitinus* в Эстонии, как уже было отмечено, датируется 30-ми годами XX века (Zolk, 1932, 1935), в Ленинградской обл. этого вида не было (Яцентковский, 1930, 1931) и впервые он был собран лишь в 1976 г. (Mandelshtam, 1999), т. е. значительно позже, чем он мог в действительности появиться, из-за отсут-

ствия постоянного мониторинга фауны короедов Северо-Западного региона. В этом случае катастрофических для лесного хозяйства последствий не было, но вероятность вспышек размножения *I. amitinus* на вновь освоенной территории в будущем существует (Økland et al., 2019).

Не так обстоит дело со вспышкой размножения вязовых заболонников рода *Scolytus* в Санкт-Петербурге, меры по предотвращению которой запоздали, и короедами был нанесен значительный экономический ущерб в результате повреждения деревьев и еще в большей степени из-за распространения смертельного для ильмовых заболевания – голландской болезни вязов (Калько, 2008, 2009). Сам возбудитель голландской болезни *Ophiostoma ulmi* в Ленинградской обл. из усыхающих древесных пород был выделен еще в 1972 г. А. Я. Семеновым, и этот патоген неоднократно выделяли из усыхающих яблонь (Калько, 2009). Проникновение на территорию Северо-Запада вязовых заболонников рода *Scolytus*, несомненно, послужило развитию катастрофической эпифитотии, так как эти короеды способствовали быстрому распространению голландской болезни вязов, и, возможно, именно они занесли новый высокоагрессивный патоген *Ophiostoma novo-ulmi* (Калько, 2009; Селиховкин и др., 2020).

Вязовые заболонники в окрестностях Санкт-Петербурга впервые зарегистрированы в 1995 г. в Пушкине (Щербакова, 2008) и далее распространились к северу в городские парки. Именно в Пушкине были проведены первые массовые вырубки вязов, погибших и увядающих вследствие голландской болезни в конце 1990-х гг. (Калько, 2009). Первые сообщения в печати о находках *Scolytus multistriatus* в Ленинградской обл. появились в 1997 г. (Мандельштам, 1998), когда вид был найден в центре Санкт-Петербурга (сквер на Вяземском бульваре на Петроградской стороне) и в парках северной части города (парк Политехнического института) (Поповичев, 2000). В это время, а может быть и раньше, он уже встречался в пойменных лесах р. Луга близ пос. Толмачево (Мандельштам, Поповичев, 2000). Точное время появления *S. multistriatus* установить трудно, поскольку короедам пойменных лесов внимания традиционно уделялось меньше, чем вредителям лесообразующих пород (Мандельштам, 1998). То же касается и датировки появления в Санкт-Петербурге *S. scolytus*. Заболонник-разрушитель *S. scolytus* (как *S. destructor* Oliv.) был приведен для окрестностей Санкт-Петербурга В. И. Мочульским в его рукописном каталоге жуков этого региона 1840-х гг. (Остен-Сакен, 1857), но весьма вероятно, что указание относится к *S. ratzeburgii* E. W. Janson, 1856, описанному позднее; оно было повторено И. Обертом (1874). По этим соображениям и из-за отсутствия вида в собственных сборах и другом коллекционном материале *S. scolytus* не был включен в список фауны Ленинградской обл. (Мандельштам, Поповичев, 2000). В коллекции Б. В. Соковского (Зоологический музей МГУ) обнаружен экземпляр этого вида с этикеткой «Петербург, М. Старов» без даты сбора, который мы относим к периоду после реформы грамматики русского языка 1918 г., хотя к тому времени Санкт-Петербург уже несколько лет назывался Петроградом. Первые известные нам достоверные находки жуков *S. scolytus* сделаны в Ленинградской обл. в 2000 г. в пойме р. Саблинка (приток р. Тосно) (Мандельштам, Хайретдинов, 2017). Распространение вязовых заболонников по территории Ленинградской обл. продолжается, и к настоящему времени наиболее северные известные находки *S. multistriatus* и *S. scolytus* на Северо-Западе сделаны в парках Выборга (Б. Г. Поповичев, устное сообщение), наиболее восточные находки *S. multistriatus* –в Тихвине, а *S. scolytus* – в пойме р. Лава (дер. Васильково, Мгинский р-н) (Мандельштам, Хайретдинов, 2017). Оба эти вида до сих пор неизвестны в фауне юго-западной Финляндии, где растут старые иль-

мы. *Scolytus pygmaeus* был обнаружен в Санкт-Петербурге позже, только в 2012 г. (Щербакова, Мандельштам, 2014; Мандельштам, Хайретдинов, 2017), но почти сразу в нескольких районах города. Есть все основания предполагать, что произошло существенное обогащение местной популяции заболонников Ленинградской обл. жуками (Щербакова, 2008), распространяющими голландскую болезнь ильмовых, при их миграции с юга России. До настоящего времени *S. scolytus* не найден в мониторируемых пойменных вязовниках рек Ящера и Луга, что служит еще одним косвенным свидетельством недавнего проникновения этого вида в Ленинградскую обл. (Мандельштам, Хайретдинов, 2017). Обитавший ранее в Ленинградской обл. *S. laevis* (Мандельштам, 1998) не был связан с возникновением очагов голландской болезни. Вред, нанесенный вязовыми заболонниками, иллюстрируют количественные данные. В городских и пригородных насаждениях Санкт-Петербурга и пригородов размножение вязовых заболонников в первые два десятилетия XXI в. и распространение ими возбудителей голландской болезни привело к тому, что с 2009 по 2015 гг. площадь очагов голландской болезни выросла в 3.5 раза, в 2002 г. было зафиксировано 29 очагов, в 2006 – 42, в 2007 – 76, а в 2015 г. – уже 700 очагов. В 2017 г. только в уличных посадках было зарегистрировано более 400 очагов графиоза и заболонников, 3575 вязов было рекомендовано к немедленной вырубке (Щербакова, Мандельштам, 2014; Щербакова, Шевченко, 2014; Щербакова, Мельничук, 2016; Щербакова и др., 2019). В настоящее время из-за голландской болезни вязы почти полностью выпали из городских насаждений Санкт-Петербурга, в которых раньше эта порода занимала второе место после липы. Этот пример наглядно иллюстрирует необходимость мониторинга фауны короедов Северо-Запада и контроля за появлением новых видов.

Фауна короедов Северо-Запада постоянно претерпевает изменения. Мы писали о появлении на Северо-Западе таких видов, как вязовые заболонники, не соответствующих определению чужеродных (Справочник…, 2019), т. е., расширивших ареал в результате преднамеренной или случайной интродукции человеком. Заболонники, по-видимому, не были интродуцированы на Северо-Запад, но их распространение по крайней мере косвенно связано с деятельностью человека и угрожает биологическому разнообразию. Причиной естественного расширения ареала этих заболонников стало не только общее потепление климата, но и появление «коридоров экспансии» в виде посадок ильмовых пород вдоль железных дорог и автомагистралей, по которым виды могли распространяться на север (Власов, Мандельштам, 2005). Подобный путь был доказан для опасного дальневосточного инвазивного вида – ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire, 1888 (Selikhovkin et al., 2017), распространившейся по придорожным посадкам ясеня вдоль трассы М1 Москва–Санкт-Петербург от очага инвазии в Москве до северной окраины Твери, но не достигшей территории Северо-Запада. Весьма вероятно, что таким же был путь и вязовых заболонников *Scolytus multistriatus*, *S. scolytus* и *S. pygmaeus* – аборигенов центральных областей России, в том числе Московской обл. (Петров, Никитский, 2001).

Чужеродные виды короедов в фауне Северо-Запада

Полностью отвечает определению чужеродного вида короедов Ленинградской обл. только *Xyleborinus attenuatus* (= *Xyleborus alni* Niisima, 1909), аборигенный для Дальнего Востока. Обширный вторичный ареал этого древесинника сформировался на территории Центральной Европы (Knížek, 2011), Украины (Никулина и др., 2007; Nikulina et al., 2015) и России (Мандельштам, 2019 б). Вид, вероятно, был завезен в Западную

Европу, наиболее старые известные европейские экземпляры собраны в Австрии в 1986 г. (Holzschuh, 1994). Путь инвазии *X. attenuatus* в европейскую часть России не вполне ясен, равновероятными представляются два сценария: либо после завоза в Западную Европу вид распространился на восток, либо путь инвазии лежал в Европу через территорию Украины (Мандельштам, 2017, 2019 б). На Северо-Западе *X. attenuatus* пока известен лишь с запада Ленинградской обл., где жуков собирали, начиная с 2007 г. (Мандельштам, Хайретдинов, 2017), на ясене и осине в окрестностях пос. Оржицы (Ломоносовский р-н), у железнодорожной станции Можайская и в Белоострове. Последняя точка сбора на правом берегу р. Сестра расположена на территории, ранее принадлежавшей Финляндии, и, насколько нам известно, стала на сентябрь 2017 г. самой северной находкой этого вида в Европе. В Ленинградской обл. *X. attenuatus* встречается не часто и вред от него незначителен, поэтому он должен быть отнесен к чужеродным, но не к инвазивным видам. Североамериканский *Gnathotrichus materiarius* (Fitch, 1858), интродуцированный и акклиматизировавшийся в ряде стран Европы, в сопредельной с Северо-Западным регионом России Финляндии известен по одному экземпляру, собранному в феромонные ловушки для типографа в 1996 г. (Valkama et al., 1997). Впоследствии он в Финляндии не регистрировался и, судя по всему, там не размножается, так же как в Карелии и Ленинградской обл.

В сборах Б. Г. Поповичева 1981 г. с ели из окрестностей Тосно-2 в Ленинградской обл. нами было идентифицировано по одному экземпляру чужеродных видов *Polygraphus proximus* Blandford, 1894, *Hylurgops longipillus* Reitter, 1895 и *Pityokteines spinidens* (Reitter, 1895) (Мандельштам, Поповичев, 2000). Эти находки мы интерпретировали как результат завоза по железной дороге, проходящей вблизи места сбора, однако указания этих видов в статье 2000 г. могут быть объясняться и ошибочной этикетировкой старого материала (Мандельштам, Хайретдинов, 2017). За прошедшие годы новых сборов этих видов в Ленинградской обл. сделано не было, что требует их исключения из списка короедов Северо-Запада.

Подводя итог сказанному, можно отметить, что число чужеродных видов короедов на Северо-Западе, например, по сравнению со странами Европы, невелико. Мы ожидаем появления в ближайшем будущем на Северо-Западе еще одного вселенца с Дальнего Востока России, майхинского непарного короеда *Anisandrus maiche* (Kurentsov, 1941). К настоящему времени этот вид в европейской части бывшего СССР известен лишь из Московской (Никитский, 2009) и Белгородской областей (Коваленко, Никитский, 2013), а также с Украины (Nikulina et al., 2015), но, вероятно, *A. maiche* распространен в европейской части России гораздо шире (Мандельштам, 2019 а). Этот редко регистрируемый из-за развития преимущественно в тонких ветвях вид характеризуется широкой полифагией и переносит суровые климатические условия Сихотэ-Алиня (Куренцов, 1941), поэтому мы не видим ограничений для его распространения на Северо-Запад России. Экзотические же виды тропических короедов при рассмотрении фауны Северо-Запада мы не обсуждаем, так как они не могут размножаться в естественной среде умеренных широт. Можно упомянуть лишь о завозах *Coccotrypes dactyliperda* (Fabricius, 1801) в Санкт-Петербург, о которых сообщал еще И. Оберт (1874), а в настоящее время этот вид, доставленный из Израиля, культивируют в плодах фиников энтомологи-любители в Эколого-биологическом центре Санкт-Петербургского городского Дворца творчества юных. В коллекции ЗИН есть экземпляры тропических короедов, обнаруженные в поступивших в Санкт-Петербург посылках с семенами. Эти жуки принадлежат кроду *Hypothenemus* Westwood, 1834; точное опре-

деление их непросто, но для лесного хозяйства на Северо-Западе они значения не имеют.

Наряду с появлением на Северо-Западе новых для региона короедов ряд видов, включавшихся в списки фауны Ленинградской обл., известен лишь по старым литературным указаниям и коллекционным материалам и в настоящее время в сборы не попадает. Большей частью это виды, находящиеся у границы ареалов и известные по единичным залетам и завозам. В Финляндии и Эстонии подобные виды, которые не собирали в этих странах после 1940 г., считаются в них вымершими (см. табл. 1). Мы не склонны считать эти виды вымершими на Северо-Западе и объясняем их отсутствие в регионе следствием колебания численности на границе ареалов.

Редкие виды короедов в фауне Северо-Запада и проблема охраны короедов

К числу редких короедов на Северо-Западе относятся все виды рода *Carphoborus*, но причины их редкости разные. *Carphoborus minimus* находится здесь у северной границы распространения. Он отмечен для окрестностей Санкт-Петербурга И. Обертом (1874), хотя этот автор, возможно, мог смешивать его с позднее описанными видами, например с *C. cholodkovskyi* Spessivtsev, 1916. В коллекции Б. В. Сокановского в Зоологическом музее МГУ есть экземпляр *C. minimus* с этикеткой «Петроград» (Мандельштам, Поповичев, 2000). Из стран Северной Европы жук отмечен лишь в Финляндии (Silfverberg, 2004), где после сбора двух экземпляров в 1943 г. в центральной части страны вид больше не находили (Krogerius, 1944; Lekander et al., 1977); в настоящее время в Финляндии вид считается уязвимым (категория «VU» (vulnerable)), а возможно и вымершим в стране (Voolma et al., 2004; Malmberg et al., 2019). В более южных районах Европы этот вид обычен и не нуждается в принятии специальных мер охраны. Другие виды рода *Carphoborus* фауны Северо-Запада: *C. rossicus*, *C. cholodkovskyi*, *C. teplouchovi* – типичные таежные виды, встречающиеся в России вплоть до Дальнего Востока (Knížek, 2011). *Carphoborus rossicus* относительно часто встречается по всему Северо-Западу, за исключением слабо изученных Псковской и Новгородской областей, и не включен даже в Красную книгу Финляндии (Malmberg et al., 2019); в Ленинградской обл. он более обычен в восточных ее частях (Мандельштам, Хайретдинов, 2017). *Carphoborus teplouchovi* в Ленинградской обл. и сопредельных Финляндии и Эстонии не найден (Voolma et al., 1997, 2004; Мандельштам, Поповичев, 2000; Silfverberg, 2004), но известен из Кандалакшского заповедника в Мурманской обл. (Шарапа, 1986; Мозолевская, Шарапа, 1996), где заселял сосну, а не обычное для него кормовое растение – ель. С сопредельных с Северо-Западом территорий этот редкий вид известен по одному экземпляру, собранному в Архангельской обл. на Соловецких островах Юрканским (1927). *Carphoborus cholodkovskyi* включен в Красную книгу Мурманской обл. как редкий вид с недостаточно изученным распространением (категория DD) (Полевой, 2014). Насколько это оправданно – неясно, так как заповедник «Пасвик» (Щербаков и др., 2013; Полевой, 2014) – не единственное место обитания вида в Мурманской обл., вид встречается и в горных лесах южных склонов Хибин (Нестерчук, 1930; Старк, 1931, 1952). Е. Г. Мозолевская и Т. В. Шарапа (1996) указывают его как редкий вид для центральной части полуострова и как более обычный вид – для лесов Кандалакшского заповедника в Мурманской обл. *Carphoborus cholodkovskyi* неоднократно отмечался для Карелии (Титова, 1959; Яковлев и др., 1986), в частности для заповедника «Кивач» (Мозолевская и др., 1991); в Финляндии считается уязвимым видом (VU) (Malmberg et al., 2019). В Ленинградской обл. *C. cholodkovskyi* не собирали с 1927 г. (Мандель-

штам, Поповичев, 2000), а в Эстонии (Voolma et al., 1996) – с 1938 г., и в этой стране его следует считать вымершим. Вид обитает только в старовозрастных чистых сосновых насаждениях, жуки прокладывают ходы преимущественно на южной стороне верхних частей стволов исключительно стоящих и медленно умирающих деревьев с постепенным отмиранием коры и присыханием ее к стволу (Старк, 1952; Lekander, 1977). Подобные деревья встречаются нечасто. Таким образом, причиной редкости вида на Северо-Западе могут быть его специфические требования к заселяемому субстрату, обитание у границы ареала, лежащего преимущественно на востоке Палеарктики, и плохое знание биологии вида, в результате чего он редко попадает в ручные сборы. Мы считаем целесообразным включение всех видов рода *Carphoborus* в Красную книгу Ленинградской обл. (2018), в которой до сих пор нет ни одного вида короедов. В Красную книгу Республики Карелия (2007) среди 249 видов насекомых включены два вида короедов – *Orthotomicus longicollis* как вид с неопределенным статусом (категория 4 Красной книги РФ, категория DD МСОП – недостаточно изученный вид) и *Heteroborips cryptographus* как редкий вид (категория 3 Красной книги РФ, категория LC МСОП – вызывающий наименьшее опасение вид). *Heteroborips cryptographus* встречается во всех регионах Северо-Запада (см. табл. 1), обычен в Ленинградской, Псковской и Новгородской областях, не внесен он и в Красную книгу Финляндии (Malmberg et al., 2019) и с нашей точки зрения не нуждается в принятии специальных мер охраны. *Orthotomicus longicollis* – редкий, уязвимый (категория VU МСОП) вид в Финляндии (Rassi et al., 2015; Malmerg et al., 2019). Так же должен быть определен его статус и в Ленинградской обл., где он встречается спорадически и нам известен лишь по 2 экз. в коллекции ЗИН, собранным В. Н. Старком 25.VII.1930 под корой сосны в Тургоше; указание *O. longicollis* для района южной ТЭЦ (Мандельштам, Поповичев, 2000) ошибочно и относится в действительности к *O. proximus*. В Карелии *O. longicollis* найден лишь в заповеднике «Кивач» (Мозолевская и др., 1991), а севернее не встречается. Основная часть ареала *O. longicollis* расположена южнее (Старк, 1952), в Крыму (Nikulina et al., 2015) этот вид даже многочислен. В сопредельной Финляндии помимо видов, вероятно, исчезнувших в регионе (см. табл. 1), и уже упомянутых видов рода *Carphoborus* к уязвимым видам (VU) отнесены также *Pityophthorus glabratus*, *Ips sexdentatus*, *Pityogenes irkutensis*, а к потенциально уязвимым видам (NT) – *Trypophloeus alni*, *T. binodulus* и *T. discedens*. Все 6 последних видов достаточно редки и на Северо-Западе, но широко распространены в других регионах России и поэтому им пока не угрожает исчезновение из фауны нашей страны.

Исследование короедов особо охраняемых природных территорий

Публикаций по фауне короедов особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Северо-Запада России немного, и обычно данные о короедах входят в состав работ по всей энтомофауне заповедников, заказников и национальных парков или более крупных выделов. Многие из этих сведений упомянуты в разделах по истории изучения короедов отдельных регионов Северо-Запада. Для многих заповедников и заказников списков короедов нет, как и оценки их значения для лесных сукцессий в ООПТ. В этом отношении особенно показателен пример с Нижнесвирским заповедником. О фауне жесткокрылых этого заповедника нам известна лишь одна публикация (Palmén, 1946), в которой для лесов в низовьях Свири приведено 29 видов короедов, почти все из них были упомянуты и для бывшей деревни Гумбарицы, т. е., для территории современного заповедника. Однако действительное число видов короедов в заповеднике должно

быть близко к 50, и, очевидно, для инвентаризации его фауны требуются дополнительные исследования с целью выявления редких видов короедов, нуждающихся в охране. Колеоптерофауна НП «Паанаярви», в том числе и фауна короедов, бывшая объектом изучения как финских, так и российских энтомологов, может считаться наиболее полно выявленной среди фаун ООПТ на Северо-Западе. Первый обзор фауны жуков финской провинции Койлисмаа (Koillismaa, Ks), на территории которой располагалась значительная часть современного национального парка (Platonoff, 1943), включал 21 вид короедов; недавнее исследование фауны той же провинции (Muona, Viramo, 1986) позволило выявить в ней 36 видов короедов. Карельские энтомологи (Yakovlev et al., 2000) на территории национального парка, разделенной между биогеографическими провинциями Койлисмаа и Karelia Keretina (Kk) Фенноскандии, собрали меньше (30) видов короедов, но указали такие нечастые на Северо-Западе виды как *Pityogenes irkutensis* и *Trypophloeus bispinulus*, а также *Crypturgus cinereus*. На территории НП «Паанаярви» первый автор обзора собрал еще и *Trypodendron laeve*, который раньше был указан для провинции Койлисмаа в Финляндии, а также других провинций Карелии и Карельского перешейка в Ленинградской обл. (Muona, 1994). Таким образом, число видов для НП «Паанаярви» (вместе с прилегающими территориями финской провинции Койлисмаа) достигло 40, т. е. 68 % от всех известных из Карелии 59 видов короедов (Silfverberg, 2004). Если по энтомофауне ООПТ Карелии и Мурманской обл. существуют публикации, то по недавно образованным заповедникам «Рдейский» в Новгородской обл. и «Ингерманландский» в Ленинградской обл. списки ксилофильных насекомых, включающие короедов, отсутствуют. Специализированных работ, посвященных короедам ООПТ, практически нет, можно лишь упомянуть краткое сообщение о короедах комплексного заказника «Река Рагуша» в Бокситогорском р-не Ленинградской обл. (Мандельштам, 2004) и НП «Себежский» в Псковской обл. (Мандельштам, Селиховкин, 2003). Очевидно, в бóльших усилиях нуждается изучение жуков комплексных заказников Ленинградской обл., а также пригородных парков Санкт-Петербурга, где влияние короедов на древесные насаждения требует постоянного мониторинга.

Таксономические проблемы в изучении короедов Северо-Запада России

Особо следует остановиться на таксономических проблемах при изучении короедов. Поскольку основу фауны короедов Северо-Запада составляют хорошо известные европейские формы, то проблем с их идентификацией обычно не возникает. Однако есть трудные группы, например корнежилы (род *Hylastes* Erichson, 1836), в которых отличия между близкими видами слабо выражены и виды длительное время смешивались. Лишь недавно были опубликованы определительные таблицы для видов трибы Hylastini LeConte, 1876 фауны России и сопредельных государств (Mandelshtam, Petrov, 2019), которые должны помочь уточнить видовой состав корнежилов в разных частях Северо-Запада России. Традиционно, со времен А.-Д. Гуммеля (Hummel, 1823a, 1823b) для Петербурга приводились *H. ater* и *H. angustatus*. Р. Р. Остен-Сакен (1857) добавляет к этому списку *H. opacus* и на основании рукописного каталога В. Мочульского указывает *H. linearis* Erichson, 1836, несмотря на то, что сам Р.Р. Остен-Сакен не относит последнее указание к числу наиболее достоверных. В списке И. Оберта (1874) фигурируют все эти виды и добавляется *H. cunicularius*. В списке Б. Поппиуса (Poppius, 1898) для русской Карелии упоминается еще и *H. brunneus*. Именно последний вид, по-видимому, мало известный русским энтомологам, как показали ревизии энтомологических

коллекций, полностью замещает *H. ater* в Эстонии (Voolma et al., 1996, 2004), Карелии (Silfverberg, 2004), Ленинградской обл. (Мандельштам, Поповичев, 2000) и Финляндии (Rassi et al., 2015), а также в значительной мере или полностью в других частях Северо-Запада. На проблему смешения *H. ater* и *H. brunneus* (= *H. aterrimus* Eggers, 1933) в таежной зоне указывал еще В. Н. Старк (1952), а К. Шедль (Schedl, 1981) синонимизировал валидные виды *H. ater* и *H. brunneus*. Представляется более чем вероятным, что указания *H. ater* для Мурманской обл. (Мозолевская, Шарапа, 1996) также должны быть отнесены к *H. brunneus*. Теперь, когда в руках энтомологов имеются надежные признаки для различения *H. ater* и *H. brunneus* (Mandelshtam, Petrov, 2019), следует переисследовать материал по этим видам корнежилов из Мурманской обл., Карелии и Псковской обл. в коллекции ЗИН, чтобы установить, встречается ли *H. ater* вообще на Северо-Западе России. Для подтверждения распространения «мелких» видов корнежилов *H. angustatus*, *H. opacus* и *H. plumbeus* на Северо-Западе европейской части России одних морфологических критериев может оказаться недостаточно и, вероятно, потребуется провести молекулярно-генетический анализ ДНК встречающихся в регионе форм. В табл. 1 на основании литературных данных *H. angustatus* сохранен в списках видов отдельных субрегионов Северо-Запада. Вероятно, однако, он должен быть исключен из этих списков (Мандельштам, Хайретдинов, 2017; Mandelshtam, Petrov, 2019), но для этого необходимо дополнительное изучение коллекций. Из перечисленных видов рода лишь *H. linearis* должен быть с полной уверенностью удален из списков короедов Северо-Запада (Мандельштам, Поповичев, 2000; Silfverberg, 2004), так как севернее Западной Украины он не встречается (Старк, 1952; Pfeffer, 1995; Nikulina et al., 2015; Mandelshtam, Petrov, 2019).

Пример с корнежилами показывает, что даже в хорошо изученном Северо-Западном регионе России требуется проведение дополнительных таксономических исследований для уточнения видового состава короедов. К другим нерешенным фаунистическим проблемам на Северо-Западе относятся особенности распространения в разных частях региона близких видов *Crypturgus cinereus* и *C. subcribrosus*, видовая самостоятельность которых была окончательно установлена лишь недавно (Jordal, Knížek, 2007). Возможны находки аборигенных популяций *Scolytus triarmatus* наряду со *S. scolytus*, поскольку эти два вида могут встречаться и совместно, а надежно различать их умеют только специалисты (Petrov et al., 2019).

Хозяйственное значение короедов на Северо-Западе

Из более чем 6000 видов подсем. Scolytinae лишь немногие можно отнести к серьезным вредителям (Raffa et al., 2015), и в первую очередь это короеды хвойных пород, ущерб от которых бывает значительным. Ф. Кеппен (1882) цитирует Гильдемана, написавшего в Лесном журнале в 1834 г., что «гибельные действия елового короеда (*B. typographus*) замечаются в России более чем от какого-либо другого насекомого». Вспышки размножения короеда-типографа регулярно регистрируются в Санкт-Петербургской губернии с середины XIX в. В 1860 г. на даче Лисинского учебного лесничества (Царскосельского уезда) типограф «попортил еловые деревья» на площади до 200 квадратных сажень (более 900 м^2) (Кеппен, 1882). О «страшном размножении» этого вида в еловых лесах Санкт-Петербургской губернии, охватившем огромные пространства в 1864 г., пишет Симашко (Кеппен, 1882), в той же монографии указывая, что в Санкт-Петербургской губернии значителен вред от короедов *Ips typographus*, *I. acuminatus*, *Pityogenes chalcographus* и *Tomicus piniperda*. Эти виды остались основ-

ными стволовыми вредителями и в настоящее время. По данным Центра защиты леса Ленинградской обл. (ЦЗЛ), в 2010–2014 гг. площадь очагов короеда-типографа составила 3 296 га. Из-за размножения стволовых вредителей, в основном короеда-типографа, с 2011 по 2015 г. в санитарную рубку было назначено 1985.5 га (Селиховкин и др., 2016, 2018). Данные лесопатологических обследований ЦЗЛ не могут считаться репрезентативными, и площадь очагов стволовых вредителей была существенно больше (Селиховкин, 2017; Селиховкин и др., 2016, 2017, 2018). В задачу настоящего обзора не входит рассмотрение истории вспышек размножения короеда-типографа на Северо-Западе, и мы привели лишь несколько цифр, чтобы подчеркнуть важность знания местной фауны для мониторинга вредителей и предсказания вспышек массового размножения. Вред короедов сосне может быть также существенным; Ф. Кеппен (1882) причисляет *Tomicus piniperda* «к весьма вредным насекомым» и пишет, что «при большей внимательности наших лесничих и лесовладельцев… неминуемо вредность» этого вида «окажется очень и очень значительной». Лесные садовники из рода *Tomicus* приносят двоякий вред: как вторичные вредители, заселяющие чаще ветровальные, снеголомные, буреломные деревья или заготовленные круглые лесоматериалы, и как первичные вредители, повреждая молодые побеги совершенно здоровых сосен, что приводит к снижению ассимиляционной поверхности и ослаблению деревьев. Последний аспект их деятельности хорошо виден в парках Санкт-Петербурга, где сосны и так испытывают сильный пресс антропогенного воздействия, например, в парке Лесотехнического университета, Политехнического университета, парке Сосновка (Поповичев, 2000; Поповичев, 2008). О вреде, причиненном при размножении вязовых заболонников рода *Scolytus* в Санкт-Петербурге и пригородах, мы писали выше.

ВКЛАД ЭНТОМОЛОГОВ ЛЕСНОГО ИНСТИТУТА В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ В ИЗУЧЕНИЕ КОРОЕДОВ

Не останавливаясь на конкретных исследованиях, необходимо подчеркнуть значение работ ведущих ученых Лесного института в Санкт-Петербурге (ныне Санкт-Петербургского лесотехнического университета им. С. М. Кирова) в изучении не только фауны короедов Северо-Запада и других регионов России, но и биологии этих жуков, в разработке методов прогнозирования вспышек размножения наиболее вредных видов короедов и мер борьбы с ними. В. С. Семеновым была опубликована первая сводка по вредителям леса России «О вредных лесных насекомых» (1845 г. – 1-я часть и 1851 г. – 2-я часть); она включала сведения и о короедах (Катаев, 2000). А. А. Длатовским были даны рекомендации по проведению массовых защитных мероприятий в связи с началом массового размножения короеда-типографа в Лисинских ельниках, а В. Т. Собичевским в 1861 г. было напечатано несколько статей о короеде-типографе (Катаев, 2000).

Важнейший вклад в развитие энтомологии, в особенности лесной, внес Н. А. Холодковский. Написанный им курс энтомологии, первая версия которого, – «Краткий курс энтомологии с обращением особого внимания на насекомых, имеющих значение в лесном хозяйстве» – вышла в 1890 г., выдержал четыре издания. Четвертое, посмертное издание объемом более 800 стр. вышло в 3 томах под редакцией коллектива авторов в 1927–1932 гг. Второй том содержит большой раздел, посвященный короедам (Холодковский, 1929).

Интерес Н. А. Холодковского и его учеников, И. Я. Шевырёва, А. А. Силантьева и П. Н. Спесивцева, к изучению короедов в значительной мере был связан с массовым

размножением короеда-типографа в 1882–1894 гг. в западных губерниях России и более ранними (XVIII–XIX вв.) хорошо известными размножениями этого вредителя в Германии и России (Катаев, 2000). Н. А. Холодковский опубликовал несколько работ по этой проблеме: «О направлении короедных ходов» (1890 г.), «Еловый короед и меры к его предупреждению и уничтожению», «Опустошительное размножение короедов в Средней России с 1882 по 1894 г. и способы борьбы с ним» (1896). В этих работах он анализирует причины массовых размножений короедов, разнохарактерность ходов, прокладываемых разными видами в живых частях коры, связывая ее с жизнестойкостью дерева, и дает ряд практических рекомендаций (Холодковский, 1888; Катаев, 2000).

И. Я. Шевырёв и А. А. Силантьев провели многочисленные обследования лесов в разных губерниях, поставили ряд оригинальных экспериментов для изучения биологии короедов хвойных и лиственных пород, в частности, закономерностей строения галерей; разработали новые методы наблюдения за поведением короедов в лаборатории под стеклом. Эти эксперименты частично описаны в знаменитой монографии «Загадка короедов» (Шевырёв, 1905), до сих пор наиболее известного научно-популярного труда о биологии короедов, который, тем не менее, может считаться полноценным научным изданием. Основными полигонами для изучения биологии короедов зоологами Лесного института были парк самого института, который занимал в несколько раз бóльшую площадь, чем ныне существующие парк СПбГЛТУ, и Лисинское учебное лесничество. И. Я. Шевырёвым опубликовано более 20 работ по короедам, в том числе определитель, вышедший приложением к Лесному журналу за 1887 г., долго остававшийся единственным русским определителем короедов и быстро ставший библиографической редкостью (Спесивцев, 1913 а). И. Я. Шевырёвым и П. Н. Спесивцевым описан целый ряд новых видов короедов с территории России, в том числе и встречающихся на Северо-Западе. Определитель короедов П. Н. Спесивцева выдержал 3 издания в 1913, 1925 и 1931 гг. (Спесивцев, 1931) и до сих пор служит образцом иллюстраций морфологии короедов. Третье издание руководства (Спесивцев, 1931) вышло под редакцией М. Н. Римского-Корсакова с использованием данных, полученных А. В. Яцентковским (1930) при подготовке определителя короедов по ходам. Определитель А. В. Яцентковского имел очень большое практическое значение, так как позволял относительно легко установить видовую принадлежность целого ряда видов, в том числе наиболее важных в хозяйственном отношении. В дальнейшем в Лесном институте при проведении исследований, связанных с короедами, основное внимание уделялось исследованию биологии наиболее значимых видов и роли короедов в усыхании древостоев, а также разработке методики оценки плотности популяций вредителей. В решение этой проблемы большой вклад внес О. А. Катаев (Тальман, Катаев, 1964; Катаев, Мозолевская, 1981; Мозолевская и др., 1984). Важнейшим аспектом деятельности зоологов Лесного института была и остается задача подготовки учебников по лесной энтомологии, в которых короедам традиционно отводится одно из главных мест. Из этих работ за недостатком места упомянем лишь несколько (Римский-Корсаков и др., 1949; Гусев и др., 1961; Мозолевская и др., 2010). Все учебники и экспериментальные работы энтомологов Лесного института не могут быть рассмотрены в рамках настоящего обзора и должны послужить материалом для отдельной публикации, но вместе с другими цитированными в предыдущих разделах исследованиями они подчеркивают сохраняющееся ведущее положение Санкт-Петербургского госу-

дарственного лесотехнического университета в изучении биологии, хозяйственного значения и фауны короедов не только Северо-Запада, но и всей России.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 19-14-50162.

FUNDING

The reported study was funded by the Russian Foundation for Basic Research, project number 19-14-50162.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. 1977. Л.: Наука, 164 с.

Бобров Е. Г. 1972. История и систематика лиственниц. Л.: Наука, 96 с.

Власов Д. В., Мандельштам М. Ю. 2005. Вязовые заболонники рода *Scolytus* Geoffroy, 1762 (Coleoptera: Scolytidae) – новые и опасные вредители парковых насаждений Ярославля и Санкт-Петербурга. В кн.: В. А. Павлюшин (ред.). Фитосанитарное оздоровление экосистем. Материалы Второго Всероссийского съезда по защите растений: в 2 томах. Т. 1. СПб.: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений РАСХН, с. 262–264.

Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. 1989. Л.: Наука, 64 с.

Горностаев П. 1917. Материалы к познанию фауны короедов Петроградской губернии (Coleoptera, Ipidae). Русское энтомологическое обозрение **16** (3–4): 308–315.

Гусев В. Н., Римский-Корсаков М. Н., Яцентковский А. В., Шиперович В. Я., Полубояринов И. И. 1961. Лесная энтомология. Издание 4-е, переработанное. М.; Л.: Гослесбумиздат, 488 с.

Зайцев Ф. А. 1906. Материалы для фауны жесткокрылых (Coleoptera) Новгородской губ. Труды Пресноводной биологической станции Императорского С.-Петербургского общества естествоиспытателей. СПб. Том **2**: 78–141.

Зайцев Ф. А. 1915. К фауне жесткокрылых Новгородской губернии. Русское энтомологическое обозрение **15** (4): 558–568.

Калько Г. В. 2008. Голландская болезнь вязов в Санкт-Петербурге. Микология и фитопатология **42** (6): 564–572. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=12142230

Калько Г. В. 2009. Офиостомовое увядание вязов в Санкт-Петербурге. Защита и карантин растений **3**: 48–49. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=12980045

Катаев О. А. 2000. Энтомология в Лесном институте – Лесотехнической академии: вклад в науку и практику XIX–XX столетий. 50 с. (рукопись).

Катаев О. А., Мозолевская Е. Г. 1981. Экология стволовых вредителей (очаги, их развитие, обоснование мер борьбы). Учебное пособие. Л.: Ленинградская ордена Ленина Лесотехническая академия им. С. М. Кирова, 87 с.

Кеппен Ф. 1882. Вредные насекомые. Издание Департамента земледелия и Сельской Промышленности. Том второй. Специальная часть. I. Прямокрылые, жуки и перепончатокрылые. СПб.: Типография Императорской Академии Наук, 585 с.

Кеппен Ф. 1885. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе с приложением, содержащим опыт разделения Европейской России на древесно-растительные области. СПб.: Типография Императорской Академии Наук, 634 с.

Керчев И. А., Мандельштам М. Ю., Кривец С. А., Илинский Ю. Ю. 2019. Союзный короед *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) – новый чужеродный вид в Западной Сибири. Энтомологическое обозрение **98** (3): 592–599. doi: 10.1134/S0367144519030092

Коваленко Я. Н., Никитский Н. Б. 2013. Интересные и новые для фауны России находки ксилофильных жесткокрылых (Coleoptera) в среднерусской лесостепи. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический **118** (2): 20–26.

Ковалёва К. А., Ярмишко В. Т. 2017. Распространение широколиственных древесных пород в лесах Северо-Запада Российской Федерации. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **219**: 32–46. doi: 10.21266/2079-4304.2017.219.32-46

Красная книга Ленинградской области. 2018. Животные. Ю. Н. Бубличенко, С. М. Голубков, П. В. Кияшко (ред.). СПб.: «Папирус», 560 с.

Красная книга Новгородской области. 2015. Ю. Е. Веткин и др. (ред.). СПб.: изд. «Дитон», 480 с. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=29374517

Красная книга Республики Карелия. 2007. А. Д. Волков, Н. В. Лапшин (ред.). Петрозаводск: «Карелия», 364 с. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=19496826

Куренцов А. И. 1941. Короеды Дальнего Востока СССР. М.; Л.: Издательство АН СССР, 234 с.

Лобанов А. Л. 2014. Фауна жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) Национального парка «Валдайский» В кн.: Е. М. Литвинова (ред.). Полевой сезон-2012: Исследования и природоохранные действия на особо охраняемых природных территориях Новгородской области. Материалы региональной научно-практической конференции. Валдай, 9–10 ноября 2012 года. Великий Новгород: Печатный двор «Великий Новгород», с. 41–62.

Мазаракий В. В. 1902. Экскурсии в окрестностях ст. Преображенской, Лужского уезда С-Петербургской губернии, с указанием наиболее интересных жуков, найденных за последнее время в названной местности. Труды Русского энтомологического общества в С.-Петербурге. Под ред. А. П. Семёнова. Действия общества **35**: XXVII–XXXVII.

Мазаракий В. В. 1903. О наиболее интересных видах жесткокрылых, найденных в районе С.-Петербургской губернии (за исключением Лужского уезда) в течение последних лет (до 1900 г. включительно). Труды Русского энтомологического общества в С.-Петербурге. Под ред. А. П. Семёнова. Действия общества **36**: XXVIII–CXLIII.

Мандельштам М. Ю. 1998. Новые данные о фауне короедов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области. В кн.: Г. С. Медведев (ред.). Проблемы энтомологии в России. Сборник научных трудов XI Съезда Русского энтомологического общества (23–26 сентября 1997 г., Санкт-Петербург). Т. 2. СПб.: Зоологический институт РАН, с. 23–24.

Мандельштам М. Ю. 2004. Короеды (Coleoptera: Scolytidae) лесов комплексного заказника «Река Рагуша» в Бокситогорском районе Ленинградской области. В кн.: Сельские леса России: прошлое, настоящее, будущее. Материалы Международного симпозиума. СПб.: СПбНИИЛХ, с. 207–211.

Мандельштам М. Ю. 2014. К познанию фауны короедов (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) Псковской области. Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных **14** (2): 37–40.

Мандельштам М. Ю. 2017. К познанию чужеродных короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) европейской части России. В кн.: В. М. Гедьо (ред.). Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Материалы второй международной научно-технической конференции. Т. 2. СПб.: СПбГЛТУ, с. 142–144. https://elibrary.ru/item.asp?id=38569698

Мандельштам М. Ю. 2019а. *Anisandrus maiche* (Kurentsov, 1941). Древесинник многоядный малый, майхинский непарный короед. В кн.: М. Я. Орлова-Беньковская (автор-составитель). Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России. [Интернет-документ: URL: https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/invguid1.htm] Препринт, Ливны: Издатель Мухаметов Г. В., с. 432–435. https://elibrary.ru/item.asp?id=39322086

Мандельштам М. Ю. 2019б. *Xyleborinus attenuatus* (Blandford, 1894) (= *Xyleborinus alni* (Niisima, 1909)). Ольховый черный древесинник, ольховый непарный короед. В кн.: М.Я. Орлова-Беньковская (автор-составитель). Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России. [Интернет-документ: URL: https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/invguid1.htm] Препринт, Ливны: Издатель Мухаметов Г. В., с. 443–446. https://elibrary.ru/item.asp?id=39322086

Мандельштам М. Ю., Никитский Н. Б. 2010. Обзор типовых экземпляров жуков-короедов (Coleoptera: Scolytidae) из коллекции В. Мочульского в Зоологическом музее Московского университета. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический **115** (5): 13–21. https://elibrary.ru/item.asp?id=18765425

Мандельштам М. Ю., Поповичев Б. Г. 2000. Аннотированный список видов короедов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **79** (3): 599–618. https://elibrary.ru/item.asp?id=9289458

Мандельштам М. Ю., Селиховкин А. В. 2003. Аннотированный список жуков-короедов (Coleoptera, Scolytidae) национального парка «Себежский». Природа Псковского края **15**: 14–19.

Мандельштам М. Ю., Хайретдинов Р. Р. 2017. Дополнения к списку видов короедов (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **96** (3): 512–521. https://elibrary.ru/item.asp?id=30459981

Мандельштам М. Ю., Якушкин Е. А. 2019. Новые и интересные находки короедов на Сахалине. В кн.: В. М. Гедьо и др. (ред.). Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Материалы IV

научно-технической конференции. Санкт-Петербург, 22–25 мая 2019 г. СПб.: ПОЛИТЕХ-ПРЕСС, с. 131–134. https://elibrary.ru/item.asp?id=38569698

Мандельштам М. Ю., Якушкин Е. А., Петров А. В. 2018. Ориентальные жуки древесинники (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) – новые вселенцы в Приморском крае России. Российский журнал биологических инвазий **3**: 74–87. https://elibrary.ru/item.asp?id=35590620

Мозолевская Е. Г., Галасьева Т. В., Чемерис М. В. 1991. Видовой состав и особенности распространения насекомых-ксилофагов в заповеднике «Кивач». В кн.: Е. Б. Яковлев, Е. Г. Мозолевская (ред.). Энтомологические исследования в заповеднике «Кивач». Петрозаводск: Карельский научный центр АН СССР, Институт леса, с. 66–74.

Мозолевская Е. Г., Катаев О. А., Соколова Э. С. 1984. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М.: Лесная промышленность, 152 с.

Мозолевская Е. Г., Селиховкин А. В., Ижевский С. С., Захаров А. А., Голосова М. А., Никитский Н. Б. 2010. Лесная энтомология. Издание 2-е, исправленное. Учебник для студентов вузов. М.: «Академия», 415 с.

Мозолевская Е. Г., Шарапа Т. В. 1996. Видовой состав насекомых-ксилофагов Мурманской области. Энтомологическое обозрение **75** (3): 558–566. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9285336

Нестерчук Г. И. 1930. Леса Карело-Мурманского края и их вредители. Болезни растений (Вестник отдела фитопатологии Главного ботанического сада СССР) **19** (3–4): 159–182.

Никитский Н. Б. 2009. Новые и интересные находки ксилофильных и некоторых других жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в Московской области и Москве. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический **114** (5): 50–58.

Никулина Т. В., Мартынов В. В., Мандельштам М. Ю. 2007. *Xyleborinus alni* (Niisima, 1909) – новый вид жуков-короедов (Coleoptera, Scolytidae) в фауне Украины и европейской части России. Вестник зоологии **41** (6): 542.

Оберт И. 1874. Список жуков, найденных по сие время в Петербурге и его окрестностях. Труды Русского энтомологического общества в Санкт-Петербурге **8**: 108–139.

Остен-Сакен Р. Р. фон дер. 1857. Очерк современного состояния познания энтомологической фауны окрестностей Санкт-Петербурга. Журнал Министерства народного просвещения, Санкт-Петербург. Отделение II. Словесность, науки и художества. Часть **94**: 330–360. Часть **95**: 36–58, 156–204. Часть **96**: 243–306.

Петров А. В., Никитский Н. Б. 2001. Фауна короедов (Coleoptera, Scolytidae) Московской области. Энтомологическое обозрение **80** (2): 353–367. https://elibrary.ru/item.asp?id=9289493

Полевой А. В. [Интернет документ] 2014. Лубоед Холодковского малый. Красная книга Мурманской области. [URL: http://gis.gov-murman.ru/redbook/?q=Carphoborus_cholodkowskyi].

Полевой А. В., Никитский Н. Б., Мандельштам М. Ю., Хумала А. Э. 2017. К познанию комплексов насекомых, заселяющих древесину на начальной стадии разложения. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **220**: 33–44. doi: 10.21266/2079-4304.2017.220.33-45

Поповичев Б. Г. 2000. Короеды в северных районах Санкт-Петербурга. Лесной Вестник **6** (15): 135–140.

Поповичев Б. Г. 2008. Динамика плотности популяций большого соснового лубоеда *Tomicus piniperda* L. (Coleoptera, Scolytidae) в парках Лесотехнической академии и Политехнического университета. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **182**: 249–254. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15230615

Римский-Корсаков М. Н., Гусев В. И., Полубояринов И. И., Шиперович В. Я., Яцентковский А. В. 1949. Лесная энтомология. Третье издание. М.; Л.: Гослесбумиздат, 508 с.

Сажнев А. С. 2016. К фауне жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) ГПЗ «Рдейский» (Новгородская область). Сообщение 1. В кн.: Н. В. Шулаев (ред.). Труды Казанского отделения Русского энтомологического общества. Вып. 4. Казань: ООО «Олитех», с. 54–56.

Селиховкин А. В. 2017. Эффективность санитарно-оздоровительных мероприятий в современных условиях на примере Ленинградской области. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **221**: 35–51. doi: 10.21266/2079-4304.2017.221.35-51

Селиховкин А. В., Ахматович Н. А., Варенцова Е. Ю., Поповичев Б. Г. 2018. Размножение короеда типографа и других дендропатогенных организмов на Карельском перешейке. Лесоведение **6**: 426–433. doi: 10.1134/S002411481805008X

Селиховкин А. В., Варенцова Е. Ю., Поповичев Б. Г. 2017. Сплошные санитарные рубки как метод контроля плотности популяций стволовых вредителей и распространения дендропатогенных организмов в современных условиях на примере Ленинградской области. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **220**: 186–199. doi: 10.21266/20794304.2017.220.186-199

Селиховкин А. В., Глебов Р. Н., Магдеев Н. Г., Ахматович Н. А., Поповичев Б. Г. 2016. Оценка роли насекомых и дендропатогенных организмов в усыхании древостоев Ленинградской области и республики Татарстан. Лесоведение **2**: 83–95. https://elibrary.ru/item.asp?id=25948978

Селиховкин А. В., Дренкхан Р., Мандельштам М. Ю., Мусолин Д. Л. 2020. Инвазии насекомых-вредителей и грибных патогенов древесных растений на северо-западе европейской части России. Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле **65** (2): (в печати).

Силантьев А. А. 1888. Энтомологические заметки. Ежегодник С.-Петербургского лесного института. Год 3. СПб.: Типография В. Безобразова, с. 119–121.

Смирнова О. В., Турубанова С. А. 2004. Изменение видового состава и распространения ключевых видов деревьев (эдификаторов) лесного пояса с конца плейстоцена до позднего голоцена. В кн.: О. В. Смирнова (ред.). Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность (в 2 книгах). Книга 1. Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов. М.: Наука, с. 118–134.

Спесивцев П. 1913 а. Практический определитель короедов главнейших древесных пород европейской России (за исключением Крыма и Кавказа). СПб.: Изд. Девриена, 112 с.

Спесивцев П. Н. 1913 б. Проект систематических исследований географического распространения короедов в лесах Российской Империи и программа для собирания короедов. Лесной журнал **1**/**2**: 289–293.

Спесивцев П. 1931. Определитель короедов европейской части СССР (за исключением Крыма и Кавказа). Третье издание. М.; Л.: Сельхозгиз, 104 с.

Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России. Автор-составитель – М. Я. Орлова-Беньковская. [Интернет-документ]. 2019. [URL: https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/invguid1.htm] Препринт, Ливны: Издатель Мухаметов Г. В., 882 с. ISBN 978-5-904246-80-8. https://elibrary.ru/item.asp?id=39322086

Старк В. Н. 1931. Короеды Хибинского массива. Защита растений от вредителей **7** (5–6): 19–28.

Старк В. Н. 1933. Экологические группировки короедов на сибирской лиственнице (*Larix sibirica*). В кн.: В. В. Бердников (ред.). Вредители сельского и лесного хозяйства Северного края. Сборник статей. Архангельск: Техпроп Северного треста ОБВ. Севкрайгиз, с. 98–107.

Старк В. Н. 1952. Короеды. (Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 31). М.; Л.: Издательство Академии наук СССР, 462 с.

Тальман П. Н., Катаев О. А. 1964. Методы лесопатологических обследований. Учебное пособие. Л.: Всесоюзный заочный лесотехнический институт, 120 с.

Титова Э. В. 1959. Короеды хвойного подроста на лесных вырубках Карелии. В кн.: В. Я. Шиперович и др. (ред.). Исследования по лесовозобновлению в Карелии. Труды Карельского филиала АН СССР (Петрозаводск) **16**: 110–126.

Холодковский Н. А. 1888. О ходах короедов. Лесной ежегодник **3**: 181–197.

Холодковский Н. А. 1929. Курс энтомологии теоретической и прикладной. Т. 2. М.; Л.: Государственное издательство сельскохозяйственной и колхозно-кооперативной литературы, 400 с.

Шарапа Т. В. 1986. Изучение короедов в лесах Кандалакшского госзаповедника. В кн.: В. Е. Соколов, К. П. Филонов (ред.). Проблемы охраны генофонда и управление экосистемами в заповедниках лесной зоны. Тезисы докладов Всесоюзного совещания (23–25 сентября 1986 г., Березинский заповедник). Часть 2. Раздел «Зоология и паразитология». М.: с. 230–232.

Шевырёв И. Я. 1891. Материалы для изучения фауны короедов России. Ежегодник С.-Петербургского лесного института. Год 4. СПб.: Типография В. С. Балашева, с. 299–302.

Шевырёв Ив. 1905. Борьба с короедами. 1. Загадка короедов. Второй отчет Лесному департаменту о вредных насекомых. II. (Перепечатано из «Лесного журнала», 1905, №№ 6–8.) СПб.: Типография Спб. Градоначальства, 90 с.

Щербаков А. Н., Никитский Н. Б., Полевой А. В., Хумала А. Э. 2013. К фауне жесткокрылых насекомых заповедника «Пасвик» (Insecta, Coleoptera). Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник **6** (98): 16–21. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20737500.

Щербакова Л. Н. 2008. Вязовые заболонники в городских посадках г. Санкт-Петербурга. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **182**: 306–313. https://elibrary.ru/item.asp?id=15230622

Щербакова Л. Н., Мандельштам М. Ю. 2014. Вязы Санкт-Петербурга: после третьего звонка. В кн.: Д. Л. Мусолин, А. В. Селиховкин (ред.). VIII Чтения памяти О. А. Катаева «Вредители и болезни древесных растений России». Материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 18–20 ноября 2014 г. СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М.Кирова, с. 97–98. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26060754

Щербакова Л. Н., Мельничук И. А. 2016. Голландская болезнь ильмовых пород в городских и пригородных насаждениях Санкт-Петербурга. В кн.: В. М. Гедьо (ред.). Леса России: политика, промышленность,

наука, образование. Материалы научно-технической конференции. Санкт-Петербург, 13–15 апреля 2016 г. Т. 2. СПб.: СПбГЛТУ, с. 213–214. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26060931

Щербакова Л. Н., Шевченко С. В. 2014. Состояние вязов в насаждениях г. Санкт Петербурга. «Михайловская Пушкиниана». Садово-парковая культура России. Вып. **62**, с. 146–153.

Щербакова Л. Н., Шевченко С. В., Мощеникова Н. Б. 2019. Проблема гибели вязов в Санкт-Петербурге. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **228**: 352–366. doi: 10.21266/2079-4304.2019.228.352-366

Юрканский В. Н. 1927. К познанию фауны короедов Соловецкого острова (Предварительная заметка). В кн.: К познанию фауны Соловецких островов. Материалы Соловецкого общества краеведения. Вып. 7. Соловки: Издание Бюро печати УСЛОН, с. 18–21.

Яковлев Е. Б., Шорохов В. В., Горбунова В. Н. 1986. Материалы к фауне жесткокрылых-ксилофагов Карелии. В кн.: Е. Б. Яковлев, С. Д. Узенбаев (ред.). Фауна и экология членистоногих Карелии. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, Институт леса, с. 40–59.

Яковлев Е. Б., Полевой А. В., Хумала А. Э. 1998. Материалы к энтомофауне планируемого национального парка «Калевальский». В кн.: В. И. Крутов, А. Н. Громцев (ред.). Инвентаризация и изучение биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия (оперативно-информационные материалы). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. Институт леса, с. 132–142. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22570453

Яковлев Е. Б., Полевой А. В., Хумала А. Э. 1999. Энтомофауна заказника «Кижские шхеры». В кн.: Г. А. Елина, Е. П. Иешко, П. В. Красильников, О. Л. Кузнецов, А. Д. Лукашов, Т. Ю. Хохлова (ред.). Острова Кижского архипелага. Биогеографическая характеристика. Труды Карельского научного центра РАН. Серия Б. «Биогеография Карелии ». Выпуск 1. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, с. 87–90, 157–167. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21626528

Яцентковский А. 1931. Вредные насекомые Тихвинского учебно-опытного леспромхоза. Ч. 1. Обследование дач «Березовик» и «Шомушская» и постановка опытов по борьбе с вредителями. Записки лесной опытной части Тихвинского учебно-опытного леспромхоза. Выпуск 2. Тихвин: Типография издательства газеты «Коллективизатор», 117 с.

Яцентковский А. В. 1930. Определитель короедов по повреждениям. М.; Л.: Сельхозгиз, 206 с.

Alonso-Zarazaga M. A., Barrios H., Borovec R., Bouchard P., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlaváč P., Korotyaev B., Lyal C. H. C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trýzna M., Velázquez de Castro A. J., Yunakov N. N. 2017. Cooperative catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. Monografías electrónicas SEA **8**: 1–729. http://sea-entomologia.org/monoelec.html.

Cederhielm I. 1798. Faunae Ingricae Prodromus exhibiens Methodicam Descriptionem Insectorum Agri Petropolensis praemissa Mammalium, Avium, Amphibiorum et Piscium enumeratione. Lipsiae: Impensis Iohann Friedrich Hartknoch, XVIII + 348 p.

Douglas H. B., Cognato A. I., Grebennikov V., Savard K. 2019. Dichotomous and matrix-based keys to the *Ips* bark beetles of the World (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Canadian Journal of Arthropod Identification **38**: 1–234. doi: 10.3752/cjai.2019.38 http://cjai.biologicalsurvey.ca/dcgs_38/dcgs_38.html

Georgi J. G. 1790. Versuch einer Beschreibung der Russisch Kaiserlichen Rezidenzstadt St. Petersburg und der Merkwürdigkeiten der Gegend. St. Petersburg: bei Karl Wilhelm Müller, gedruckt bei Kayserl. Akademie der Wissenschaften, Bd. I, p. I–XVI + 1–340; Bd. II, p. 341–615 (Coleoptera: p. 544–546).

Heliövaara K., Peltonen M., Mannerkoski I., Siitonen J. 1998. Suomen kaarnakuoriaiset (Coleoptera: Scolytidae). Helsingin yliopisto, Soveltavan eläintieteen laitos, Julkaisuja [Publications oif the University of Helsinki, Department of Applied Zoology] **25**: 1–91.

Holzschuh C. 1994. Zur Unterscheidung von *Xyleborinus saxesenii* (Ratzeburg) und *X. alni* (Niisima) (Coleoptera, Scolytidae). Entomologica Basiliensia **17**: 311–318.

Hummel A.-D. 1822. Sur les insectes de Saint-Pétersbourg, pendant l'été 1822. Lettre à la Société Impèriale des Naturalistes de Moscou. Essais entomologiques. Nr. II. St. Pétersbourg: de l'Imprimerie de la Chancellerie privée du Ministère de l'Intérieur, 30 p.

Hummel A.-D. 1823a. Supplementum ad faunae ingricae prodromum, sistens insecta nonulla in agro Petropolitano anno MDCCCXX capta, et a Dom. Cederhjelm omissa. Mémoirs de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou **6**: 133–159.

Hummel A.-D. 1823b. III. Insectes de 1823. Essais entomologiques. Nr. III. St. Pétersbourg: de l'Imprimerie de la Chancellerie privée du Ministère de l'Intérieur, p. 15–33.

Hummel A.-D. 1825. II. Insectes de 1824. Observationes sur les Insectes de 1823. Essais entomologiques. Nr. IV. St. Pétersbourg: de l'Imprimerie de la Chancellerie privée du Ministère de l'Intérieur, p. 6–18.

Hummel A.-D. 1827. Insectes de 1826. Essais entomologiques. Nr. VI. St. Pétersbourg: de l'Imprimerie de la Chancellerie privée du Ministère de l'Intérieur, p. 1–20.

Johnson A. J., Hulcr J., Knížek M., Atkinson T. H., Mandelshtam M. Yu., Smith S. M., Cognato A. I., Park S., Li Y., Jordal B. H. 2020. Revision of the bark beetle genera within the former Cryphalini (Curculionidae: Scolytinae). Insect Systematics and Diversity **4** (3): 1; 1–81. doi: 10.1093/isd/ixaa002 https://doi.org/10.1093/isd/ixaa002

Jordal B. H., Knížek M. 2007. Resurrection of *Crypturgus subcribrosus* Eggers 1933 stat. n., and its close phylogenetic relationship to Nearctic *Crypturgus* (Coleoptera, Scolytinae). Zootaxa **1606**: 41–50. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1606.1.3

Knížek M. 2011. Curculionidae: Scolytinae. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 7. Curculionoidea I. Stenstrup: Apollo Books, p. 86–87, 204–251.

Koponen M. 1975. Distribution of *Ips amitinus* Eichh. (Coleoptera, Scolytidae) in Finland in 1950–1973. Annales Entomologici Fennici **41** (2): 65–69.

Koponen M. 1980. Distribution of *Ips amitinus* Eichh. (Coleoptera, Scolytidae) in Finland in 1974–1979. Notulae Entomologicae **60** (4): 223–225.

Krogerius R. 1944. *Ips longicollis* Gyll. och *Carphoborus minimus* Fabr. från urskog i Saarijärvi [*Ips longicollis* Gyll. and *Carphoborus minimus* Fabr. from the old-growth forest in Saarijärvi]. Notulae Entomologicae **24**: 32.

Lekander B., Bejer-Petersen B., Kangas E., Bakke A. 1977. The distribution of bark beetles in the Nordic countries. Acta Entomologica Fennica **32**: 1–37.

Lindroth C. H. 1960. Catalogus Coleopterorum Fennoscandiae et Daniae. Helsinki, 79 p.

Malmberg S., Mannerkoski I., Martikainen P., Clayhills T., Helve E., Hyvärinen E., Karjalainen S., Mattila J., Muona J., Rassi P. 2019. Kovakuoriaiset. Beetles. Coleoptera. In: E. Hyvärinen, A. Juslén, E. Kemppainen, A. Uddström, U.-M. Liukko (eds). The 2019 Red List of Finnish Species. Helsinki: Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus [Ministry of the Environment & Finnish Environment Institute], p. 391–425.

Mandelshtam M. Ju. 1999. Notes on the current status of *Ips amitinus* Eichh. (Coleoptera, Scolytidae) in North-West Russia. Entomologica Fennica **10** (1): 29–34. https://doi.org/10.33338/ef.83996

Mandelshtam M. Yu., Petrov A. V. 2019. A key to species of the tribe Hylastini LeConte, 1876 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) from Russia and adjacent countries. Russian Entomological Journal **28** (4): 389–399. doi: 10.15298/rusentj.28.4.08

Moe D. 1970. The post-glacial immigration of *Picea abies* into Fennoscandia. Botaniska Notiser **123**: 61–66.

Muona J. 1994. Tarkennuksia eräiden kuoriaislajien esiintymisseen Suomessa ja Venäjän Karjalassa (Coleoptera). [New distributional data on some Coleoptera in Finland and Russian Karelia]. Sahlbergia **1**: 7–10.

Muona J., Viramo J. 1986. The Coleoptera of the Koillismaa area (Ks), North-East Finland. Oulanka Reports **6**: 3–50.

Nikulina T., Mandelshtam M., Petrov A., Nazarenko V., Yunakov N. 2015. A survey of the weevils of Ukraine. Bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Platypodinae and Scolytinae). Monograph. Zootaxa **3912** (1): 1–61. doi: 10.11646/zootaxa.3912.1.1

Nuorteva M. 1955. Fennoskandialle uusi kaarnakuoriaislaji *Ips amitinus* Eichh. tavattu Suomesta **(***Ips amitinus* Eichh. (Col., Scolytidae) neu für Fennoscandien**).** Annales Entomologicae Fennicae **21** (1): 30–32.

Økland B., Flø D., Schroeder M., Zach P., Cocos D., Martikainen P., Siitonen J., Mandelshtam M. Y., Musolin D. L., Neuvonen S., Vakula J., Nikolov C., Lindelöw Å., Voolma K. 2019. Range expansion of the small spruce bark beetle *Ips amitinus*: a newcomer in northern Europe. Agricultural and Forest Entomology **21** (3): 286–298. doi: 10.1111/afe.12331

Palmén E. 1946. Materials zur Kenntnis der Käferfauna im westlichen Swir-Gebiet (Sowjet-Karelien). Acta Societatis Pro Fauna et Flora Fennica **65** (3): 1–198.

Petrov A. V. 2018. A key to genera and species of the tribe Hylesinini Erichson, 1836 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) from Russia and adjacent countries. Russian Entomological Journal **27** (2): 179–189. doi: 10.15298/rusentj.27.2.08

Petrov A. V., Mandelshtam M. Yu., Beaver R. A. 2019. A key to species of the tribe Scolytini Latreille, 1804 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) from Russia and adjacent countries. Russian Entomological Journal **28** (3): 286–302. doi: 10.15298/rusentj.28.3.08

Petrov A. V., Shamaev A. V. 2020. Description of a new *Hypothenemus* Westwood, 1834 species (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) from South of Primorskiy Kray of Russia and South Korea. Russian Entomological Journal **29** (1): 83–86. doi: 10.15298/rusentj.29.1.11

Pfeffer A. 1995. Zentral- und Westpaläarktische Borken- und Kernkäfer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae). Entomologica Basiliensia **17**: 5–310.

Platonoff S. 1943. Zür Kenntnis der Käferfauna um den See Paanajärvi in Kuusamo, Nordfinnland. Notulae Entomologicae **23**: 76–145.

Poppius B. R. 1899. Forteckning öfver Ryska Karelens Coleoptera. Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica **18** (1): 1–125 (Scolytidae p. 107–109).

Raffa K. F., Grégoire J.-C., Lindgren B. S. 2015. Natural history and ecology of bark beetles. In: F. E. Vega, R. W. Hofstetter (eds). Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species. Amsterdam etc.: Elsevier, Academic Press, p. 1–40.

Rassi P., Karjalainen S., Clayhills T., Helve E., Hyvärinen E., Laurinharju E., Malmberg S., Mannerkoski I., Martikainen P., Mattila J., Muona J., Pentinsaari M., Rutanen I., Salokannel J., Siitonen J., Silfverberg H. 2015: Kovakuoriaisten maakuntaluettelo 2015 [Provincial List of Finnish Coleoptera 2015]. Sahlbergia **21** (Suppl.1): 1–164.

Saalas U. 1917. Die Fichtenkäfer Finnlands. I. Allgemeiner Teil und Spezieller Teil I. Annales Academiae Scientiarium Fennicae. Ser. A. **8** (1): 1–547.

Saalas U. 1923. Die Fichtenkäfer Finnlands. II. Spezieller Teil II und Larvenbestimmungstabelle. Annales Academiae Scientiarium Fennicae. Ser. A. **22** (1): 1–576.

Schedl K. E. 1981. Familie: Scolytidae (Borken- und Ambrosiakäfer) (Ipidae). In: H. Freude, K. W. Harde, G. A. Lohse (eds). Die Käfer Mitteleuropas. Bd. 10. Krefeld: Goecke & Evers, p. 34–99.

Selikhovkin A.V., Popovichev B. G., Mandelshtam M. Yu., 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** (1): 309–315. https://elibrary.ru/item.asp?id=31057277. Адрес открытого доступа: https://www.balticforestry.mi.lt/bf/PDF_Articles/2017-23%5B1%5D/Baltic%20Forestry%202017.1_309-315.pdf

Siitonen J. 1990. Potential forest pest beetles conveyed to Finland on timber imported from the Soviet Union. Silva Fennica **24** (3): 315–321. doi: /10.14214/sf.a15585

Silfverberg H. 2004: Enumeratio nova Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae. Sahlbergia **9**: 1–111.

Telnov D., Barsevskis A., Savich F., Kovalevsky F., Berdnikov S., Doronin M., Cibulskis R., Ratniece D. 1997. Check-list of Latvian beetles (Insecta: Coleoptera). Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins e. V. Frankfurt a. M., Suppl. V: 1–141 (Scolytidae p. 133–135, 138).

Valkama H., Martikainen P., Räty M. 1997. First record of North American ambrosia beetle *Gnathotrichus materiarius* (Fitch) (Coleoptera, Scolytidae) in Finland – a new potential forest pest? Entomologica Fennica **8** (4): 193–195. https://doi.org/10.33338/ef.83943

Vega F. E., Hofstetter R. W. 2015. Preface. In: F. E. Vega, R. W. Hofstetter (eds). Bark Beetles. Biology and Ecology of Native and Invasive Species. Amsterdam etc.: Elsevier, Academic Press, p. XVII.

Voolma K., Mandelshtam M. Yu., Shcherbakov A. N., Yakovlev E. B., Õunap H., Süda I., Popovichev B. G., Sharapa T. V., Galasjeva T. V., Khairetdinov R. R., Lipatkin V. A., Mozolevskaya E. G. 2004. Distribution and spread of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) around the Gulf of Finland: a comparative study with notes on rare species of Estonia, Finland and North-Western Russia. Entomologica Fennica **15** (4): 198–210. https://doi.org/10.33338/ef.84222

Voolma K., Õunap H., Süda I. 1996. Ürasklased (Coleoptera, Scolytidae) Eesti entomoloogilistes kollektsioonides [Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) in the insect collections of Estonia]. Metsanduslikud Uurimused (Tartu) **27**: 125–132.

Voolma K., Õunap H., Süda I. 1997. Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) of Estonia: results of the examination of insect collections. Baltic Forestry **3** (1): 19–23.

Voolma K., Õunap H., Süda I. 2000. Eesti putukate levikuatlas [Distribution Maps of Estonian Insects]. Kaardid [Maps] 98–165. Ürasklased – Scolytidae. Vol. 2. Tartu: Eesti Loodusfoto, 84 p.

Voolma K., Süda I., Õunap H. 1998. New records of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) from Estonia. Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology. Ecology **47** (1): 73–78.

Wood S. L., Bright D. E., Jr. 1992. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). Part 2: taxonomic index. Great Basin Naturalist Memoirs **13** (A): 1–833; **13** (B): 835–1553.

Yakovlev E. B., Scherbakov A., Polevoi A., Humala A. 2000. Insect fauna of the Paanajärvi National park and proposed Kalevala National park with particular emphasis on saproxylic Coleoptera, Diptera and Hymenoptera. In: R. Heikkilä, H. Heikkilä, A. Polevoi, E. Yakovlev (eds). Biodiversity of Old-growth Forests and Its Conservation in North-Western Russia. Oulu: Regional Environmental Publications 158. North Ostrobothnia Regional Environment Center, p. 103–157.

Zolk K. 1932. Kodumaa ürasklased (Ipidae) ühes lühikese ülevaatega nende bionoomiast ja levimisest Eestis [Die Borkenkäfer (Ipidae) Estlands mit kurzer Berücksichtigung ihrer Bionomie und Verbreitung]. In: Eesti Metsanduse Aastaraamat (Tartu), vol. 6, p. 127–176.

Zolk K. 1935. Metsakahjurite esinemine Eestis 1934. a. [Das Vorkommen der Forstschädlinge in Estland im Jahre 1934]. In: Eesti Metsanduse Aastaraamat (Tartu), vol. **7**, p. 614–638.

BARK AND AMBROSIA BEETLES (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE) OF NORTH-WESTERN RUSSIA: HISTORY OF THE STUDY, COMPOSITION AND GENESIS OF THE FAUNA

M. Yu. Mandelshtam, A. V. Selikhovkin

Key words: beetles, bark beetles, forest entomology, North-Western Russia, trunk pests, fauna, Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae

SUMMARY

An essay of the fauna of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in five federal subjects of North-Western Russia is presented. Species composition of scolytids in Leningrad, Novgorod, Pskov and Murmansk provinces as well as in the Republic of Karelia is compared in relation to the bark beetle fauna of adjacent Estonia and Finland. History of investigation of the North-Western Russian bark beetle fauna starting from the 18th century and up to date is discussed, and state of the modern knowledge on the regional bark beetle fauna is traced. Distribution of "northern" and "southern" bark beetle species into the territory of the region is discussed, and increase in species richness in southward direction is demonstrated. The problem of the genesis of the bark beetle fauna in separate provinces is analyzed with respect to the host plant distribution in the postglacial period (Holocene). It is demonstrated that the border between the middle and the southern taiga subzones running across Leningrad Province is also the northern distribution boundary of numerous bark beetle species. Special attention is paid to expansion of several bark beetle species into the territory of North-Western Russia in last decades caused by different factors. Particularly, the northward range expansion of the small spruce bark beetle *Ips amitinus* (Eichhoff, 1872) and elm bark beetles from the genus *Scolytus* Geoffroy, 1762 is considered in more details. It is shown that the absence of monitoring of the elm *Scolytus* populations has led to the pest uncontrolled reproduction, Dutch elm disease spread, and to significant economic losses. Rare bark beetle species deserving inclusion into regional Red Data Lists are named. Attention is attracted to the problem of insufficient studies of the bark beetle fauna in nature reserves and other nature protected areas in North-Western Russia.

The damage caused by the most economically important bark beetles in the boreal forests zone is briefly reviewed, namely the damage caused by European spruce bark beetle *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) and pine-shoot beetles of the genus *Tomicus* Latreille, 1802 is considered. Some taxonomic problems to refine local bark beetle species lists in North-Western Russia are yet to be solved. Scientists of the St. Petersburg Forest Institute have contributed not only to elucidation of the regional bark beetle fauna but to investigation of the bark beetle biology in Russia in general. The impact of the Forest Institute zoologists on modern knowledge on the bark beetle biology is underlined.

УДК 595.754

ДИАГНОСТИКА ГРУППЫ ВИДОВ РОДА *POLYMERUS* HAHN (HETEROPTERA, MIRIDAE), ВКЛЮЧАЮЩЕЙ ВРЕДИТЕЛЕЙ АГРОКУЛЬТУР В ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ, ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ И МОЛЕКУЛЯРНЫМ ПРИЗНАКАМ

В. Б. Голуб, [1*] М. Ю. Сыромятников, [1, 2] А. В. Кокина, [1***] В. А. Соболева, [1****] Е. В. Нестерова, [1*****] В. Н. Попов, [1, 2******]**

[1] Воронежский государственный университет
Университетская пл., 1, Воронеж, 394018 Россия
*e-mail: v.golub@inbox.ru, **e-mail: syromyatnikov@bio.vsu.ru,
***e-mail: nastenka.kokina@mail.ru, ****e-mail: soboleva@bio.vsu.ru,
*****e-mail: katya.nesterova.1997@mail.ru, ******e-mail: pvn@bio.vsu.ru
[2] Воронежский государственный университет инженерных технологий
проспект революции, 19, Воронеж, 394036 Россия

Поступила в редакцию 7.05.2020 г.
После доработки 1.08.2020 г.
Принята к публикации 1.08.2020 г.

В статье представлены усовершенствованная таблица для определения совместно обитающих видов рода *Polymerus* Hahn, 1831 (Heteroptera, Miridae) на основе морфологических признаков и полученных авторами данных о различиях между видами в нуклеотидной последовательности ДНК гена COI. Комплекс этих показателей с учетом хранящихся в GenBank данных обеспечивает возможность достоверной и оперативной идентификации *Polymerus unciniger* Gapon, 2014, *P unifasciatus* (Fabricius, 1794), *P. cognatus* (Fieber, 1858), *P. vulneratus* (Panzer, 1806), и *P. brevicornis* (Reuter, 1879). Подроды *Poeciloscytus* Fieber, 1858 и *Pachycentrum* Gapon, 2014 характеризуются значительной обособленностью по морфологическим и молекулярно-генетическим признакам. Разработан ПЦР-ПДРФ-метод быстрой идентификации вредного вида *P. vulneratus*. Выявлена высокая внутрипопуляционная изменчивость морфологических признаков *P. unifasciatus* и нуклеотидной последовательности гена COI у форм, депонированных в GenBank как *P. unifasciatus* и *P. microphthalmus* (Wagner, 1951). Выдвинуто предположение о том, что *P. microphthalmus* представляет собой форму *P. unifasciatus* с укороченными надкрыльями и более мелкими глазами по сравнению с полнокрылой формой того же вида, особи которой имеют более крупные глаза.

Ключевые слова: *Polymerus*, виды, вредители, определительная таблица, баркодинг ДНК, ПЦР-ПДРФ анализ, определение.

DOI: 10.31857/S0367144520030120

Род *Polymerus* Hahn, 1831 включает 20 палеарктических видов, относящихся по классификации Д. А. Гапона (Gapon, 2014) к трем подродам – *Polymerus* s. str. (4 вида), *Poeciloscytus* Fieber, 1858 (14 видов) и *Pachycentrum* Gapon, 2014 (3 вида) (Kerzhner, Josifov, 1999; Gapon, 2014). В европейской части России к настоящему времени из

подрода *Polymerus* известны 2 вида: *P. holosericeus* Hahn, 1831 (типовой вид) и *P. russatus* Gapon, 2014; из подрода *Poeciloscytus* указаны 6 видов: *P. asperulae* (Fieber, 1861), *P. brevicornis* (Reuter, 1879), *P. cognatus* (Fieber, 1858), *P. palustris* (Reuter, 1907), *P. unifasciatus* (Fabricius, 1794) (типовой вид) и *P. vulneratus* (Panzer, 1806); подрод *Pachycentrum* представлен в европейской части России всеми тремя видами (Gapon, 2014): *P. nigrita* (Fallén, 1807), *P. carpathicus* Horváth, 1882 (типовой вид) и *P. unciniger* Gapon, 2014.

Таксономии палеарктических видов рода *Polymerus* и выяснению различий между близкими видами, включая вредителей агрокультур, посвящено много публикаций (Wagner, 1951, 1961, 1971; Carvalho, Leston, 1952; Кержнер, Ячевский, 1964; Пучков, 1966, 1972; Голуб, 1983; Rinne, 1989; Herczek, 1991; Gapon, 2014, и др.). В статье М. Шварца с соавт. (Schwartz et al., 1991) впервые указаны из Северной Америки *P. cognatus* и *P. vulneratus*, а также уточнены особенности внешнего строения и гениталий самцов, отличающие их от другого голарктического вида, *P. unifasciatus*, и некоторых похожих неарктических видов.

Polymerus cognatus и *P. vulneratus* (свекловичные клопы), относятся к числу вредителей свеклы и бобовых культур (люцерны, эспарцета, клевера, гороха, фасоли и др.) в Европе, особенно в ее восточной части (Пучков, 1966, 1972; Голуб, 1983). Они обитают в природных ландшафтах и агроценозах совместно с другими видами этого рода (Пучков, 1966), что затрудняет их быструю идентификацию и прогнозирование численности. Перекрывание внутривидовой изменчивости морфологических признаков, обычно использующихся для идентификации палеарктических видов, ограничивает их пригодность для оперативного выявления вредителей. Наиболее надежно определение с использованием признаков выдутого эдеагуса по методике Д. А. Гапона (Gapon, 2001), но овладение ею требует длительной работы. Личинки ранних возрастов, особенно видов подрода *Poeciloscytus*, достоверно не различаются, и таблиц для их определения нет, но именно идентификация личинок ранних возрастов необходима для своевременного выявления и прогнозирования численности вредных видов.

Первая попытка создания способа оперативной и точной идентификации вредного вида клопов на основе комплекса морфологических и молекулярных признаков был сделана нами для вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Puton, 1881 и других видов этого рода (Syromyatnikov et al., 2017). В настоящей статье представлены результаты попытки использования комплекса морфологических и молекулярных особенностей для идентификации 5 видов рода *Polymerus*: 4 из подрода *Poeciloscytus* – *P.* (*P.*) *unifasciatus*, *P.* (*P.*) *brevicornis*, *P.* (*P.*) *vulneratus*, *P.* (*P.*) *cognatus* – и *P.* (*Pachycentrum*) *unciniger*. Кроме того, нами рассмотрена внутрипопуляционная изменчивость морфологических признаков и нуклеотидных последовательностей гена COI массового вида *P. unifasciatus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для морфологических и молекулярных исследований был собран в 20 км СВ г. Воронеж: Усманский бор, окр. биологического учебно-научного центра Воронежского государственного университета «Веневитиново», 51°49′ с. ш., 39°23′ в. д.; высота – 97–102 м над ур. м. Всего исследовано 280 экз. Изученный материал хранится в коллекции кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных Воронежского государственного университета.

Морфологические признаки были исследованы у *P. unifasciatus*, *P. brevicornis*, *P. vulneratus*, *P. cognatus* и *P. unciniger*, встречающихся обычно совместно в природных ландшафтах и в агроценозах (в последних *P. unciniger* чаще отсутствует). Идентификация видов проводилась с помощью определителей (Wagner, 1951, 1957; Кириченко, 1951; Кержнер, Ячевский, 1964; Rinne, 1989; Gapon, 2014) и проверена по коллекции Зоологического института РАН (С.-Петербург). Морфологическая терминология принята по определителю И. М. Кержнера и Т. Л. Ячевского (Кержнер, Ячевский, 1964), для структур эдеагуса – по работе Д. А. Гапона (Gapon, 2014).

Для проведения сравнительно-морфологического анализа были использованы традиционные методы сбора и хранения энтомологического материала (Голуб и др., 2012). Снимки имаго клопов сделаны камерой Canon методом послойного фотографирования на разной глубине резкости под стереоскопическим микроскопом МБС-10; снимки эдеагусов сделаны под микроскопом с использованием камеры DCM 800; все первичные фотографии скомбинированы с использованием программы CombineZP, находящейся в свободном доступе, и отретушированы в программе Adobe Photoshop CS5. Рисунки парамеров сделаны с использованием рисовального аппарата РА-6. Парамеры и эдеагус предварительно подвергались обработке в 4%-ном растворе KOH (Кержнер, Ячевский, 1964; Голуб и др., 2012). При проведении морфометрического анализа *P. unifasciatus* были использованы по 20 самцов и самок из указанного выше пункта (20 км СВ Воронежа).

Для баркодинга ДНК были использованы те же виды, что и для проведения морфологического анализа (*P. unifasciatus*, *P. brevicornis*, *P. vulneratus*, *P. unciniger*; рис. 1), кроме *P. cognatus*; численность последнего вида в пунктах отбора проб при проведении исследований оказалась недостаточной для получения достоверных результатов. Собранные насекомые помещались индивидуально в пробирки с 96%-ным этиловым спиртом и этикетировались. До проведения анализов образцы хранились при температуре –20 °C для замедления деградации ДНК.

ДНК выделяли из ног и головы насекомых с помощью набора ZR Tissue & Insect DNA MicroPrep (Zymo Research, США). ДНК из образцов исследованных видов использовали для амплификации гена COI. Фрагменты гена длиной в 455 п. н. амплифицировали с помощью праймеров mHemF1/LepR1 и затем секвенировали. Полимеразную цепную реакцию проводили на Eppendorf MasterCycler Personal Cycler (Eppendorf, Германия). Реакционная смесь для ПЦР содержала 5 мкл 5X ScreenMix-HS (Евроген, Россия), 1 мкл 10 мкМ прямого праймера, 1 мкл 10 мкМ обратного праймера, 2 мкл ДНК и 16 мкл деионизированной воды. Режим ПЦР включал начальную денатурацию при 94 °C в течение 3 мин; 35 циклов: денатурация при 94 °C в течение 30 сек, отжиг праймеров при 51 °C в течение 30 сек, элонгация при 72 °C в течение 45 сек; конечная элонгация при 72 °C в течение 10 мин. При проведении ПЦР использовались следующие праймеры: прямой mHemF1 (5′-GCATTYCCACGAATAAATAAYATAAG) и обратный LepR1 (5′-TAAACTTCTGGATGTCCAAAAAATCA) (Hebert et al., 2004; Wilson, 2012). Продукты ПЦР разделяли электрофорезом в 2.5%-ном агарозном геле, окрашивали бромидом этидия и визуализировали с помощью трансиллюминатора TCP-20LM. Размер продуктов ПЦР определяли с использованием стандартов длин ДНК (Евроген, Россия).

Продукты ПЦР очищали от агарозного геля с помощью набора Cleanup Standard (Евроген, Россия) и секвенировали с помощью генетического анализатора Applied Biosystems 3500 с использованием BigDye Terminator v3.1 Kit. Для секвенировании использовали те же праймеры, что и для баркодинга ДНК – mHemF1 и LepR1. Полученные нуклеотидные последовательности для проверки на отсутствие стоп-кодонов и «пробелов» транслировали в аминокислотные последовательности с помощью EMBOSS Transeq на сайте European Molecular Biology Laboratory's European Bioinformatics Institute (http://www.ebi.ac.uk/Tools/st/emboss_transeq/).

При проведении ПЦР-ПДРФ-анализа для видовой дифференциации были выбраны эндонуклеазы рестрикции с использованием теоретических диаграмм расщепления ДНК, доступных на сайте научно-производственного объединения «СибЭнзим» (http://www.sibenzyme.com/products/restrictases). ПЦР проводили с использованием праймеров LepF1 и mHemR1 (см. выше).

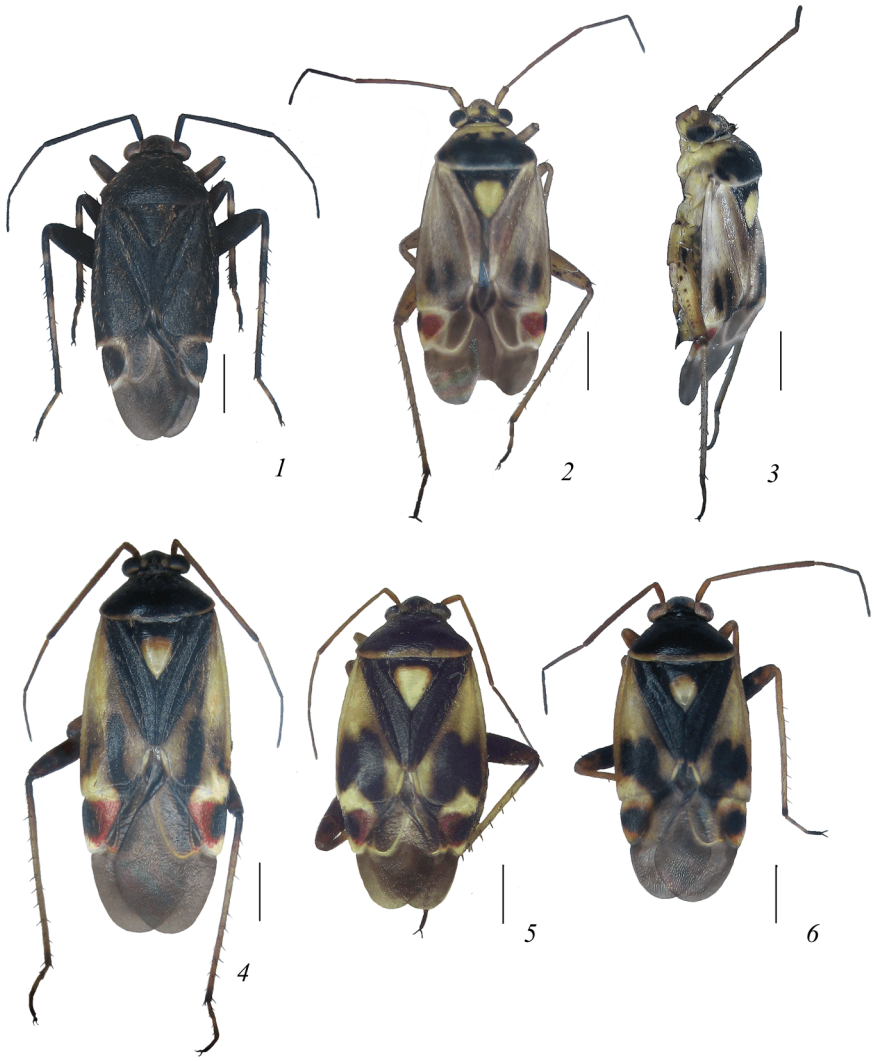

Рис. 1. *Polymerus* Hahn.

1 – P. unciniger Gapon, самец; *2*, *3 – P. vulneratus* (Panzer), самец (*2* – вид сверху, *3* – вид сбоку); *4*, *5 – P. unifasciatus* (F.) (*4* – самец, forma *macroptera*; *5* – самка, forma *submacroptera*); *6 – P. brevicornis* (Reuter), самец (Россия, 20 км СВ Воронежа, Усманский бор).

Шкала: 1 мм. (Ориг.).

Продукты ПЦР (10 мкл) расщепляли в реакционной смеси, содержащей 1.5 мкл 10Х реакционного буфера (СибЭнзим, Россия) и 10 ед. эндонуклеазы рестрикции (СибЭнзим, Россия) в общем объеме 15 мкл (при необходимости объем до нужного значения доводили стерильной водой). Смесь инкубировали в течение 2 ч при температуре +37 °С. Фермент инактивировали при температуре +75 °С в течение 15 мин. После электрофореза продукты рестрикции визуализировали окрашиванием бромидом этидия в 2.5%-ном агарозном геле.

Анализ степени филогенетической близости видов по молекулярным показателям проводился с использованием программного обеспечения MEGA6 (Center for Evolutionary Medicine and Informatics, США). Анализируемые последовательности ДНК были усечены до 412 пар нуклео-

тидов (п. н.). Парные генетические расстояния между образцами были рассчитаны с использованием модели Kimura-2-Parameter (K2P) (Kimura, 1980). Реконструкция генетического дерева была осуществлена с использованием метода ближайших соседей (Saitou, Nei, 1987). Процент дублирующих деревьев, в которых таксоны сгруппированы в «bootstrap» тесте (500 повторов), показаны рядом с ветвями (Felsenstein, 1985). Было проанализировано 27 нуклеотидных последовательностей. Реконструкция генетических деревьев была проведена в программе Molecular Evolutionary Genetics Analysis 6 (MEGA6) (Tamura et al., 2013). В качестве внешней группы был выбран *Stenotus binotatus* (Heteroptera, Miridae).

Эволюционное расхождение между видами было оценено как число нуклеотидных замен на сайт, рассчитанное путем усреднения всех пар последовательностей между анализируемыми группами. Анализ проводился с использованием модели K2P (Saitou, Nei, 1987).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологические особенности имаго *Polymerus* (*Poeciloscytus*) и *P.* (*Pachycentrum*), обитающих совместно в природных ландшафтах и агроэкосистемах восточноевропейской лесостепи, приведены в определительной таблице. Длина члеников усиков, их соотношение и другие пропорции тела, часто использующиеся для идентификации видов, в ней не используются из-за перекрывания границ их внутривидовой изменчивости; кроме того, у большинства коллекционных экземпляров 3-й и 4-й членики усиков обломаны. Особенности окраски тела и его опушения пригодны для идентификации только полностью окрепших и окрашенных имаго.

ТАБЛИЦА ДЛЯ РАЗЛИЧЕНИЯ POLYMERUS UNCINIGER, P. VULNERATUS, P. COGNATUS, P. UNIFASCIATUS И P. BREVICORNIS

(по признакам, использованным в работах: Кержнер, Ячевский, 1964; Schwartz et al., 1991; Gapon, 2014, с изменениями)

1(2). Переднеспинка, щиток и надкрылья одноцветно-черные, только кунеус часто окаймлен узкой желтой полосой; задний край переднеспинки по бокам иногда также с узкой желтой полосой. Левый (крупный, г-образно изогнутый) парамер с явственно заостренной вершиной (рис. 2, *1*). Медиальная спикула везики эдеагуса головчато утолщенная вблизи вершины (рис. 3, *1*). 4.6–5.0 мм. Рис. 1, *1* (подрод *Pachycentrum*) ..... **P. unciniger.**

2(1). Щиток и надкрылья не одноцветно-черные, а с крупными желтыми и черными пятнами; щиток обычно почти весь желтый, иногда (у *P. vulneratus*) желтый цвет преобладает и в окраске надкрылий. Левый парамер со слегка притупленной вершиной (рис. 2, *2–5*). Медиальная спикула везики постепенно утончается к вершине, вблизи нее без головчатого утолщения (рис. 3, *2–5*) .... (Подрод *Poeciloscytus*).

3(6). У полностью окрашенных особей с окрепшими после линьки на имаго покровами боковой край надкрылий по всей длине или на большей его части с очень тонкой черной или буровато-черной линией (см. сбоку); у молодых особей темная линия часто заметна только в базальной половине надкрылья. Тело сверху преимущественно в серебристых волосках.

4(5). Бóльшая часть верхней стороны тела темная; бóльшая часть надкрылий обычно черная (у молодых, недоокрашенных особей черная окраска может быть слабо развита). Передние углы переднеспинки у полностью окрашенных особей с черным, нередко слабо блестящим пятном. Кунеус нередко с буро-красным и чер-

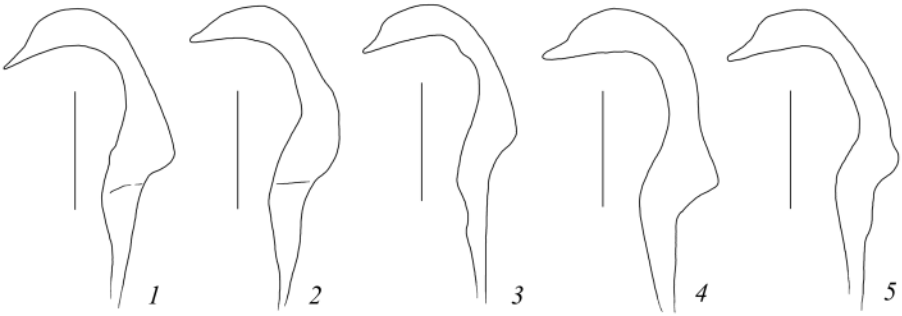

Рис. 2. *Polymerus* Hahn, левый парамер.

1 – P. unciniger Gapon, *2 – P. cognatus* (Fieber), *3 – P. vulneratus* (Panzer), *4 – P. unifasciatus* (F.), *5 – P. brevicornis* (Reuter) (Россия, 20 км СВ Воронежа, Усманский бор).

Шкала: 0.2 мм. (Ориг.).

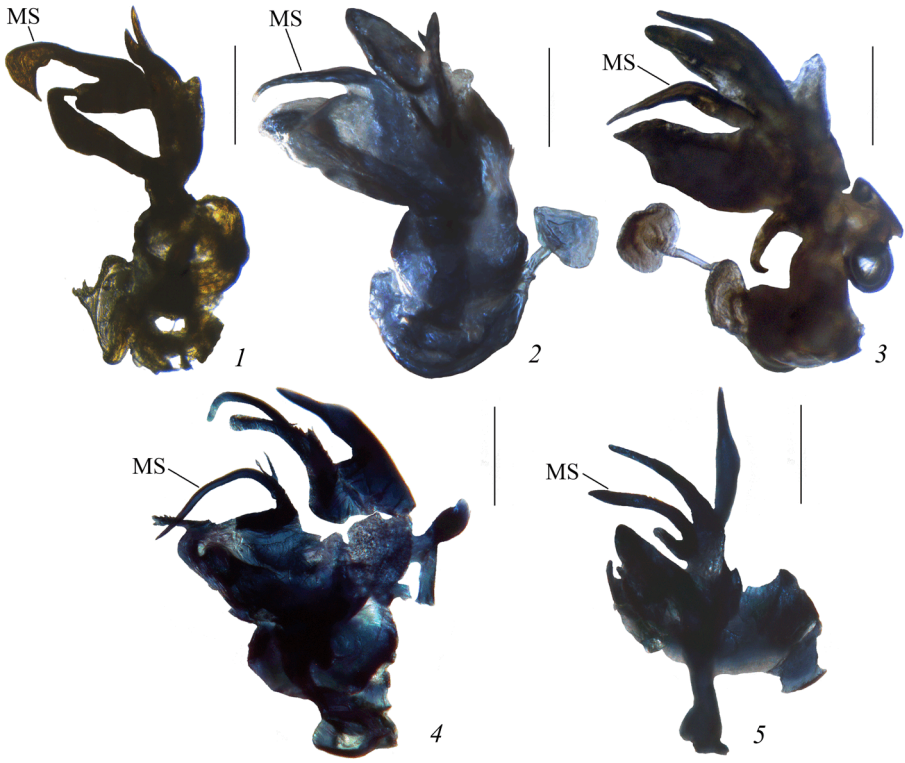

Рис. 3. *Polymerus* Hahn, везика эдеагуса.

1 – P. unciniger Gapon, *2 – P. cognatus* (Fieber), *3 – P. vulneratus* (Panzer), *4 – P. unifasciatus* (F.), *5 – P. brevicornis*. MS – медиальная спикула (Россия, 20 км СВ Воронежа).

Шкала: 0.2 мм. (Ориг.).

ным пятном. Левый парамер и везика – см. рис. 2, *2*; 3, *2*. 3.8–4.7 мм .... **P. cognatus.**

5(4). Бóльшая часть верхней стороны тела светлая, желтая или зеленовато-желтая; надкрылья обычно почти целиком светлые, лишь с отдельными черными продольными пятнами. Передние углы переднеспинки без черного пятна. Кунеус с большим красным пятном и обычно с черной полоской по наружному краю. Левый парамер и везика – см. рис. 2, *3*; 3, *3*. 4.3–4.9 мм. Рис. 1, *2, 3* .... **P. vulneratus.**

6(3). Боковой край надкрылий без черной линии или она есть только в основании надкрылий. Тело сверху преимущественно в желтоватых волосках.

7(8). Кунеус с большим или маленьким (нередко очень узким, в виде полоски) черным пятном, прилегающим к его наружному краю и не доходящим до внутреннего края, и с красным пятном, прилегающим к его внутреннему краю, часто не полностью окружающим черное пятно; иногда кунеус почти полностью черный. Левый парамер и везика эдеагуса – см. рис. 2, *4*; 3, *4*. 4.3–4.9 мм. Рис. 1, *4*, *5* .... **P. unifasciatus.**

8(7). Кунеус с черным пятном, доходящим до его внутреннего края, и с желтым или красноватым окаймлением черного пятна. Левый парамер и везика эдеагуса – см. рис. 2, *5*; 3, *5*. 4.2–4.8 мм. Рис. 1, *6* ..... **P. brevicornis.**

При разработке метода ПЦР-ПДРФ для быстрой идентификации вредного вида *P. vulneratus* установлено, что специфичные для этого вида фрагменты ДНК образуются под действием семи рестриктаз (AcsI, BstF5I, FokI, PpsI, RsaI, RsaNI и SspMI). Для дальнейших лабораторных процедур была выбрана рестриктаза RsaI, поскольку она имеет сайт рестрикции у всех исследуемых видов, но только у *P. vulneratus* образуется фрагмент размером 131 п. н., который хорошо регистрируется в 2.5%-ном агарозном геле при проведении электрофореза. Электрофореграмма продуктов ПЦР с праймерами mHemF и LepR1, обработанных рестриктазой RsaI, представлена на рис. 4.

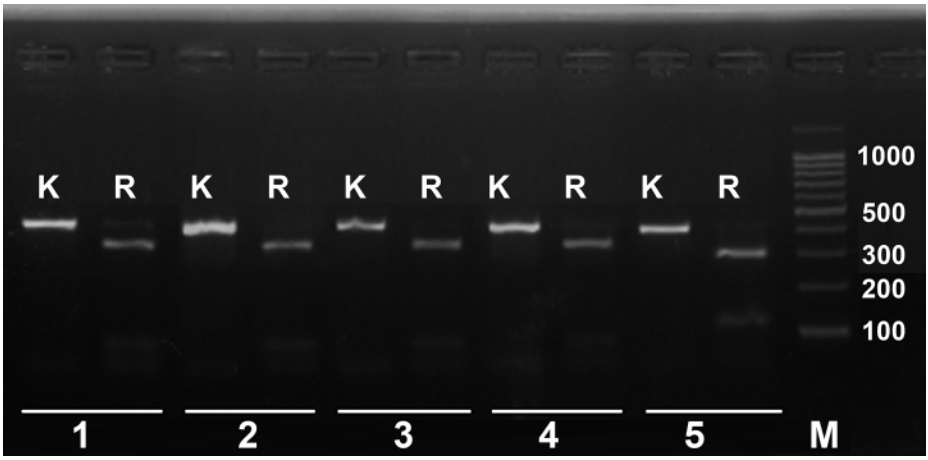

Рис. 4. Электрофореграмма продуктов рестрикции RsaI.
K – продукт ПЦР до рестрикции, R – после рестрикции.

Таким образом, обработка рестриктазой RsaI продукта ПЦР, полученного с помощью праймеров mHemF1/LepR1, обеспечивает достоверную идентификацию *P. vulneratus*.

Нуклеотидные последовательности, полученные нами секвенированием гена COI у исследованных видов, были зарегистрированы в системе GenBank под следующими номерами: *P. unciniger* – MH752746–MH752750; *P. vulneratus* – MH607428, MH607436; *P. unifasciatus* – MH607420–MH607427, MH607440, MH607441; *P. brevicornis* – MH607415–MH607419. Баркодинг ДНК *P. brevicornis* и *P. unciniger* был выполнен впервые.

Генетические расстояния между изученными видами *Polymerus* на основе полученных нами данных о последовательности генов COI **(**VSU («Voronezh State University»); пункт отбора проб: Россия, 20 км СВ Воронежа**)** и с использованием данных в системе NCBI GenBank представлены соответственно на рис. 5 и 6.

Результаты секвенирования гена COI показали значительную дистанцированность кластера, включающего два вида подрода *Pachycentrum* **(***P.* (*P.*) *nigrita* и *P.* (*P.*) *unciniger***),** от всех видов подрода *Poeciloscytus* (рис. 5, 6). Морфологические различия между двумя подродами по окраске тела и признакам гениталий (Gapon, 2014; см. таблицу для определения видов и рис. 1, *1–5*; 2, *1–5*) также более значительны, чем различия между видами подрода *Poeciloscytus*. Таким образом, комплекс морфологических и молекулярных различий обеспечивает возможность точной идентификации двух подродов и, соответственно, видов подрода *Pachycentrum* на стадиях имаго и личинок.

Морфологические различия между видами подрода *Poeciloscytus* не всегда обеспечивают точную идентификацию видов. На основе материала из восточноевропейской лесостепи (Воронежская обл.) и с других территорий России и сопредельных стран (материал ЗИН) установлено, что наличие тонкой темной линии на боковом крае надкрылий *P. vulneratus* и *P. cognatus* проявляется только у полностью окрепших и окрашенных особей. У недавно линявших на имаго особей темная линия обычно слабо выражена и присутствует только в базальной части надкрылий. Напротив, боковой край надкрылий у особей *P. unifasciatus* в базальной половине часто с темной линией, как у *P. cognatus* и *P. vulneratus*. Сравнительный анализ особенностей везики позволяет констатировать, что ее медиальные спикулы у *P. cognatus*, *P. vulneratus* и *P. brevicornis* (рис. 3, *2*, *5*), различаются почти исключительно степенью изогнутости. Однако результаты секвенирования гена COI показали отчетливость кластера *P. vulneratus* и *P. cognatus* (рис. 5, 6): его генетическая дистанцированность от других изученных нами видов *Polymerus* составила не менее 0.123, что обеспечивает надежную идентификацию этой пары видов среди встречающихся совместно с ними.

Медиальная спикула *P. unifasciatus* длиннее, чем у других изученных видов подрода *Poeciloscytus* (рис. 3, *4*), форма ее слабо изменчива. По результатам секвенирования гена COI этот вид, с учетом внутривидовой вариабельности, примерно равноудален от других видов рода (рис. 5, 6). Таким образом, комплекс признаков *P. unifasciatus*, включающих особенности строения эдеагуса и сиквенса гена COI, также обеспечивает его надежную идентификацию.

Некоторые нуклеотидные последовательности, полученные нами (MH607429, MH607437, MH607438, MH607439, MH607442), соответствуют таковым *P. microphthalmus* (Wagner, 1951), зарегистрированным прежде в базе данных GenBank. Одна-

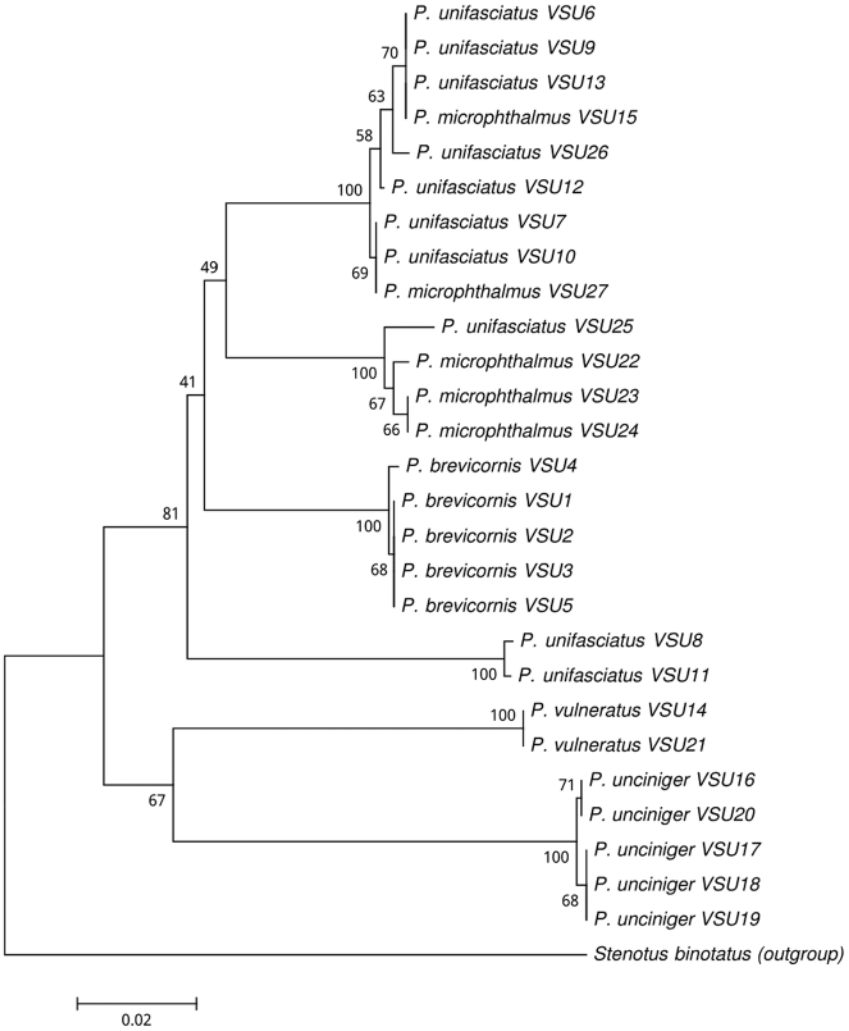

Рис. 5. Кладограмма нуклеотидных последовательностей гена COI видов рода *Polymerus* Hahn, полученных авторами.

ко различия между нуклеотидными последовательностями гена COI *P. unifasciatus* и *P. microphthalmus* настолько малы, что эти таксоны не могут быть достоверно дифференцированы классическим методом баркодинга ДНК (см. рис. 5, 6). Очень высокая вариабельность нуклеотидных последовательностей гена COI у *P. unifasciatus* (0.0519) и *P. microphthalmus* (0.0341) (рис. 5, 6) не позволяет различить их по этому признаку. При этом нуклеотидная вариабельность *P. unciniger* не превышала 0.001, а у *P. brevicornis* и *P. vulneratus* она вообще отсутствовала (рис. 5, 6).

В связи с тем, что *P. microphthalmus* прежде не указывался из европейской части России, мы провели морфометрический анализ внутрипопуляционной изменчивости признаков *P. unifasciatus*, которые наиболее часто использовались ранее для дифференциации его от *P. microphthalmus* (табл. 1).

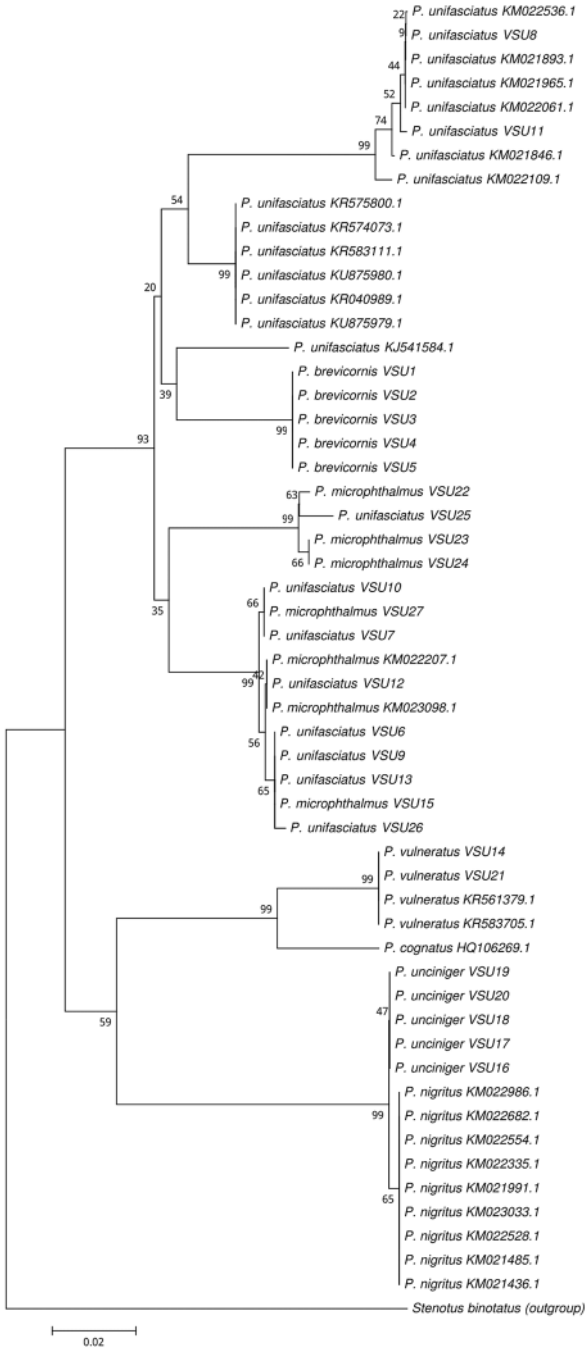

Рис. 6. Кладограмма нуклеотидных последовательностей гена COI видов рода *Polymerus* Hahn, полученных авторами и депонированных в системе NCBI GenBank.

Таблица 1. Морфометрические показатели *Polymerus unifasciatus* (F.) (20 км СВ Воронежа, Усманский бор, 2016–2018 гг.)

Пол, форма	Число изученных экземпляров	Длина тела, мм	Ширина темени, мм	Ширина глаза, мм	Отношение ширины темени к ширине глаза	Отношение ширины головы к ее высоте
Самцы,	21	5.50–7.60	0.40–0.50	0.26–0.35	1.14–1.93	1.05–1.30
f. *macroptera*		5.9 ± 0.123	0.43 ± 0.006	0.30 ± 0.005	1.43 ± 0.046	1.17 ± 0.015
Самки,	20	4.50–6.10	0.47–0.57	0.25–0.33	1.58–2.12	1.10–1.28
f. *submacroptera*		5.23 ± 0.096	0.51 ± 0.006	0.28 ± 0.005	1.86 ± 0.032	1.22 ± 0.011

Примечание. Над чертой – минимальное и максимальное значения признака, под чертой – среднее значение и ошибка.

Кроме того, изучено отношение длин III и IV члеников усиков у особей с полностью сохранившимися усиками (8 самцов и 8 самок), которое составило у самцов 0.96–1.0, у самок – 0.9–1.0.

Установлено, что значения всех включенных в табл. 1 показателей полнокрылых самцов (forma *macroptera*) полностью соответствуют таковым *P. unifasciatus*, приведенным Э. Вагнером при описании *P. microphthalmus* и в более поздних публикациях (Wagner, 1951, 1961, 1971), а также дополненным последующими авторами (Rinne, 1989; Herczek, 1991). В отличие от самцов, у исследованных самок перепоночка надкрылий слегка или заметно укорочена (forma *submacroptera*). При этом теменная часть головы у них шире, а глаза меньше, чем у самцов (табл. 1), что соответствует описанным Э. Вагнером признакам *P. microphthalmus* (Wagner, 1951, 1961, 1971). Особенности парамеров и спикул эдеагуса (включая медиальную), которые указывали бы на присутствие в изученной выборке двух видов, не выявлены.

Полученные данные об изменчивости морфологических и молекулярно-генетических показателей свидетельствуют о том, что мы, вероятнее всего, имеем дело с одним видом, *P. unifasciatus*, с довольно широкой изменчивостью размеров тела и пропорций его частей. Эти различия усиливаются половым диморфизмом с проявлением у самок укороченности надкрылий и, несомненно, коррелирующими с ней меньшими размерами глаз и, соответственно, большей шириной темени. Высокая морфологическая изменчивость (табл. 1) и половой диморфизм *P. unifasciatus*, очевидно, обусловлены значительной генотипической изменчивостью, затрагивающей и ген COI (рис. 5, 6). Окончательно вопрос о самостоятельности *P. microphthalmus* может быть решен на основании результатов изучения его межпопуляционных различий и детального изучения эдеагуса в его различных проекциях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Совместно обитающие в природных ландшафтах и агроценозах восточноевропейской лесостепи *Polymerus unifasciatus*, *P. cognatus*, *P. vulneratus*, *P. brevicornis* и *P. unciniger* могут достоверно идентифицироваться по разработанному нами комплексу особенностей внешнего строения, гениталий и результатам баркодинга ДНК.

2. Почти полностью черная окраска тела (см. рис. 1, *1*), острая вершина левого парамера (рис. 2, *1*) и головчато утолщенная близ вершины медиальная спикула везики (рис. 3, *1*) *P.* (*Pachycentrum*) *unciniger* в сочетании с обособленностью кластера подрода *Pachycentrum* в кладограмме сиквенсов гена COI изученных таксонов (рис. 6) обеспечивают возможность точной идентификации двух подродов *Polymerus*.

3. Разработанный нами ПЦР-ПДРФ-метод быстрой и надежной идентификации вредителя сельскохозяйственных культур *P. vulneratus* заключается в разрезании амплифицированных фрагментов ДНК эндонуклеазой RsaI, в результате чего формируется уникальная картина рестрикции (см. рис. 4).

4. *Polymerus* (*Poeciloscytus*) *unifasciatus* характеризуется наиболее длинной медиальной спикулой везики среди изученных видов этого подрода (рис. 3, *4*), что в сочетании с данными баркодинга ДНК (рис. 5, 6) позволяет достоверно определять этот массовый вид.

5. Внутрипопуляционная изменчивость признаков строения головы *P. unifasciatus* связана с проявлением полового диморфизма, при котором у особей (чаще – самок) с укороченными надкрыльями глаза немного меньше, а ширина темени, соответственно, больше, чем у полнокрылых особей, обычно самцов. Высокая внутрипопуляционная изменчивость внешних морфологических признаков *P. unifasciatus* сопутствует очень высокой изменчивости нуклеотидной последовательности гена COI у форм, представленных в базе данных GenBank под названиями *P. unifasciatus* и *P. microphthalmus*. Не исключено поэтому существование всего одного вида, *P. unifasciatus*, крайние проявления генетической и морфологической изменчивости которого относятся авторами к разным видам – *P. unifasciatus* и *P. microphthalmus*.

6. Впервые выполненный баркодинг ДНК *P. brevicornis* и *P. unciniger* расширяет представления о межвидовых различиях в нуклеотидной последовательности гена COI в роде *Polymerus*. Полученные авторами данные о нуклеотидных последовательностях COI всех исследованных видов *Polymerus* зарегистрированы в базе данных GenBank.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-00464-а) и гранта президента для ведущих научных школ (соглашение НШ-2535.2020.11).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голуб В. Б. 1983. Отряд Полужесткокрылые, или Клопы, – Hemiptera. В кн.: Л. М. Копанева (составитель). Определитель вредных и полезных насекомых и клещей однолетних и многолетних трав и зернобобовых культур в СССР. Л.: Колос, Ленинградское отделение, с. 73–84.

Голуб В. Б., Цуриков М. Н., Прокин А. А. 2012. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М.: Товарищество научных изданий КМК, 334 с.

Кержнер И. М., Ячевский Т. Л. 1964. Отряд Hemiptera (Heteroptera) – полужесткокрылые, или клопы. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР в 5 томах. Т. 1. М.; Л.: Наука, с. 655–845.

Кириченко А. Н. 1951. Настоящие полужесткокрылые европейской части СССР (Hemiptera). Определитель и библиография. М.; Л.: Издательство АН СССР, 423 с.

Пучков В. Г. 1966. Главнейшие клопы-слепняки – вредители сельскохозяйственных культур. Киев: Наукова думка, 172 с.

Пучков В. Г. 1972. Отряд Hemiptera (Heteroptera) – полужесткокрылые. В кн.: О. Л. Крыжановский, Е. М. Данциг (ред.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 3. Л.: Наука, с. 222–262.

Carvalho J. C. M., Leston D. 1952. The classification of the British Miridae (Hem.), with keys to the genera. Entomologist's Monthly Magazine **88**: 231–251.

Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. Evolution **39** (4): 783–791.

Gapon D. A. 2001. Inflation of heteropteran aedeagi using microcapillaries (Heteroptera: Pentatomidae). Zoosystematica Rossica **9** (1): 157–160.

Gapon D. A. 2014. Revision of the genus *Polymerus* (Heteroptera: Miridae) in the Eastern Hemisphere. Part 1: Subgenera *Polymerus*, *Pachycentrum* subgen. nov. and new genus *Dichelocentrum* gen. nov. Zootaxa **3787** (1): 1–87.

Hebert P. D., Penton E. H., Burns J. M., Janzen D. H., Hallwachs W. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic diversity in the Neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the *United States* of America **101** (41): 14812–14817.

Herczek A. 1991. Notes on three species of *Polymerus* Westwood (Heteroptera, Miridae). Polskie Pismo Entomologiczne **61**: 23–29.

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

Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. Journal of Molecular Evolution **16**: 111–120.

Rinne V. 1989. Review of the European *Polymerus* subgenus *Poeciloscytus* (Heteroptera, Miridae), with two new species and special reference to the Finnish fauna. Annales Entomologici Fennici **55**: 89–101.

Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. Molecular Biology and Evolution **4**: 406–425.

Schwartz M. D., Scudder G. E., Henry T. J. 1991.The first Nearctic records of two Holarctic species of *Polymerus* Hahn, with remarks on a monophyletic species-group (Heteroptera: Miridae: Mirinae). Canadian Entomologist **123** (4): 721–743.

Syromyatnikov M. Y., Golub V. B., Kokina A. V., Soboleva V. A., Popov N. V. 2017. DNA barcoding and morphological analysis for rapid identification of most economically important crop-infesting Sunn pests belonging to *Eurygaster* Laporte, 1833 (Hemiptera, Scutelleridae). ZooKeys **706**: 51–71.

Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. 2013. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. Molecular Biology and Evolution **30** (12): 2725–2729.

Wagner E. 1951. On the genus *Poeciloscytus* Fieb. (Hem. Het., Miridae). Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae **26** (351): 1–8.

Wagner E. 1961. Unterordnung: Ungleichflügler, Wanzen, Heteroptera (Hemiptera). In: Die Tierwelt Mitteleuropas, Vol. **4**, p. 1–173.

Wagner E. 1971. Die Miridae Hahn, 1831, des Mittelmeerraumes und der Makaronesischen Inseln (Hemiptera, Heteroptera). Teil 1. Entomologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde Dresden **37**, suppl., 484 p.

Wilson J. J. 2012. DNA barcodes for insects. In: W. J. Kress, D. L. Erickson (eds). Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols), vol. 858. Totowa, NJ: Humana Press, p. 17–46.

DIAGNOSTICS OF A GENUS *POLYMERUS* HAHN (HETEROPTERA, MIRIDAE) SPECIES GROUP INCLUDING AGRICULTURAL PESTS IN THE EAST EUROPEAN FOREST-STEPPE, BASED ON THE MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR CHARACTERS

V. B. Golub, M. Yu. Syromyatnikov, A. V. Kokina, V. A. Soboleva,
E. V. Nesterova, V. N. Popov

Key words: *Polymerus*, species, pests, key, DNA barcoding, PCR-RFLP method, identification.

SUMMARY

The paper presents an improved key to the co-occurring species of *Polymerus* Hahn, 1831 (Heteroptera, Miridae) based on morphological characters and authors' data on the differences in the DNA sequences between the COI gene of the same species. The complex of these characters, together with the data stored in the NCBI GenBank, enables accurate and rapid identification of imagoes and larvae of *Polymerus unciniger* Gapon, 2014, *P. unifasciatus* (Fabricius, 1794), *P. cognatus* (Fieber, 1858), *P. vulneratus* (Panzer, 1806) and *P. brevicornis* (Reuter, 1879). Correspondence of the differences between the subgenera *Poeciloscytus* Fieber, 1858 and *Pachycentrum* Gapon, 2014 in the morphological and molecular genetic characteristics was established. A PCR-RFLP method for rapid identification of the pests, *P. vulneratus* and *P. cognatus*, was developed. High intrapopulation variability of morphological characters of *P. unifasciatus* and the DNA sequences of the COI gene in the forms registered in GenBank as *P. unifasciatus* and *P. microphthalmus* (Wagner, 1951) was revealed. It has been suggested that *P. microphthalmus* is a submacropterous form of *P. unifasciatus* with shortened hemelytra and smaller eyes, in comparison with the macropterous form of the same species, whose individuals have larger eyes.

УДК 595.782

ОБЗОР РОДА *APOCOPTA* FALKOVITSH, 1987 (LEPIDOPTERA, COLEOPHORIDAE) С ОПИСАНИЕМ НОВОГО ВИДА ИЗ КРЫМА И УКРАИНСКОГО ПРИАЗОВЬЯ

© 2020 г. Ю. И. Будашкин, [1*] А. В. Бидзиля [2]**

[1] Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей
ул. Науки, 24, пгт Курортное, Феодосия, Республика Крым, 298188 Россия
*e-mail: budashkin@ukr.net
[2] Институт эволюционной экологии НАН Украины
ул. Академика Лебедева, 37, Киев, 03143 Украина
**e-mail: olexbid@gmail.com

Поступила в редакцию 28.01.2020 г.
После доработки 14.06.2020 г.
Принята к публикации 14.06.2020 г.

Обобщены данные о фауне палеарктического рода *Apocopta* Falkovitsh, 1987, включающей 10 видов, один из которых (*A. longivalvella* **sp. n.**) описывается как новый для науки из Крыма и Украинского Приазовья. Из рода *Coleophora* Hübner, 1822 в этот род перенесен *Apocopta manifesta* (Falkovitsh, 1972), **comb. n.,** распространенный в Монголии.

Ключевые слова: Lepidoptera, Coleophoridae, *Apocopta*, новый вид, Палеарктика.

DOI: 10.31857/S0367144520030132

Небольшой своеобразный род *Apocopta* Falkovitsh, 1987 ранее был известен только из пустынной зоны Палеарктики (Ирано-Туранская подобласть) (Фалькович, 1987) и пустынно-степных местообитаний степной зоны Калмыкии (Anikin et al., 2017) и насчитывал 8 видов. В последние десятилетия представители этого рода были обнаружены сначала в Крыму (Карадаг, 1988 г.), а затем в Украинском Приазовье (Запорожская обл., 2012 г.). Таким образом, ареал рода был значительно расширен на северо-запад, а вид, найденный в Крыму и на юге Украины, оказался новым для науки и описывается ниже.

Голотип хранится в коллекции Зоологического музея Киевского национального университета им. Тараса Шевченко (Киев, Украина), паратип – в Зоологическом институте РАН (С.-Петербург, Россия).

Род APOCOPTA Falkovitsh, 1987

Род *Apocopta* с типовым видом *Coleophora campella* Falkovitsh, 1973 был описан из Узбекистана и первоначально включал также *A. demaculella* (Toll et Amsel, 1967),

A. fraternella (Toll et Amsel, 1967) и *A. maculipennella* (Toll et Amsel, 1967) (Фалькович, 1987). Позже в составе этого рода были описаны еще 4 вида из Туркмении (Фалькович, 1988, 1993; Печень, 1989) и Калмыкии (Аникин, 2005).

Щупики короткие (в 1.1–1.4 раза длиннее диаметра глаза) и тонкие, в прилегающих чешуйках; 3-й их членик немного длиннее 2-го (у типового вида – до 1.3 раза). Хоботок сильно развит, гораздо длиннее груди. Передние крылья охристо- или песочно-желтоватые, в разбросанных более темных чешуйках и часто с дискальным пятнышком. Длина крыла в среднем в 6 раз больше ширины. Жилка R_2 отходит примерно на одинаковых расстояниях от R_1 и R_3, R_{4+5} и M_1 на коротком стебле, M_3 и Cu_2 отсутствуют. Верхняя часть срединной ячейки не замкнута. Птеростигма отсутствует. Длина задних крыльев не менее чем в 8 раз превышает ширину, *Sc* заметно длиннее половины крыла; жилкование в целом как у рода *Atractula* Falkovitsh, 1987, но из-за более узкой формы крыла все жилки, кроме *R*, заметно короче (Фалькович, 1987). Передние голени без эпифиза.

В гениталиях самца гнатос поперечно-овальный, реже округлый. Перепончатый кукуллус отсутствует. Саккулус в виде почти прямоугольного или тупоугольного вентрокаудального выступа, направленного внутрь вальвы и вверх. Эдеагус с очень длинным семяизвергательным каналом, часто несущим пластины лентовидной склеротизации и многочисленные корнутусы. У самки яйцеклад часто длинный, анальные сосочки узкие, иногда приостренные, лишены крупных щетинок. VIII стернит вытянутый, сужающийся каудально; остиум расположен в центре стернита или ближе к его каудальному краю, приостиальная часть перепончатая; антрум трубчатый или кувшиновидный, в приостиальной части может быть склеротизован слабее, далее сильнее склеротизован и часто имеет мелкобугорчатую скульптуру. Проток копулятивной сумки в каудальной части обычно сильно склеротизован, многократно складчатый или извитой, без центрального тяжа и шиповатости, но с такой же скульптурой, как у антрума, а в проксимальной части может быть многократно спиралевидно закручен. Сигнум небольшой или средних размеров, обычной формы или в виде бляшки со срединной полосой более сильной склеротизации.

Чехлик у типового вида короткий, шелковинный, полностью покрыт частицами почвы и песком, со слабозаметным трехстворчатым клапаном; изготавливается гусеницей только после ухода в почву на зимовку, а до конца развития гусеница питается внутри плода без чехлика (Фалькович, 1987). Все виды, кормовые растения гусеницы которых известны, развиваются на маревых (Chenopodiaceae).

Apocopta campella (Falkovitsh, 1973).

Биология. Гусеница развивается в плодах *Salsola gemmascens* Pall. без чехлика, с зимне-летней диапаузой во взрослом состоянии. Голотип выведен из гусеницы 20 июля. Вид обитает в гипсовых пустынях и на такырах (Фалькович, 1973, 1986).

Распространение. Узбекистан (Фалькович, 1973).

Apocopta demaculella (Toll et Amsel, 1967).

Биология. Кормовые растения гусеницы неизвестны.

Распространение. Иран (Toll, Amsel, 1967; Baldizzone et al., 2006).

Apocopta exlentii Anikin, 2005.

Биология. Гусеница развивается на *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch. В году одна генерация, лёт имаго отмечен в третьей декаде сентября (Аникин, 2005). Обитает в пустынно-степных биотопах (Anikin et al., 2017).

Распространение. Юго-восток европейской части России: Калмыкия (Аникин, 2005).

Apocopta facilis Falkovitsh, 1988.

Биология. Кормовые растения гусеницы неизвестны. Голотип собран 1 июня (Фалькович, 1988).

Распространение. Южная Туркмения (Фалькович, 1988).

Apocopta fraternella (Toll et Amsel, 1967).

Биология. Кормовые растения гусеницы неизвестны. Лёт имаго отмечен в июле (Фалькович, 1988).

Распространение. Южная Туркмения, Иран (Toll, Amsel, 1967; Фалькович, 1988; Baldizzone et al., 2006).

Apocopta lentiginosa Petchen, 1989.

Биология. Гусеница развивается на *Climacoptera* sp. В году одна генерация, лёт имаго в конце августа – сентябре (Печень, 1989).

Распространение. Южная Туркмения (Печень, 1989).

Apocopta longivalvella Budashkin et Bidzilya, sp. n.

Голотип, ♂: **Украина,** *Запорожская обл*., Мелитопольский р-н, Троицкая балка, 30.VII.2012 (А. Жаков) (gen. slide 212/14, O. Bidzilya). Паратип, ♂: **Россия,** *Крым*, Карадаг, биостанция, на свет, 25.VIII.1988 (Ю. Будашкин).

Самец. Размах крыльев 11 мм (рис. 1, *1*). Губные щупики лишь немного длиннее диаметра глаза. Базальный членик усиков и примерно одна седьмая часть жгутика охристые и снизу покрыты приподнятыми чешуйками, жгутик в чередующихся темных (коричневато-охристых) и светлых (грязно-белых) колечках. Голова, тегулы и спинка светло-охристые. Передние крылья светло-охристые, в многочисленных более темных коричневато-охристых чешуйках. Дискальное пятно хорошо выражено, в виде довольно длинного коричневого штриха. Бахромка передних крыльев у торнального угла серовато-светло-охристая, вдоль внешнего края крыла серая, у вершины крыла – коричневатая. Задние крылья светло-серые, их бахромка примерно такого же цвета, как на передних крыльях, но у вершины крыла заметно темнее, коричневато-серая.

Гениталии (рис. 1, *2*). Гнатос широко поперечно-овальный. Вальва очень длинная и узкая, в привершинной части немного изогнутая вверх, на вершине заострена и от этого заострения к нижнему краю несет довольно длинный (более четверти ее общей длины) косой невысокий, но очень отчетливый и хорошо склеротизованный гребень, направленный к дистальному узкотреугольному нижнему выросту саккулуса, но далеко не доходящий до него. Верхняя часть саккулуса выступает вверх под углом немного меньше прямого и занимает более трети длины вальвы. Эдеагус в виде двух плавно сужающихся терминально, довольно широких выростов, на вершине клювовидно заостренных книзу. Анеллус в основании широкотреугольный, к вершине сужается в виде изогнутого пальцевидного выроста. Семяизвергательный канал довольно длинный, с полями лентовидной склеротизации в верхней и нижней частях и с 2 длинными тяжами многочис-

Рис. 1. *Apocopta longivalvella* sp. n., голотип, самец.

1 – общий вид имаго, *2* – гениталии, *3* – брюшко.

ленных (по нескольку десятков в каждом) слитых толстых шиповидных корнутусов. Шиповатые пластинки на тергитах брюшка относительно узкие (рис. 1, *3*).

Самка неизвестна.

Сравнительные замечания. По строению гениталий самца (отсутствию перепончатого кукуллуса и характерному строению эдеагуса) новый вид несомненно относится к роду *Apocopta*. Внешне он с трудом отличим от многих остальных видов этого рода и некоторых других родов (например *Carpochena* Falkovitsh, 1972). По строению гениталий самца *Apocopta longivalvella* sp. n. резко отличается от всех видов рода *Apocopta* очень длинной вальвой и наличием двух длинных тяжей слитых корнутусов в семяизвергательном канале.

Биология. Кормовые растения гусеницы неизвестны, стации обитания в Крыму также неизвестны, а собранный в пушистодубово-фисташковом редколесье на Карадаге экземпляр, скорее всего, является мигрантом. В Приазовье местообитания нового вида также не выяснены. Лёт имаго отмечен с конца июля по конец августа.

Распространение. Украинское Приазовье, Восточный Крым.

Этимология. Название нового вида – прилагательное женского рода, характеризующее его по уникальной в роде *Apocopta* длине вальвы.

Apocopta maculipennella (Toll et Amsel, 1967).

Биология. Кормовые растения гусеницы неизвестны.

Распространение. Южная Туркмения, Иран (Toll, Amsel, 1967; Фалькович, 1988; Baldizzone et al., 2006).

Apocopta manifesta (Falkovitsh, 1972), comb. n.

Вид был описан в роде *Coleophora* (Фалькович, 1972: 702, 704), однако сопровождающие описание иллюстрации, а именно рисунки базальных сегментов брюшка (рис. 13), гениталий самца (рис. 14) и самки (рис. 15), показывают, что он должен быть отнесен к роду *Apocopta*, так как имеет весь набор характерных для него морфологических признаков.

Биология. Кормовые растения гусеницы неизвестны. Лёт имаго отмечен в первой декаде августа (Фалькович, 1972).

Распространение. Монголия: Южно-Гобийский аймак (Фалькович, 1972).

Apocopta zapluta Falkovitsh, 1993.

Биология. Гусеница развивается в плодах *Salsola aucheri* (Moq.) и зимует во взрослом состоянии. В году одна генерация, лёт бабочек в июне (Фалькович, 1993; Печень, 1993).

Распространение. Южная Туркмения (Фалькович, 1993).

Таким образом, в результате нашего исследования число известных видов рода *Apocopta* увеличено до 10 за счет описания его самого западного представителя (*A. longivalvella* sp. n.) и включения в состав рода монгольского вида *A. manifesta.* Тем самым ареал рода значительно расширен как на запад, так и на восток, и теперь охватывает всю центральную и восточную части пустынной зоны Палеарктики, выходя за ее пределы в степную зону (Приазовье) и на северо-восток Средиземноморья (Крым).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны С. Ю. Синёву (Санкт-Петербург) за ценные замечания в рецензии на статью, а также А. В. Жакову (г. Запорожье) и А. В. Фатерыге (Феодосия) за помощь в подготовке этой работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Первый автор выполнял свою часть работы в рамках госзадания № АААА-А19-119012490044-3, второй автор – в рамках бюджетной программы «Поддержка развития приоритетных направлений научных исследований» (6441230).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аникин В. В. 2005. Новые и малоизвестные виды чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) из России, живущих на маревых (Chenopodiaceae). Энтомологическое обозрение **94** (2): 387–406.

Печень В. И. 1989. К биологии некоторых чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) в южной Туркмении, с описанием двух новых видов. Труды Зоологического института АН СССР **200**: 27–32.

Печень В. И. 1993. Два новых вида чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) с Копетдага. Труды Зоологического института РАН **248**: 127–131.

Фалькович М. И. 1972. Новые виды чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) из пустыни Гоби. Насекомые Монголии, вып. 1. Л.: Наука (Ленинградское отделение), с. 693–714.
Фалькович М. И. 1973. К познанию чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) пустыни Кызылкум. Труды Всесоюзного энтомологического общества **56**: 199–233.
Фалькович М. И. 1986. Чешуекрылые (Lepidoptera) останцовых гор Кульджуктау и подгорной равнины (юго-западный Кызылкум). Труды Всесоюзного энтомологического общества **67**: 131–186.
Фалькович М. И. 1987. Новые роды чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) пустынной зоны Палеарктики. Энтомологическое обозрение **66** (4): 817–826.
Фалькович М. И. 1988. К фауне чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) южной Туркмении (с описанием новых видов). Часть 1. Труды Зоологического института АН СССР **178**: 134–162.
Фалькович М. И. 1993. К фауне чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) южной Туркмении (с описанием новых видов). Часть 2. Труды Зоологического института РАН **248**: 96–126.
Anikin V. V., Sachkov S. A., Zolotuhin V. V. 2017. Fauna Lepidopterologica Volgo-Uralensis: from P. Pallas to Present Days. Munich–Vilnius: Museum Witt Munich & Nature Research Center Vilnius, 696 p.
Baldizzone G., van der Wolf H. W., Landry J.-F. 2006. Coleophoridae, Coleophorinae (Lepidoptera). World Catalogue of Insects, Vol. 8. Stenstrup: Apollo Books, 215 p.
Toll S., Amsel H. G. 1967. Coleophoriden aus Afghanistan (Lepidoptera: Coleophoridae). Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland **26** (3, Afghanistan-Heft): 5–16.

A REVIEW OF THE GENUS *APOCOPTA* FALKOVITSH, 1987 (LEPIDOPTERA, COLEOPHORIDAE) WITH THE DESCRIPTION OF A NEW SPECIES FROM THE CRIMEA AND THE SEA OF THE AZOV REGION IN UKRAINE

Yu. I. Budashkin, O. V. Bidzilya

Key words: Lepidoptera, Coleophoridae, *Apocopta*, new species, Palaearctic Region.

SUMMARY

The data on ten species of the genus *Apocopta* Falkovitsh, 1987 are summarized. *Apocopta longivalvella* sp. n. is described from the Crimea and the Sea of the Azov Region in Ukraine. *Apocopta manifesta* (Falkovitsh, 1972), **comb. n.,** is transferred from the genus *Coleophora* Hübner, 1822.

УДК 595.768.23

НОВЫЙ ВИД НАЕЗДНИКОВ-АФИДИИД РОДА *TRIOXYS* HALIDAY (HYMENOPTERA, APHIDIIDAE) ИЗ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ РОССИИ

© 2020 г. Е. М. Давидьян

Всероссийский НИИ защиты растений
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия
e-mail: gdavidian@yandex.ru

Поступила 8.06.2020 г.
После доработки 14.06.2020 г.
Принята к публикации 14.06.2020 г.

Описан новый вид наездников-афидиид *Trioxys tatianae* **sp. n.** из Оренбургской области России. Он относится к группе видов с коротким зубцевидным выступом на конце створок яйцеклада с вентральной стороны и 2 утолщенными, притупленными щетинками на вершине пронгов и хорошо отличается от остальных строением пронгов, выпуклых в средней части на дорсальной стороне.

Ключевые слова: Hymenoptera, Aphidiidae, *Trioxys*, новый вид, паразитоид, Россия, Оренбургская обл.

DOI: 10.31857/S0367144520030144

Род *Trioxys* Haliday распространен всесветно, насчитывает более 80 видов, из которых 32 встречается в России. Виды этого рода развиваются на тлях сем. Aphididae (Aphidinae, Calaphidinae, Chaitophorinae, Drepanosophinae, Eriosomatinae, Lachninae и Thelaxinae).

В статье приводится описание нового для науки вида из Западной Сибири, относящегося к группе видов с 2 утолщенными щетинками на вершине пронгов, включающей *T. asiaticus* Telenga, 1953, *T. cirsii* (Curtis, 1831), *T. falcatus* Mackauer, 1959, *T. inulaecola* Starý et Remaudière, 1987, *T. lambersi* Mackauer, 1960, *T. longicaudi* Starý, 1978, *T. microceratus* Mackauer, 1968, *T. pannonicus* Starý, 1960, *T. shivaphis* Takada, 1966 и *T. tanaceticola* Starý, 1971. Из них *T. asiaticus*, *T. inulaecola*, *T. longicaudi*, *T. pannonicus* и *T. tanaceticola* отличаются коротким зубцевидным выступом на вершине створок яйцеклада с вентральной стороны и гладким проподеумом без килей и центральной ячейки и паразитируют на тлях с травянистой растительности из родов *Acyrtosiphon* и *Aphis*; *Capitophorus*; *Longicaudus*; *Macrosiphoniella* и *Titanosiphon*; *Metopeurum* и *Coloradoa* соответственно (Davidian, 2019). Остальные 5 видов не имеют зубцевидного выступа на вершине створок яйцеклада и проподеум у них обычно с центральной ячейкой (исключение составляет *T. lambersi* с гладким проподеумом).

Хозяева *T. microceratus* неизвестны, *T. lambersi* выведен из *Diuraphis holci* (Hille Ris Lambers, 1956) предположительно со злаков, остальные 3 вида, *T. cirsii*, *T. falcatus* и *T. shivaphis*, паразитируют на древесных тлях из родов *Drepanosiphum*, *Periphyllus* и *Shivaphis* соответственно.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на материале коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург; ЗИН). В статье приняты следующие обозначения, сокращения и индексы: проподеум (propodeum) – промежуточный сегмент; стебелек (petiole) – 1-й тергит брюшка; пронги – отростки на вершине последнего стернита брюшка; POL – расстояние между задними глазка́ми; Od – максимальный диаметр глазка; т. и. (тенториальный индекс) – отношение расстояния от тенториальной ямки до глаза к расстоянию между тенториальными ямками. Все фотографии выполнены автором на микроскопе Axio Imager M-1 фирмы Carl Zeiss в лаборатории биологической защиты растений Всероссийского НИИ защиты растений (Санкт-Петербург) с препаратов в глицерине. Голотип хранится в коллекции ЗИН.

Подсем. TRIOXINAE

Триба **TRIOXINI** Ashmead, 1901

Род **TRIOXYS** Haliday, 1833

Типовой вид: *Aphidius cirsii* Curtis, 1831.

Усики самки обычно 10–13-члениковые, у самца – 12–15-члениковые; нижнечелюстные щупики 4-члениковые, нижнегубные – 2-члениковые; проподеум гладкий, с замкнутой срединной ячейкой или с килями; стебелек с 1 парой дыхальцевых бугорков; последний стернит брюшка на вершинном крае с 2 пронгами, срастающимися в основной части или целиком; створки яйцеклада дуговидно изогнуты вниз (Давидьян, 2007).

Trioxys tatianae Davidian, sp. n. (рис. 1, *1–3*).

М а т е р и а л. Голотип, ♀: **Россия**, *Оренбургская обл.*, Курманаевский р-н, пос. Кандауровка, VII.2012 (Т. С. Костромина).

С а м к а. Голова гладкая, блестящая, в редких волосках, на виде сверху поперечная, шире груди на уровне тегул. Усики 12-члениковые, нитевидные, слабо утолщенные к вершине, длина F1 в 4.0, длина F2 – в 3.5 раза больше ширины, 2 последних членика жгутика очень плотно соединены. Глаза крупные, овальные, в редких коротких волосках. При осмотре сверху виски немного короче продольного диаметра глаза. Т. и. = 0.4. POL в 2 раза больше Od. Мезоскутум слегка нависает над пронотумом, с нотаулями в передней трети. Проподеум гладкий, без ячейки и килей. Передние крылья светлые, птеростигма в 2.7 раза длиннее своей ширины и в 3.6 раза длиннее метакарпа. Радиальная жилка в 2.6 раза длиннее метакарпа и в 1.3 раза короче птеростигмы. Стебелек с 1 парой выступающих дыхальцевых бугорков, в 1.5 раза длиннее ширины на уровне дыхалец. Пронги посередине расширены, выпуклые на дорсальной стороне, в вершинной части изогнуты кверху, с 2 апикальными притупленными щетинками, на дорсальной стороне с 5 волосками, 2 из которых находятся на выпуклом участке, 2 расположены проксимальнее их, и 1 перед вершиной пронгов. Створки яйцеклада равномерно дорсовентрально изогнуты, отчетливо вогнуты по вентральному краю, с 2 длинными волосками в широкой базальной части. Узкая вершинная часть створок составляет заметно больше половины их длины, с коротким апикальным зубцевидным выступом на вентральной стороне.

Рис. 1. *Trioxys tatianae* sp. n., голотип, самка.

1 – общий вид, *2* – стебелек брюшка, *3* – створки яйцеклада и пронги.

Голова с усиками, грудь и брюшко преимущественно темно-коричневые, скапус, педицеллюс, F1 и F2 снизу, клипеус и мандибулы, за исключением затемненных вершин, а также остальные ротовые части, ноги и стебелек желтоватые.

Длина тела, усиков и передних крыльев голотипа – соответственно 1.2, 0.9 и 1.1 мм, крыло в 2.7 раза длиннее ширины.

Самец неизвестен.

Хозяева неизвестны.

Этимология. Вид назван именем гименоптеролога Татьяны Сергеевны Костроминой, впервые его собравшей.

Сравнительный диагноз. *Trioxys tatianae* sp. n. относится к группе видов с коротким зубцевидным выступом на вершине створок яйцеклада с вентральной стороны и 2 утолщенными апикальными щетинками на пронгах, включающей *T. asiaticus*, *T. longicaudi*, *T. inulaecola*, *T. pannonicus* и *T. tanaceticola*, и отличается от них строением пронгов, утолщенных в средней части и явственно выпуклых на дорсальной стороне. Кроме того, от *T. asiaticus*, *T. pannonicus* и *T. inulaecola* он отличается более узкими створками яйцеклада, от *T. longicaudi* и *T. tanaceticola* – 12-члениковыми усиками.

Таксономические замечания. Утолщением на пронгах новый вид немного напоминает *Betuloxys hortorum* (Starý, 1960) и *B. sugonyaevi* Davidian, 2007.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА TRIOXYS С ДВУМЯ УТОЛЩЕННЫМИ ЩЕТИНКАМИ НА ВЕРШИНЕ ПРОНГОВ

1(12). Створки яйцеклада с коротким зубцевидным выступом на вершине с вентральной стороны.

2(3). Пронги на вершине с очень короткими коготковидными щетинками. – Усики 11-члениковые, F1 и F2 одинаковые, в 4 раза длиннее своей ширины. Птеростигма в 1.5 раза длиннее метакарпа. 1.3–1.4 мм ..... **T. tanaceticola** Starý.

3(2). Пронги на вершине с удлиненными щетинками.

4(5). Пронги в средней части утолщены, явственно выпуклые на дорсальной стороне. – Усики 12-члениковые, длина F1 в 4.0 раза, F2 в 3.5 раза больше ширины, 2 последних членика жгутика усиков очень плотно соединены. Птеростигма в 3.6 раза длиннее метакарпа. 1.2 мм ..... **T. tatianae** sp. n.

5(4). Пронги в средней части не утолщены.

6(9). Пронги по дорсальному краю с 7–10 волосками.

7(8). Усики 11-члениковые, F1 и F2 почти одинаковые, в 3.5–5 раз длиннее ширины. Проподеум гладкий, без килей. 2.0–2.6 мм ..... **T. pannonicus** Starý.

8(7). Усики 12-члениковые, F1 в 5.5, F2 в 3.6 раза длиннее ширины. Проподеум с 2 короткими килями, расходящимися от вершинного края. 2.1–2.7 мм .... **T. asiaticus** Telenga.

9(6). Пронги по дорсальному краю с 4 или 5 волосками.

10(11). Усики 12-члениковые. Пронги по дорсальному краю с 5 волосками, в вершинной половине немного отогнуты вниз. 1-й членик задней лапки в 2.5 раза длиннее 2-го. 1.6–2.0 мм ..... **T. inulaecola** Starý et Remaudière.

11(10). Усики 11-члениковые. Пронги по дорсальному краю с 4 волосками, в вершинной половине немного изогнуты вверх. 1-й членик задней лапки в 3.5 раза длиннее 2-го. 1.6–1.9 мм ..... **T. longicaudi** Starý.

12(1). Створки яйцеклада без зубцевидного выступа на вершине с вентральной стороны.

13(14). Пронги заметно короче створок яйцеклада. – Усики 10- или 11-члениковые, F1 и F2 одинаковые, в 3 раза длиннее ширины. 1.6–2.3 мм .... **T. microceratus** Mackauer.

14(13). Пронги обычно длиннее створок яйцеклада, иногда равны им по длине.

15(16). Пронги равны по длине створкам яйцеклада. – Усики 10-члениковые, F1 в 2, F2 в 3 раза длиннее ширины. 1.3–1.7 мм ..... **T. lambersi** Mackauer.

16(15). Пронги длиннее створок яйцеклада.

17(18). Проподеум с пятиугольной срединной ячейкой и дополнительными боковыми килями. – Усики 11- или 12-члениковые, F1 в 4 раза длиннее ширины. Птеростигма в 2.5 раза длиннее метакарпа. 1.7–2.4 мм ..... **T. shivaphis** Takada.

18(17). Проподеум с пятиугольной срединной ячейкой, без дополнительных боковых килей.

19(20). Пронги по дорсальному краю без волосков, на вершине с 2 утолщенными щетинками и 1 длинным волоском. – F1 в 3, F2 в 2.5 раза длиннее ширины. Птеростигма в 2 раза длиннее метакарпа. Дорсальный край створок яйцеклада выпуклый. 2.3–2.6 мм ..... **T. falcatus** Mackauer.

20(19). Пронги по дорсальному краю с 8 или 9 волосками, на вершине с 2 утолщенными щетинками, без длинного волоска. – F1 и F2 одинаковые, в 4 раза длиннее ширины. Птеростигма в 2.5 раза длиннее метакарпа. Дорсальный край створок яйцеклада прямой. 2.0–2.6 мм ..... **T. cirsii** (Curtis).

БЛАГОДАРНОСТИ

Я признательна К. И. Фадееву (ЗИН) за интересные материалы, предоставленные для изучения, а также Т. С. Костроминой (Уральский государственный университет, Екатеринбург), собравшей новый вид. Особую благодарность хочу выразить С. А. Белокобыльскому за постоянную поддержку и внимание к моей работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Давидьян Е. М. 2007. Сем. Aphidiidae. В кн.: А. С. Лелей (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 4. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука, с. 192–255.

Davidian E. M. 2019. Family Aphidiidae. 55. In: S. A. Belokobylskij, K. G. Samartsev, A. S. Il'inskaya (eds). Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. Vol. 2. Apocrita: Parasitica, p. 329–340. (Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Vol. 323, Supplement 8).

A NEW SPECIES OF THE APHIDIID WASP GENUS *TRIOXYS* HALIDAY (HYMENOPTERA, APHIDIIDAE) FROM ORENBURG PROVINCE OF RUSSIA

E. M. Davidian

Key words: Hymenoptera, Aphidiidae, *Trioxys*, new species, parasitoid, Russia, Orenburg Province.

SUMMARY

Trioxys tatianae **sp. n.** is described from Orenburg Province in Russia. The new species belongs to the group including *T. asiaticus* Telenga, 1953, *T. longicaudi* Starý, 1978, *T. inulaecola* Starý et Remaudière, 1987, *T. pannonicus* Starý, 1960, and *T. tanaceticola* Starý, 1971, and is characterized by a short apical dentiform prominence of the ventral side of ovipositor sheaths and by thickened apical bristles on the prongs. The new species differs from other species of this group in the prongs dilated dorsally in the middle.

УДК 595.773

НОВЫЙ ВИД МУХ-ЗЕЛЕНУШЕК РОДА *DOLICHOPUS* LATR. (DIPTERA, DOLICHOPODIDAE) ИЗ МОНГОЛИИ И КАЗАХСТАНА

© 2020 г. О. П. Негробов, [1*] О. О. Селиванова, [1] О. О. Маслова [2***]**

[1.]Воронежский государственный университет
Университетская пл., 1, Воронеж, 394006 Россия
*e-mail: negrobov@list.ru, **e-mail: selivanova-o@list.ru
[2.]Воронежский государственный педагогический институт
ул. Ленина, 86, Воронеж, 394043 Россия
***e-mail: oom777@yandex.ru

Поступила 25.02.2020 г.
После доработки 1.08.2020 г.
Принята к публикации 1.08.2020 г.

Из Казахстана и Монголии описан новый для науки вид *Dolichopus korobovi* **sp. n.** Новый вид близок к *Dolichopus martynovi* Stackelberg, 1930, от которого отличается строением частей гипопигия, в том числе более длинными церками и формой апиковентральных отростков эпандрия. Обозначены **лектотип** и паралектотипы *Dolichopus martynovi*.

Ключевые слова: двукрылые, Dolichopodidae, *Dolichopus*, Казахстан. Монголия.

DOI: 10.31857/S0367144520030156

Род *Dolichopus* Latr. широко распространен во всех биогеографических областях, включает более 650 видов, достигая наибольшего разнообразия в Голарктике (Grichanov, 2017, Негробов и др., 2018, 2019, Negrobov et al., 2019).

Ревизия видов *Dolichopus* Палеарктики была проведена А. А. Штакельбергом (Stackelberg, 1930, 1933). Впоследствии опубликованы определительные таблицы видов *Dolichopus* фауны Палеарктики по самцам (Negrobov et al., 2005) и четырех групп – по самкам (Корнев, Негробов, 2012; Negrobov et al., 2012a, 2012b; Негробов и др., 2016).

После работы А. А. Штакельберга было описано 63 палеарктических вида рода *Dolichopus* из Сибири, с Дальнего Востока (в том числе с Камчатки, Сахалина и Курильских островов), из Болгарии, Армении, Азербайджана, Узбекистана, Таджикистана, Монголии и Японии (Grichanov, 2017; Негробов и др., 2018, 2019; Negrobov et al., 2019).

Из Монголии известно 38 видов рода *Dolichopus*, из которых 12 видов эндемичны для нее: *D.* (*Hygroceleuthus*) *acutangulus* Negrobov et Barkalov, 1976, *D. albipalpus* Negrobov, 1973, *D. bayaticus* Negrobov, 1976, *D. brunneilineatus* Negrobov, 1976, *D. kozlovi* Negrobov, 1973, *D. longisetosus* Negrobov, 1973, *D. mongolicus* Parent, 1926, *D. nartshukae* Negrobov, Selivanova et Maslova, 2012, *D. polychaetus* Negrobov, 1973,

D. setitarsus Negrobov et Barkalov, 1977, *D. tschernovi* Negrobov, Barkalov et Selivanova, 2014, *D. tumefactus* Negrobov, 1973 (Parent, 1926; Негробов, 1973, 1976а, 1976б; Негробов, Баркалов, 1977; Негробов, Маслова, Селиванова, 2012; Негробов, Селиванова, Баркалов, 2012; Негробов, Селиванова, Маслова, 2012, 2013, 2014).

Для фауны Казахстана указан 41 вид рода *Dolichopus*, из которых 3 известны только из этой страны: *D. skifiensis* Negrobov, Selivanova et Maslova, 2013, *D. kasakhstaniensis* Negrobov, Selivanova et Maslova, 2014 и *D. dubrovskyi* Negrobov, Maslova et Selivanova, 2019. *Dolichopus asymmetricus* Selivanova, Negrobov et Barkalov, 2012 известен кроме Казахстана из Таджикистана и Узбекистана (Selivanova, Negrobov, Barkalov, 2012; Негробов, Селиванова, Маслова, 2013, 2014; Negrobov, Maslova, Selivanova, 2019).

Изучены коллекции лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН, Венгерского музея естественной истории (Будапешт) и кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных Воронежского государственного университета.

Dolichopus korobovi Negrobov, Selivanova et Maslova, sp. n. (рис. 1, *1*, *2*)

Голотип, ♂: **Монголия,** *Восточный аймак*, Хамар-Даба, 70 км В оз. Баян-Нур, 20.VI.1971 (М. А. Козлов). Паратипы. **Монголия.** Те же данные, 1 ♂. *Центральный аймак*: «Central aimak, Zuun-Chara, 850 m, Nr. 281, 8.VII.1964, Exp. Dr. Z. Kaszab», 1 ♂. *Сухэ-Баторский аймак*: 35 км В Бурун-Урта, 15.VII.1971 (М. А. Козлов), 1 ♂; Авдартын-Худук, 35 км ЗСЗ горы Дзотол-Хан-Ула, 13.VII.1971 (М. А. Козлов), 1 ♂. *Восточный аймак*, 40 км ЮВ оз. Сангийн-Далай-Нур, 25.VII.1971 (М. А. Козлов), 2 ♂. *Южно-Гобийский аймак*, Удзур-Дзаг, 40 км ВСВ г. Хан-Богдо, на свет, 5.VIII.1971 (И. М. Кержнер), 1 ♂. *Восточно-Гобийский аймак*, г. Номт-Ула, 30 км ЮЮВ оз. Шохой-Нур, 4.VIII.1971 (М. А. Козлов), 2 ♂. **Казахстан.** *Кустанайская обл.*: 2 км В Кустаная, 3.VII.1982, 1 ♂; 3–18.VIII.1983 (Коробов), 2 ♂; 6 км В Кустаная, берег р. Тобол, 24.VI.1983 (В. А. Коробов), 1 ♂.

Голотип и бóльшая часть паратипов хранятся в коллекции Зоологического института РАН, часть паратипов из Казахстана – в коллекции кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных Воронежского университета. Паратип, собранный экспедицией доктора З. Касаба, хранится в Венгерском музее естественной истории (Hungarian Natural History Museum).

Д и а г н о з. Лицо серебристо-белое. Постпедицел черный, скапус и педицел желтые. Постокулярные щетинки снизу желтые. Бедра и голени желтые. Задние бедра с длинными желтыми вентральными волосками. Передние голени без длинной апико-вентральной щетинки. Членики лапок не расширены. Задние голени утолщены в вершинной трети. Костальная жилка у вершины субкостальной жилки без утолщения. M_1 с рудиментарной M_2. Закрыловые чешуйки с желтыми волосками. Жужжальца желтые. Церки желтые, на вершине с широкой черной каймой, с зазубренными краями и с серповидными щетинками.

С а м е ц. Лицо серебристо-белое, без волосков, не доходит до нижнего края глаз, его ширина в средней части равна ширине постпедицела. Хоботок бурый. Пальпы желтые, с черными волосками. Лоб темно-зеленый с бронзовым оттенком, блестящий. Постпедицел черный, скапус и педицел желтые; постпедицел удлиненно-треугольный, с заостренной вершиной, его длина больше ширины. Ариста расположена в середине дорсальной поверхности постпедицела, на вершине не расширенная. Отношение длины постпедицела к его ширине и к длине аристы – 1.3 : 0.9 : 2.5. Постокулярные щетинки снизу светло-желтые.

Грудь зеленая с бронзовым оттенком. Среднеспинка темно-зеленая с фиолетовым оттенком, блестящая, плевры в серой пыльце. Проплевры внизу с 1 крепкой черной щетинкой. Передние

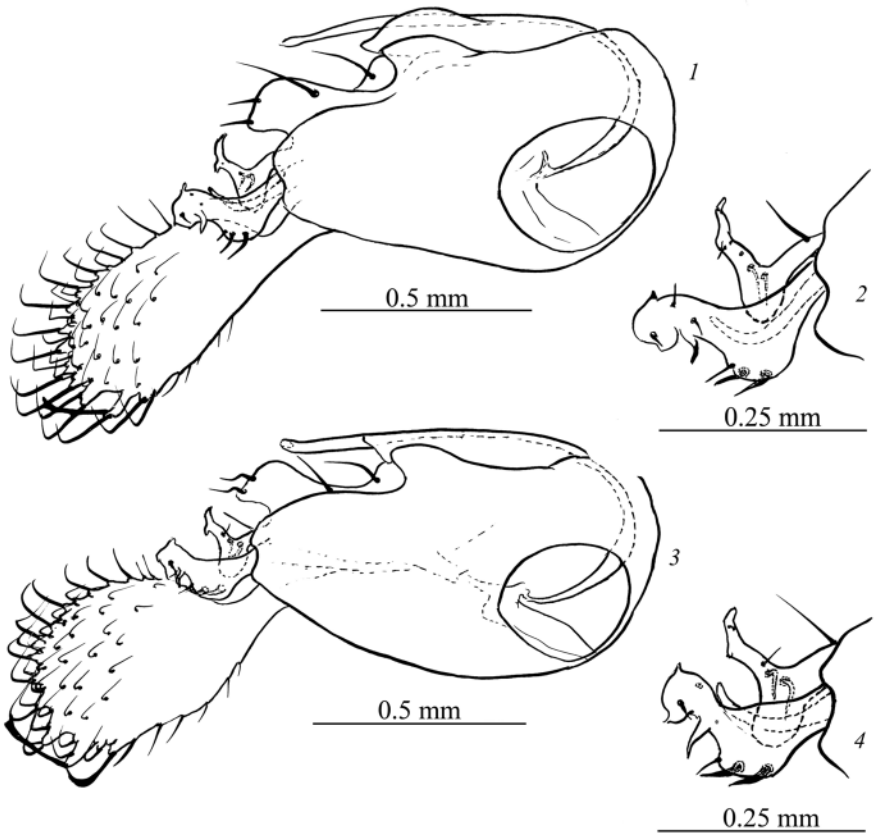

Рис. 1. *Dolichopus korobovi* sp. n. (*1*, *2*) и *D. martynovi* Stack. (*3*, *4*).
1, *3* – гипопигий сбоку; *2*, *4* – сурстили и постгонит сбоку.

тазики в серебристой пыльце, желтые, с желтыми волосками, на вершине с черными щетинками. Средние и задние тазики желтые, средние тазики у основания затемнены, с черными щетинками. Бедра и голени желтые, вершины передних и средних лапок, задние лапки и вершинная четверть задних голеней бурые. Средние и задние бедра с 1 крепкой предвершинной щетинкой. Задние бедра в средней части с длинными желтыми вентральными волосками, длина которых больше ширины бедра. Передние голени без длинной апиковентральной щетинки, с 2 переднедорсальными и 2 заднедорсальными щетинками. Членики лапок не расширены. Отношение длины передних голеней и длин члеников передних лапок (с 1-го по 5-й) – 4.9 : 2.3 : 1.1 : 0.9 : 0.5 : 0.5. Средние голени с 4 переднедорсальными, 1 дорсальной, 2 заднедорсальными и 1 передневентральной щетинками. Средний базитарсус без длинной щетинки. Отношение длины средних голеней и длин члеников средних лапок (с 1-го по 5-й) – 6.8 : 3.5 : 2.1 : 1.5 : 1.1 : 0.6. Задние голени утолщены в вершинной трети, на вершине с длинной дорсальной прямой щелью – тибиальным органом, с 4 переднедорсальными и 5 заднедорсальными щетинками. Задний базитарсус с 1 щетинкой. Отношение длины задних голеней и длин члеников задних лапок (с 1-го по 5-й) – 7.4 : 3.2 : 3.4 : 2.1 : 1.4 : 1.0.

Крылья затемнены. Костальная жилка у вершины субкостальной жилки без утолщения. R_{4+5} и M_1 у вершины едва сходящиеся, M_1 с рудиментарной M_2. Отношение длины отрезка костальной жилки между R_{2+3} и R_{4+5} к длине отрезка той же жилки между R_{4+5} и M_1 –

2.5 : 1.0. Вершинный отрезок CuA_1 длиннее задней поперечной жилки (dm-cu) 3.9 : 1.9. Анальный угол тупой. Закрыловые чешуйки желтые, с желтыми волосками. Жужжальца желтые.

Брюшко темно-зеленое с бронзовым оттенком, блестящее. Сурстили желтые, изогнутые, с длинными щетинками. Апиковентральный отросток эпандрия широкий, желтый, с 3 длинными щетинками. Церки удлиненно-овальные, желтые, на вершине с широкой черной каймой, с зазубренными краями и с серповидными щетинками.

Длина тела 5.5–6.0, длина крыла 5.0–5.5 мм.

Этимология. Вид назван именем собравшего его в Казахстане В. А. Коробова.

Сравнительные замечания. В таблицу для палеарктических видов (Stackelberg, 1930) новый вид может быть включен следующим образом.

Длина церок примерно в 1.5 раза больше ширины. Длина апиковентрального отростка эпандрия примерно равна его ширине ..... **D. martynovi.**

Длина церок примерно в 2 раза больше ширины. Длина апиковентрального отростка эпандрия примерно в 1.5 раза больше его ширины .... **Dolichopus korobovi** sp. n.

Из синтипов *Dolichopus martynovi* Stackelberg, 1930 (рис. 1, *3*, *4*), хранящихся в Зоологическом институте РАН, здесь обозначается лектотип: ♂, Уссурийский (= Приморский) край, полуостров Рябоконь, 18.VII.1927 (Штакельберг). Паралектотипы: 11 ♂, 8 ♀, там же; 5 ♂, 1 ♀, Уссурийский край, Тигровая, 2.VIII.1927; 3 ♂, 6 ♀, Уссурийский край, Камень-Рыболов, 8.VII.1927; 3 ♂, 2 ♀, Уссурийский край, Старая Девица, 20.VII.1927; 1♂, Владивосток, 9.VIII.1927 (Штакельберг).

Изучение типовых экземпляров требует изменить включение *D. martynovi* в определительную таблицу палеарктических видов рода *Dolichopus* (Negrobov at al., 2005), по которой этот вид подходит к *Dolichopus mediovenus* Negrobov, 1977 (№ 140, антитеза).

Бóльшая часть усиков желтая, постпедицел на вершине затемнен. Основание задних лапок и задние тазики желтые. Постпедицел длиннее ширины ... **D. mediovenus.**

– Усики черные, скапус снизу желтый. Основание задних лапок и базальная часть задних тазиков черные. Постпедицел короче ширины ..... **D. martynovi.**

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 20-54-53005).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Корнев И. И., Негробов О. П. 2012. Определительная таблица самок палеарктических видов рода *Dolichopus* Latreille, 1796 (Diptera: Dolichopodidae) IV группы с описанием самки *Dolichopus grunini* Smirnov, 1948. Кавказский энтомологический бюллетень **8** (2): 356–358. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=19425946

Негробов О. П., Баркалов А. В. 1977. Два новых вида рода *Dolichopus* Latr. (Dolichopodidae, Diptera) из Монгольской Народной Республики и СССР. Насекомые Монголии. Вып. 5. Л.: Наука, с. 688–693.

Негробов О. П., Баркалов А. В., Маслова О. О. 2019. Новый вид рода *Dolichopus* (Dolichopodidae, Diptera) из Алтая. Евразиатский энтомологический журнал **18** (6): 382–385. doi: 10.23885/1814-3326-2012-8-2-308-310

Негробов О. П., Баркалов А. В., Селиванова О. В. 2014. Два новых вида рода *Dolichopus* Latreille (Diptera, Dolichopodidae) из Сибири и Монголии. Зоологический журнал **93** (1): 189–193. doi: 10.7868/S0044513414010152

Негробов О. П., Корнев И. И., Маслова О. О., Селиванова О. В. 2016. Определительная таблица самок палеарктических видов рода *Dolichopus* Latreille, 1796 III группы с описанием самки *Dolichopus uniseta*

Stackelberg, 1929 (Diptera, Dolichopodidae). Энтомологическое обозрение **95** (1): 234–244. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25925710
Негробов О. П., Маслова О. О., Селиванова О. В. 2012. Новые данные по систематике и фауне видов рода *Dolichopus* Latreille, 1797 (Dolichopodidae, Diptera). Бюллетень Московского общества испытателей природа, отделение биологии **117** (6): 34–36.
Негробов О. П., Селиванова О. В., Баркалов А. В. 2012. Новые данные по систематике палеарктических видов рода *Dolichopus* группы *signifier* (Diptera, Dolichopodidae). Зоологический журнал **91** (1): 88–94.
Негробов О. П., Селиванова О. В., Маслова О. О. 2012. Новые данные по систематике видов группы *Dolichopus lonchophorus* Loew, 1873 (Dolichopodidae: Diptera). Кавказский энтомологический бюллетень **8** (1): 175–180.
Негробов О. П., Селиванова О. В., Маслова О. О. 2013. Обзор палеарктических видов группы *Dolichopus sagittarius* Loew, 1848 (Diptera: Dolichopodidae) с описанием нового вида из Казахстана. Кавказский энтомологический бюллетень **9** (1): 187–190. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20277179
Негробов О. П., Селиванова О. В., Маслова О. О. 2014. Новые данные по систематике палеарктических видов группы *Dolichopus longisetus* Negrobov, 1977 (Dolichopodidae, Diptera). Зоологический журнал **93** (2): 221–227.
Негробов О. П., Селиванова О. В., Маслова О. О. 2018. Новые данные по систематике группы видов *Dolichopus lepidus* Staeger, 1842 (Diptera: Dolichopodidae). Кавказский энтомологический бюллетень **14** (2): 267–272. doi: 10.23885/181433262018142-267272
Штакельберг А. А. 1930. Научные результаты дальневосточной гидрофаунистической экспедиции Зоологического музея в 1927 году. I. Diptera Dolichopodidae. Род *Dolichopus* Latr. Ежегодник зоологического музея АН СССР **31** (1): 135–163.
Grichanov I. Ya. 2017. Alphabetic list of generic and specific names of predatory flies of the epifamily Dolichopodidae (Diptera). Second edition. Вестник защиты растений. Приложения **23**: 3–563
Negrobov O. P. 1973. Die Dolichopodidae-Arten (Diptera) aus der Mongolischen Volkrepublik. II. Acta Zoologica Academiae Scientiarium Hungaricae **19** (1–2): 133–153.
Negrobov O. P., Kornev I. I., Maslova O. O. 2012. Key to the Palaearctic species of the genus *Dolichopus* Latr. (Diptera, Dolichopodidae). Part 1. International Journal of Dipterological Research **23** (3): 143–145.
Negrobov O. P., Kornev I. I., Selivanova O. V. 2012. Key to the Palaearctic species of the genus *Dolichopus* Latr. (Diptera, Dolichopodidae). Part 2. International Journal Dipterological Research **23** (3):147–149.
Negrobov O. P., Maslova O. O., Selivanova O. V. 2019. A new species of the genus *Dolichopus* Latr. (Diptera: Dolichopodidae) from Kazakhstan. Far Eastern Entomologist **392**: 1–5. doi: 10.25221/fee.392.1
Negrobov O. P., Rodionova S. Y., Maslova O. O., Selivanova O. V. 2005. Key to the males of the Palaearctic species of the genus *Dolichopus* Latr. (Diptera, Dolichopodidae). International Journal of Dipterological Research **16** (2): 133–146.
Parent O. 1926. Dolichopodidés nouveaux de l'extrême orient paléarctique. In: Encyclopédie entomologique. Série B. III, Diptera. Paris: P. Lechevalier, p. 111–149.
Selivanova O. V., Negrobov O. P., Barkalov A. V. 2012, A new species of the genus *Dolichopus* Latreille, 1796 (Diptera, Dolichopodidae) from the Northern Siberia. Zoosystematica Rossica **21** (1): 175–179.
Stackelberg A. A. 1930. Dolichopodidae. In: E. Lindner (ed.). Die Fliegen der Palaearktischen Region. Vol. 4, pt. 5. Stuttgart: E. Schweitzerbartsche Verlagsbuchhandlung, Lieferung 59, p. 1–64.
Stackelberg A. A. 1933. Dolichopodidae. In: E. Lindner (ed.). Die Fliegen der Palaearktischen Region. Vol. 4, pt. 5. Stuttgart: E. Schweitzerbartsche Verlagsbuchhandlung, Lieferung 71, p. 65–128.

A NEW SPECIES OF THE LONG-LEGGED FLY GENUS *DOLICHOPUS* LATR. (DIPTERA, DOLICHOPODIDAE) FROM MONGOLIA AND KAZAKHSTAN

O. P. Negrobov, O. O. Selivanova, O. O. Maslova

Keywords: Diptera, Dolichopodidae, *Dolichopus*, Kazakhstan. Mongolia.

SUMMARY

A new species *Dolichopus korobovi* **sp. n.** is described from Mongolia and Kazakhstan. The new species is close to *D. martynovi* Stackelberg, 1930, from which it differs in the structure of the hypopygium, longer cerci and the shape of the apicoventral process of epandrium. **Lectotype** and paralectotypes of *D. martynovi* are designated.

УДК 595.429.2

АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ ЧЕТЫРЕХНОГИХ КЛЕЩЕЙ СЕМ. PHYTOPTIDAE (ACARIFORMES, ERIOPHYOIDEA) НА ДВУДОЛЬНЫХ: ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ СВЯЗИ И СПОСОБНОСТЬ К ИНДУКЦИИ ГАЛЛОГЕНЕЗА

© 2020 г. С. И. Сухарева, [1*] Ф. Е. Четвериков [2]**

[1] Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия
* e-mail: s_sukhareva@mail.ru
[2] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
** e-mail: philipp-chetverikov@yandex.ru

Поступила 14.07.2020 г.
После доработки 2.08.2020 г.
Принята к публикации 2.08.2020 г.

Четырехногие клещи сем. Phytoptidae представлены на двудольных 31 видом двух подсемейств: Phytoptinae (1 род, 19 видов) и Sierraphytoptinae (7 родов, 12 видов). Большинство видов, способных вызывать аномальные ростовые реакции тканей растений-хозяев (галлы, войлочки, разрастания почек и другие повреждения), относится к подсем. Phytoptinae. Анализ количественных признаков фитоптид показал, что выделить группы близких видов фитоптид с двудольных на основе доступных в настоящее время морфометрических данных не удается. Рассмотрена связь характера рисунка дорсального щитка и наличия тибиального соленидия с географическим распространением клещей. Выделены группы видов фитоптин со сходной топографией дорсального щитка. Анализ паразито-хозяинных связей фитоптид с двудольными показал их мозаичное распределение по двудольным. Высказано предположение, что фитоптиды произошли в тропическом поясе южного полушария. Современное деление фитоптид на подсемейства по типу жизненной формы, вероятно, искусственно и не отражает филогенез группы. Классификация фитоптид нуждается в пересмотре. Для решения этой задачи необходимо реконструировать филогению сем. Phytoptidae методами молекулярно-филогенетического анализа.

Ключевые слова: эриофиоидеи, двудольные, галлы, Rosaceae, Betulaceae.

DOI: 10.31857/S0367144520030168

Четырехногие клещи (надсем. Eriophyoidea) – аберрантная группа фитопаразитических хелицеровых. Для эриофиоидей характерны отсутствие двух задних пар ног, вытянутое тело, покрытое кольцевыми складками, высокая степень редукции структур, используемых в качестве морфологических признаков (в частности хетома), и микроскопические размеры (100–300 мкм). Ископаемые остатки четырехногих клещей известны из триаса, а происхождение Eriophyoidea относят к позднему палеозою (Sidorchuk et al., 2015) и связывают с древней группой почвенных клещей Nemata-

lycidae (Bolton et al., 2017; Klimov et al., 2018). В настоящее время описано примерно 5000 видов эриофиоидей, связанных с тремя группами высших растений – папоротниками, голосеменными и цветковыми (Amrine et al., 2003). В ходе эволюции многие виды эриофиоидных клещей приобрели способность вызывать различные новообразования в тканях растений-хозяев (галлы, войлочки, разрастания почек и другие), за что получили свое второе название – галловые клещи. Способность к индукции галлогенеза, а также перенос различных фитопатогенов определяют вредоносность и высокое экономическое значение эриофиоидей.

Согласно современной классификации Eriophyoidea, разработанной американскими акарологами, всё многообразие рецентных форм распределяется между тремя семействами: Phytoptidae, Eriophyidae и Diptilomiopidae (Amrine et al., 2003). В результате молекулярно-филогенетических исследований, проведенных в последние годы, постепенно формируется альтернативная система Eriophyoidea (Li et al., 2014; Chetverikov et al., 2015). Примечательно, что она почти в точности повторяет деление на семейства, принятое в работах авторов второй половины XX в. (Boczek et al., 1989; Shevchenko et al., 1991; Bagnjuk et al., 1998). В этих работах название «Phytoptidae» относится лишь к фитоптоидным клещам, связанным с покрытосеменными растениями. Молекулярные данные и результаты сравнительного анализа строения внутренних половых органов подтверждают монофилию этой группы (Chetverikov et al., 2015). В настоящей статье мы рассматриваем сем. Phytoptidae именно в этом смысле – как кладу фитоптид с цветковых.

На двудольных растениях паразитируют представители двух подсемейств фитоптид: Phytoptinae Murray, 1877 и Sierraphytoptinae Keifer, 1944. Морфологически эти подсемейства различаются по признакам, характеризующим два главных морфотипа эриофиоидных клещей (рис. 1). Виды подсем. Phytoptinae – равнокольчатые червеобразные клещи (скрытоживущая жизненная форма): их покровы формируют единообразные узкие кольца (рис. 1, *а*). Виды подсем. Sierraphytoptinae имеют более компактное тело, а их покровы образуют дорсальные и вентральные полукольца, различающиеся по ширине и количеству (открытоживущая жизненная форма, рис. 1, *г*).

Ранее нами были рассмотрены паразито-хозяинные связи фитоптид и высказаны предположения о возможных путях эволюции этого семейства (Sukhareva, 1994; Bagnjuk et al., 1998). На основе компонентного анализа морфологических признаков выделились три группировки клещей, связанные с разными группами хозяев: пальмами, лилиидами и двудольными. Группировка клещей с пальм оказалась ближе к клещам с двудольных, чем к таковым с лилиид. К тому времени было известно лишь 16 видов фитоптид с двудольных. В течение последних 15 лет появилось много новых данных о фитоптидах и их растениях-хозяевах, расширились представления о разнообразии и биогеографии фитоптид. Цель настоящей работы – обзор клещей сем. Phytoptidae с двудольных на основе новейших данных по морфологии и таксономии, а также о связях фитоптид с растениями-хозяевами. Нами были 1) проанализированы данные по паразито-хозяинным отношениям фитоптид с двудольными, включая способность фитоптид вызывать образование галлов; 2) проведена оценка признаков, применяемых в макросистематике фитоптид; 3) рассмотрено разнообразие морфотипов фитоптид, а также 4) проведена оценка гипотез о филогенезе фитоптид с учетом современных данных по географии и филогении их растений-хозяев.

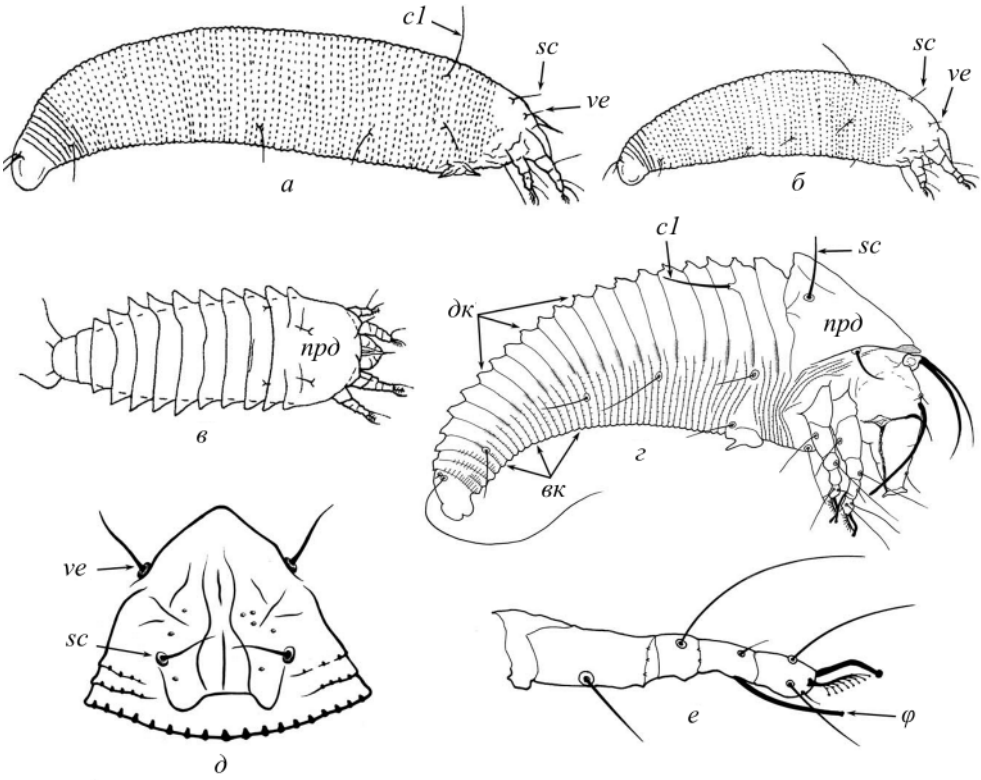

Рис. 1. Скрытоживущая (*а*, *б*) и открытоживущая (*в*, *г*) жизненные формы фитоптид.

а – орешниковый клещ *Phytoptus avellanae* Nalepa (подсем. Phytoptinae), самка; *б* – *Ph. avellanae*, типичная нимфа; *в* – *Ph. avellanae*, аберрантная нимфа; *г* – *Solenocristus* sp. (подсем. Sierraphytoptinae); *д* – парные щетинки дорсального щитка; *е* – нога I с тибиальным соленидием. *вк* – вентральные кольца («стерниты»), *дк* – дорсальные кольца («тергиты»), *прд* – продорсум (дорсальный щиток); *c1* – субдорсальная щетинка, *sc* и *ve* – щетинки дорсального щитка, *φ* – тибиальный соленидий.
По: Ozman, 2000 (*а*, *б*, *в*); Chetverikov et al., 2018 (*г*, *е*); Chetverikov, 2016 (*д*), с изменениями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В обзоре были учтены все имеющиеся литературные данные о фитоптидах с двудольных, включая описания видов, а также немногочисленные работы по сравнительной морфологии и молекулярной филогении эриофиоидей, в которых был использован материал по сем. Phytoptidae. Был составлен полный список видов фитоптид с двудольных (табл. 1). На кладограмму, отображающую филогению цветковых растений (Byng et al., 2016), мы нанесли все известные к настоящему времени виды фитоптид с двудольных. Филогения растений (включая названия клад – monocots, eudicots, rosids, malvids, fabids, asterids, lamiids, campanulids) приводится в соответствии с системой цветковых, разработанной группой APG (Angiosperm Phylogeny Group: Byng et al., 2016). Для анализа морфологических признаков клещей в первую очередь были рассмотрены виды фитоптид, представленные в коллекции лаборатории паразитических членистоногих Зоологического института РАН; были также проанализированы литературные данные (только по тем видам, для которых доступно адекватное описание). Всего было рассмотрено 19 видов из подсем. Phytoptinae и 12 видов из подсем. Sierraphytoptinae. На основе данных по 30 морфометрическим признакам (включая размеры дорсального щитка, тела, гнатосомы, ног, длину щетинок опистосомы, а также число опистосомальных колец) в программе Statistica

Таблица 1. Виды клещей сем. Phytoptidae на двудольных

Вид клещей	φ I	Растение-хозяин	Систематическое положение растения-хозяина (порядок и семейство)	Филогенетическое положение растения-хозяина (клада цветковых)	Локализация клещей на растении	Место сбора
			Подсем. **Phytoptinae**			
Phytoptus chamaebatiae (Keifer, 1975)	+	*Chamaebatia foliolosa* Benth.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	В пазухах прицветников	США, Калифорния
Ph. corniseminis Keifer, 1939	+	*Cornus nuttali* Audubon	Rosales Cornaceae	Rosids: fabids	В соцветиях под прицветниками, затем на плодах	США, Калифорния
Ph. garryana Keifer, 1954	+	*Garrya elliptica* Dougl. ex Lindl	Garryales Garryaceae	Asterids	В сережках	США, Калифорния
Ph. hedericola Keifer, 1943	+	*Hedera helix* L.	Apiales Araliaceae	Asterids: campanulids	На поверхности деформированных верхушечных побегов	Европа, США, ЮАР
Ph. leucothonis Keifer, 1963	+	*Leucothoe davisiae* Torr. ex Gray.	Ericales Ericaceae	Asterids	В пазухах прицветников	США, Калифорния
Ph. lineatus (Keifer, 1952)	+	*Cercocarpus ledifolius* Nutt.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	Почковые галлы	США, Калифорния
Ph. monthalensis Meyer, 1991	+	*Schotia brachypetala* Sond.	Fabales Fabaceae	Rosids: fabids	Жилковые галлы на листьях	Южная Африка
Ph. crinitus Meyer, 1991	–	*Trichocladus crinitus* (Thunb.)	Saxifragales Hamamelidaceae	Superrosids	Войлочки на листьях	Южная Африка

Ph. ellipticus Meyer, 1991	–	*Trichocladus ellipticus* Eckl. et Zeyh.	Saxifragales Hamamelidaceae	Superrosids	В разрастаниях верхушек побегов	Южная Африка
Ph. swazilandicus Meyer, 1991	–	*Trichocladus grandiflorus* Oliv.	Saxifragales Hamamelidaceae	Superrosids	Листовые галлы	Южная Африка
Ph. dentatae Meyer, 1991	–	*Curtisia dentata* (Burm. f.) C. A. Sm.	Cornales Cornaceae	Asterids	Войлочки на листьях	Южная Африка
Ph. erinotes (Nalepa, 1918)	–	*Tilia platyphyllos* Scop.	Malvales Malvaceae (Tilioideae)	Rosids: malvids	Выпуклые войлочки	Западная Европа
Ph. abnormis (Garman, 1883)	–	*Tilia americana* L.	Malvales Malvaceae (Tilioideae)	Rosids: malvids	В рожковидных листовых галлах	Северная Америка
Ph. tetratrichus Nalepa, 1890	–	*Tilia platyphyllos* Scop.	Malvales Malvaceae	Rosids: malvids	Внутри краевых листовых галлов (закручивание края листа)	Европа
Ph. avellanae Nalepa, 1889	–	*Corylus avellana* L.	Fagales Betulaceae	Rosids: fabids	Внутри увеличенных цветочных почек	Европа, Северная Америка
Ph. potentillae Chen, Wei et Nan, 2005	–	*Potentilla bifurca* L.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	В листовых галлах	Китай
Ph. alchemillae Jocić et al., 2011	–	*Alchemilla hoppeana* (Rchb.) D. Torre	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	У оснований листьев в розетке	Сербия, Черногория
Ph. serbicus Chetverikov et al., 2018	–	*Potentilla tommasiniana* F. W. Schultz	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	На листьях	Сербия
Ph. argenteus Chetverikov et al., 2018	–	*Potentilla argentea* L.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	На листьях	Сербия

Таблица 1 (*продолжение*)

Вид клещей	φ I	Растение-хозяин	Систематическое положение растения-хозяина (порядок и семейство)	Филогенетическое положение растения-хозяина (клада цветковых)	Локализация клещей на растении	Место сбора
Подсем. **Sierraphytoptinae**						
Austracus havrylenkonis Keifer, 1944	+	*Nothophagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.	Fagales Nothofagaceae	Rosids: fabids	Внутри увеличенных генеративных почек	Аргентина
Solenoplatilobus taiwanensis (Huang, 2006)	+	*Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc.	Trochodendrales Trochodendraceae	Eudicots	На поверхности листьев	Тайвань
Neoprothrix hibiscus Reis et Navia, 2014	+	*Hibiscus rosasinensis* L.	Malvales Malvaceae	Rosids: malvids	На поверхности листьев	Бразилия, Пернамбуку*
Neopropropilus jatrophus Huang, 1992	+	*Jatropha curcas* L.	Malpighiales Euphorbiaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Тайвань**
Solenocristus searsius Chetverikov et al., 2018	+	*Searsia lucida* (L.) Barkley	Sapindales Anacardiaceae	Rosids: malvids	На поверхности листьев	Южная Африка
S. karooensis Chetverikov et al., 2018	+	*Schotia afra* Sond.	Fabales Fabaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Южная Африка

Sierraphytoptus alnivagrans Keifer, 1939	–	*Alnus incana* L., *A. tenuifolia* Nutt.	Fagales Betulaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Европа, Северная Америка
Sierraphytoptus sp. 1***	–	*Betula turkestanica* Litv.	Fagales Betulaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Средняя Азия (Киргизия)
Sierraphytoptus sp. 2****	–	*Carpinus betulus* L.	Fagales Betulaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Босния и Герцеговина
Fragariocoptes ambulans Chetverikov et Sukhareva, 2009	–	*Fragaria vesca* L.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Европа
F. setiger (Nalepa, 1894)	–	*Fragaria viridis* L.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	Листовые галлы	Европа
F. gansuensis Wei, Chen et Luo, 2005	–	*Potentilla bifurca* L.	Rosales Rosaceae	Rosids: fabids	На поверхности листьев	Китай, Ганьсу

Примечания. Названия порядков и семейств цветковых растений даны по: Stevens, 2001, а соответствующие молекулярные клады двудольных – по: Byng et al., 2016. φ – тибиальный соленидий («+» – есть, «–» – нет). * Естественный ареал растения-хозяина – Юго-Восточная Азия (Pfeil et al., 2001); ** естественный ареал растения-хозяина – северные территории Южной Америки (Li et al., 2017); *** найден Р. Петанович (Petanović, 1988), приведено лишь упоминание о находке; **** найден Р. Е. Пономаревой (1978), приведено лишь упоминание о находке.

10 был проведен факторный анализ по методу главных компонент. Отдельно нами учитывались наличие или отсутствие тибиального соленидия. Было проведено также визуальное сравнение рисунков дорсального щитка с целью выделения групп видов со сходной топографией продорсума.

АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ФИТОПТИД С ДВУДОЛЬНЫХ

Из 31 вида фитоптид, найденного на двудольных, 19 принадлежат к подсем. Phytoptinae и 12 – к подсем. Sierraphytoptinae (табл. 2). Первое подсемейство представлено на двудольных лишь родом *Phytoptus* Dujardin, 1851 с 19 видами, тогда как второе насчитывает 8 небольших родов (*Austracus* Keifer, 1944, *Fragariocoptes* Roivainen, 1951, *Neopropilus* Huang, 1992, *Neoprothrix* Reis et Navia, 2014, *Sierraphytoptus* Keifer, 1939, *Solenocristus* Chetverikov et al., 2018, *Solenoplatilobus* Chetverikov et Craemer, 2016), включающих от 1 до 3 видов и принадлежащих к одной трибе – Sierraphytoptini Keifer 1944 (вторая триба, Mackiellini Keifer, 1946, объединяет сьеррафитоптин, утративших щетинки *c1* и связанных преимущественно с пальмами).

Морфометрические признаки

Статистический анализ ожидаемо показал деление всех анализируемых видов на две группы в соответствии с их жизненной формой: 1 – червеобразные равнокольчатые клещи (в эту группу попали все фитоптины) и 2 – компактные разнокольчатые клещи (в эту группу попали все сьеррафитоптины). При этом никаких четких группировок внутри подсемейств Phytoptinae и Sierraphytoptinae выявить не удалось. Более того, при исключении из анализа признаков, связанных с морфотипом (число вентральных и дорсальных опистосомальных колец, длина и направление гнатосомы), деление на две группы, соответствующие разным подсемействам, нарушалось. Следовательно, количественные признаки оказались непригодными для анализа обсуждаемой группы клещей, поэтому дальнейшие изыскания с целью кластеризации фитоптид с двудольных на основе анализа доступной в настоящее время морфометрии представляются бесперспективными.

Тибиальный соленидий (шпора)

Интересные данные были получены при сравнении видов в подсемействах фитоптин и сьеррафитоптин по таким качественным признакам, как наличие/отсутствие тибиального соленидия и рисунок дорсального щитка. Соленидии у клещей – это видоизмененные хемочувствительные щетинки конечностей. У всех эриофиоидных клещей есть тарзальные соленидии (ω) на обеих парах ног, при этом в отдельных группах также присутствуют шпоры – тибиальные соленидии (φ) на ногах I (тибиальный соленидий II исходно утрачен у всех Eriophyoidea). Наличие φ I – плезиоморфный признак, сохраняющийся лишь в трех семействах эриофиоидей: Pentasetacidae, Nalepellidae и Phytoptidae. При этом в обоих подсемействах фитоптид с двудольных (Phytoptinae, Sierraphytoptinae) встречаются виды, утратившие его. Очевидно, что утрата тибиального соленидия свидетельствует о каких-то изменениях, происшедших в процессе эволюции фитоптид на двудольных. По признаку наличия тибиального соленидия клещи подсем. Phytoptinae с двудольных (виды рода *Phytoptus*) делятся на две группы – у 8 видов он есть, у 11 его нет (табл. 1, 2). В подсем. Sierraphytoptinae тибиальный соленидий есть у 5 видов и отсутствует также у 5 (см. табл. 1).

Таблица 2. Группы видов рода *Phytoptus* Dujardin с двудольных

N	Рисунок щитка (рис. 2)	*φ* I	Виды клещей	Клада двудольных, включающая вид растения-хозяина	Естественный ареал хозяев
1	Наиболее полный: *m* полная или неполная, *ad* всегда полные, одна из *sm* полная (за исключением *Ph. crinitus*, у которого обе неполные)	–	*Ph. crinitus*	Superrosids	Южная Африка
		–	*Ph. ellipticus*	Superrosids	Южная Африка
		–	*Ph. swazilandicus*	Superrosids	Южная Африка
		+	*Ph. monthalensis*	Rosids: fabids	Южная Африка
		–	*Ph. dentatae*	Asterids	Южная Африка
		+	*Ph. hedericola*	Asterids: campanulids	Европа
2	Хорошо выражен: *m* всегда неполная, *ad* всегда полные, обе *sm* короткие, в передней четверти щитка	+	*Ph. lineatus*	Rosids: fabids	Калифорния
		+	*Ph. chamaebatiae*	Rosids: fabids	Калифорния
		+	*Ph. potentillae*	Rosids: fabids	Евразия
		+	*Ph. alchemillae*	Rosids: fabids	Евразия
		+	*Ph. argenteus*	Rosids: fabids	Евразия
		+	*Ph. serbicus*	Rosids: fabids	Европа
3	Неполный: *m* отсутствует, *ad* полные или неполные, не доходящие до переднего края щитка	–	*Ph. avellanae*	Rosids: fabids	Голарктика
		–	*Ph. tetratrichus*	Rosids: malvids	Голарктика
		–	*Ph. abnormis*	Rosids: malvids	Голарктика
4	Щиток гладкий, есть лишь короткие штрихи в его задней части	+	*Ph. corniseminis*	Asterids	Калифорния
		+	*Ph. garryana*	Asterids	Калифорния
		+	*Ph. leucothonis*	Asterids	Калифорния

Примечание. N – номер группы видов. Обозначения линий дорсального щитка: *ad* – адмедиальная, *m* – медиальная, *sm* – субмедиальная. Названия клад двудольных даны по: Byng et al., 2016.

Ранее нами было высказано предположение, что утрата *φ* I может маркировать переход клещей к открытому образу жизни (Sukhareva, 1994; Сухарева и др., 2017). Однако можно привести ряд примеров, противоречащих этой гипотезе. В частности, тибиальный соленидий сохранился у многих открытоживущих видов сьеррафитоптин южного полушария. С другой стороны, у скрытоживущих южноафриканских представителей рода *Phytoptus*, связанных с растениями рода *Trichocladus* (сем. Hamamelididae), соленидий отсутствует. Можно предположить, что виды рода *Phytoptus* без соленидия – дериваты каких-то не сохранившихся открытоживущих предков. Однако нельзя исключить, что тибиальный соленидий может утрачиваться клещами независимо от их образа жизни. Ответа на этот вопрос пока нет, но надо отметить, что виды и фитоптин, и сьеррафитоптин, имеющие соленидий, обитают на растениях, которые распространены в тропиках и в южном полушарии, либо являются третичными реликтами в субтропическом поясе северного полушария. Данный факт, возможно, свидетельствует о том, что «шпороносные» и «бесшпорные» фитоптиды представляют две гра-

ды, отражающие ступени морфологической эволюции фитоптид на двудольных. В этом случае наличие или отсутствие шпоры может маркировать связь фитоптид с более древней или с более молодой флорой. С этих позиций связь удерживающих соленидий фитоптид с эндемичными и реликтовыми хозяевами представляется весьма логичной.

Рисунок дорсального щитка

Рисунок дорсального щитка обычно состоит из продольных линий – медиальной, а также парных адмедиальных и субмедиальных (рис. 2). Длина этих линий варьирует: они могут идти от заднего края продорсума до переднего, а могут быть и значительно короче, доходя или не доходя до его середины, или вовсе отсутствовать. Соответственно рисунок щитка может быть полным (все линии присутствуют, хорошо выражены), или неполным, когда часть элементов рисунка продорсума отсутствует. Реже встречаются другие варианты рисунка щитка, когда он представлен отдельными ячейками (например, у многих представителей сем. Diptilomiopidae), но у фитоптид такой рисунок не встречается. В целом у представителей сем. Phytoptidae рисунок дорсального щитка варьирует от полного или почти полного (с хорошо выраженными медиальной, адмедиальными и субмедиальными линиями) до его полного отсутствия.

У большинства видов клещей подсем. Phytoptinae с двудольных (виды рода *Phytoptus*) основные линии рисунка щитка присутствуют, хотя могут быть выражены в разной степени. На основании сходства рисунка щитка мы выделили 4 группы видов фитоптин с двудольных (табл. 2). Наиболее полный рисунок у следующих 6 видов:

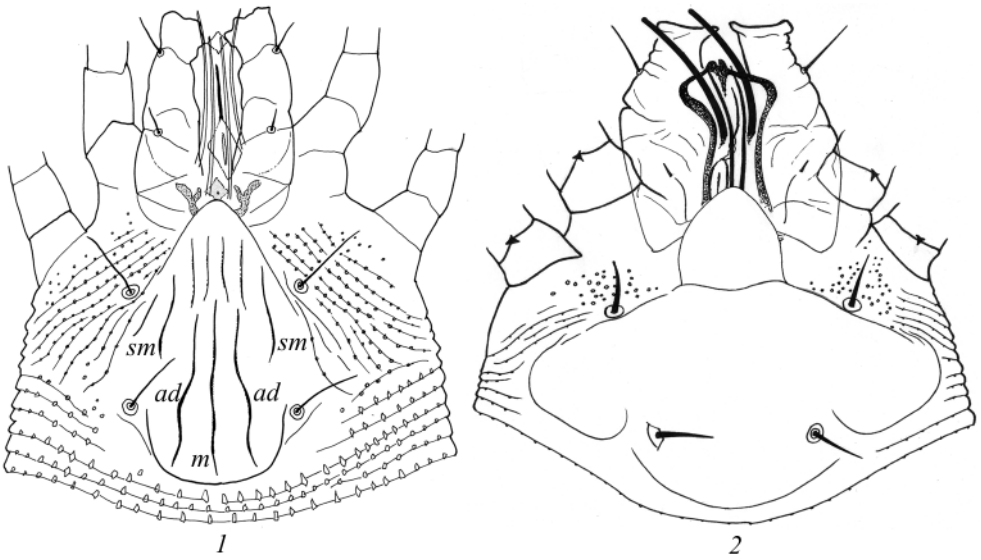

Рис. 2. Основные элементы рисунка дорсального щитка фитоптид на примере родов *Phytoptus* Dujardin (*1*) и *Solenoplatilobus* Chetverikov et Craemer (*2*).

ad – адмедиальные, *m* – медиальная, *sm* – субмедиальные линии. По: Chetverikov et al., 2018 (*1*) и Chetverikov, Craemer, 2016 (*2*), с изменениями.

Ph. crinitus, *Ph. ellipticus*, *Ph. swazilandicus*, *Ph. monthalensis*, *Ph. dentatae* и *Ph. hedericola* (группа 1). Все эти виды, кроме последнего, были собраны с южноафриканских эндемичных растений. *Phytoptus hedericola* живет на плюще, имеющем широкое распространение и естественно произрастающем в лиственных лесах Западной, Центральной и Южной Европы, Кавказа и Юго-Западной Азии (Metkalfe, 2005). Три вида из перечисленных (*Ph. crinitus*, *Ph. ellipticus*, *Ph. swazilandicus*) имеют наиболее полный рисунок щитка среди всех видов рода *Phytoptus* с эудикот. По степени выраженности рисунка щитка к первой группе близки клещи группы 2: это 6 видов, связанных с розоцветными (Rosaceae). Рисунок щитка без медиальной линии, представленный только полными или неполными адмедиальными линиями и дополнительными мелкими штрихами на боковых полях (группа 3), характерен для двух голарктических видов – *Ph. avellanae* и *Ph. tetratrichus* – и североамериканского вида *Ph. abnormis*, связанных с широко распространенными древесными двудольными – лещиной и липой. Полностью отсутствует рисунок щитка у 3 видов: *Ph. corniseminis*, *Ph. garryana* и *Ph. leucothonis* (группа 4). Примечательно, что все эти три вида обитают в Калифорнии, а их растения-хозяева относятся к кладе asterids и эндемичны для штата.

Частично характер рисунка дорсального щитка можно связать с систематическим положением растений-хозяев. Наиболее полно он выражен у фитоптусов на трихокладусах (группа 1), а также у видов, связанных с розоцветными (группа 2). Сглаженный рисунок щитка у клещей с голарктических двудольных из клады rosids (группа 3). И, наконец, полное отсутствие рисунка продорсума мы видим у обитателей растений из клады астерид (группа 4).

У большинства видов клещей подсем. Sierraphytoptinae рисунок дорсального щитка выражен слабо. Медиальная и адмедиальные линии есть только у видов рода *Fragariocoptes*. У остальных представителей подсемейства дорсальный щиток гладкий или его рисунок представлен двумя неотчетливыми продольными линиями, которые с уверенностью нельзя отнести ни к адмедиальным, ни к субмедиальным. Кроме рисунка дорсального щитка представители подсем. Sierraphytoptinae с двудольных различаются по числу щетинок продорсума и опистосомы, при этом у представителей некоторых родов наблюдается тенденция к утрате и тех, и других. Так, у видов *Neoprothrix hibiscus* и *Neopropilus jatrophus* утрачены щетинки *sc* на продорсуме и опистосомальные щетинки *d* и *e*.

Таким образом, полный рисунок щитка характерен только для фитоптин рода *Phytoptus*, хотя у некоторых видов этого рода он может быть сильно редуцирован. У сьеррафитоптин рисунок щитка никогда не бывает полным и имеет тенденцию к редукции. С одной стороны, полный рисунок щитка может быть плезиоморфным признаком, а его редукция – апоморфным. С этих позиций сьеррафитоптин можно было бы трактовать как более продвинутую или быстрее эволюционирующую группу; наблюдающаяся в этом подсемействе тенденция к редукции хетома согласуется с такой трактовкой. С другой стороны, рисунок щитка фитоптид с двудольных может быть адаптивным признаком, связанным с образом жизни клещей. Очевидно, что продольные линии щитка создают ребра жесткости и укрепляют передний конец тела. Такое укрепление щитка может быть особенно важно для скрытоживущих форм (обитателей галлов и иных укрытий) для облегчения передвижения в узких пространствах между растительными тканями. Этим могут объясняться различия в рисунке щитка между фитоптинами и сьеррафитоптинами, правда, такие исключения, как виды фитоптусов

с гладкими щитками на калифорнийских эндемичных растениях (группа 4), противоречат данному объяснению.

ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ФИТОПТИД С ДВУДОЛЬНЫМИ

На покрытосеменных растениях насчитывается около 70 видов фитоптид. Многие региональные флоры все еще остаются неисследованными эриофиидологами, и описание новых видов продолжается до сих пор. Только в начале XXI в. было описано более 20 видов фитоптид. Особенно слабо исследованы Южная Америка, Сибирь, Восточная Азия, Африка, Австралия, острова Тихого океана. Среди фитоптид есть и свободноживущие виды, и виды, вызывающие различные новообразования (галлы, войлочки, разрастания верхушечной точки роста). Из двух подсемейств фитоптид на двудольных (фитоптины и сьеррафитоптины) большинство видов, вызывающих аномальные ростовые реакции тканей растений-хозяев, принадлежит к подсем. Phytoptinae (табл. 3). Среди сьеррафитоптин галлообразователей только два: *Fragariocoptes setiger*, вызывающий листовые галлы на землянике зеленой (*Fragaria viridis*) в Европе, и *Austracus havrylenkonis*, вызывающий плодовые галлы на южных буках (*Nothofagus dombeyi*) в Чили и Аргентине (Keifer, 1944). Предположительно еще один вид, *Fragariocoptes gansuensis*, способен повреждать розетки лапчаток, вызывая кущение побегов, однако это предположение нуждается в подтверждении (Chetverikov, 2016).

Способностью вызывать различные новообразования в первую очередь отличаются клещи рода *Phytoptus* (см. табл. 1). Все представители этого рода ведут скрытый образ жизни, заселяя пространства между генеративными или вегетативными частями растений. На поверхности листовых пластинок они встречаются лишь в период расселительной миграции или после зимовки, когда перезимовавшие самки заселяют молодые побеги растений. Многие виды не оказывают влияния на нормальный рост растений, обитая в пазухах листьев или прицветников (*Ph. chamaebatiae*) и в основании розеточных листьев (*Ph. alchemillae*), другие же так или иначе оказывают влияние на растение, вызывая разрастание почек (*Ph. avellanae*), деформацию верхушек побегов (*Ph. hedericola*) или образование рожковидных галлов (*Ph. abnormis*) либо войлочков (*Ph. dentatae*). Интересно, что многие виды фитоптид на двудольных топически часто связаны с генеративными частями растений – цветочными почками, прицветниками, защищенными пространствами в соцветиях или соплодиях.

Из подсем. Phytoptinae наиболее полно изучены в силу своего широкого распространения и отчасти хозяйственного значения *Phytoptus avellanae* на орешнике и *Ph. tetratrichus* на липе. *Phytoptus avellanae* известен как возбудитель почковых галлов на нескольких видах орешника (*Corylus americana*, *C. avellana*, *C. colurna*). Недавние исследования с применением методов молекулярного анализа последовательностей двух генов (COI и 28S рРНК) показали, что *Phytoptus avellanae* – это комплекс из двух гостально не специализированных криптических видов. Морфологически они почти неразличимы, при этом только один из них образует почковые галлы, тогда как другой живет свободно под чешуями сережек и повреждений не вызывает (Cvrković et al., 2016). Основное различие между этими двумя криптическими видами заключается в том, что нимфы и половозрелые стадии почковых галловых клещей имеют одинаковый габитус (= морфотип; рис. 1, *а*, *б*), в то время как нимфы свободноживущих клещей (из сережек) сильно отличаются от половозрелых самок (рис. 1, *в*): эти

Таблица 3. Взаимоотношения фитоптид с двудольными растениями-хозяевами

Подсемейство	Не вызывают новообразований		Вызывают новообразования			
	Открыто-живущие виды	Скрыто-живущие виды	Почковые галлы	Плодовые галлы	Войлочки	Листовые галлы
Phytoptinae	–	6	3	1	2	5
Sierraphytoptinae	10	–	–	1	–	1

аберрантные нимфы имеют разнокольчатую уплощенную опистосому с немногочисленными широкими спинными полукольцами.

Аберрантные нимфы орешниковых клещей – уникальный для Eriophyoidea случай, когда в жизненном цикле червеобразных равнокольчатых скрытоживущих клещей нимфы имеют габитус компактных разнокольчатых клещей. В данном случае аберрантная нимфа по габитусу очень похожа на взрослых особей *Sierraphytoptus alnivagrans*, живущих открыто на листьях ольхи. Ранее нами было высказано предположение, что наличие аберрантных нимф в цикле *Ph. avellanae* (Sukhareva, 1994; Сухарева, Четвериков, 2013) может свидетельствовать о том, что предки фитоптид с лещины жили открыто, подобно *Sierraphytoptus alnivagrans*. Другое возможное объяснение предполагает, что анцестральный жизненный цикл фитоптид мог включать несколько поколений клещей, среди которых были гетероморфные нимфы и взрослые особи; независимое упрощение такого сложного цикла в ходе эволюции могло привести к формам, отнесенным в настоящее время к разным подсемействам (фитоптины и сьеррафитоптины).

Особенность другого широко распространенного вида рода *Phytoptus* (*Ph. tetratrichus* с лип) заключается в том, что характер вызываемых им новообразований на разных видах хозяев может быть различным. Этот вид был описан А. Налепой (Nalepa, 1890) с *Tilia platyphyllos* Scop. и *T. cordata* L. как вызывающий галлы в виде закручивания края листа. Позже представители этого же вида были найдены им на других видах липы, на которых они вызывали повреждения другого характера. В связи с этим А. Налепой был описан ряд подвидов этого вида: *Ph. tetratrichus* subsp. *erinotes*, вызывающий круглые выпуклые войлочки на *Tilia tomentosa*; *Ph. tetratrichus* subsp. *bursarius*, вызывающий округлые листовые галлы на *Tilia platyphyllos*; *Ph. tetratrichus* subsp. *typicus* и *Ph. tetratrichus* subsp. *stenoporus*, вызывающие краевые галлы на *Tilia platyphyllos*, и, наконец, *Ph. tetratrichus* subsp. *abnormis*, вызывающий рожковидные листовые галлы на *Tilia americana* (Nalepa, 1918, 1920).

В настоящее время полностью полагаться на данные А. Налепы нельзя, так как его описания (и клещей, и повреждений) не позволяют однозначно установить соответствие между тем, что находил и описывал А. Налепа, и тем материалом, который доступен в природе современным исследователям. Так, по данным Сойки и Козака (Soika, Kozak, 2011), в Европе на липах *Tilia platyphyllos* и *T. cordata* L. клещи *Ph. tetratrichus* вызывают краевые галлы, на *T. tomentosa* – выпуклые войлочки, а на *T. americana* – рожковидные галлы. Североамериканские клещи, вызывающие такие же галлы в форме рожка на *T. americana* в США, были описаны сначала Гарменом как

Ph. abnormis (Garman, 1883). Вероятно, именно этот вид А. Налепа рассматривал в качестве одного из подвидов европейского липового клеща – *Ph. tetratrichus* subsp. *abnormis*. Однако остается неясным, какой именно вид вызывает рожковидные галлы на *T. americana* в Европе: американский вид, который был завезен в Европу вместе со своим растением-хозяином, или на интродуцированной *T. americana* поселился местный вид *Ph. tetratrichus*, перешедший с европейских лип на американскую. Морфологические различия между этими клещами с разных видов лип настолько малы, что пока нет ответа на вопрос, являются ли клещи рода *Phytoptus* на разных видах лип видами-двойниками или же разными кормовыми расами одного вида (*Ph. tetratrichus*), связанными с разными видами растений-хозяев. Ответы на эти вопросы, вероятно, удастся получить только с применением молекулярных методов исследования и экспериментально путем пересадок клещей с одного вида липы на другой.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТАКСОНОВ ФИТОПТИД ПО КЛАДАМ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Широкое применение методов молекулярного филогенетического анализа существенно изменило представления о филогении цветковых растений, сложившиеся в науке к началу XXI века. В результате исследований международной группы APG (Angiosperm Phylogeny Group) базальное ветвление и основные клады древа Magnoliophyta к настоящему времени можно считать полностью реконструированными. На рис. 3 приведена схема, отражающая взаимоотношения между основными кладами цветковых. На эту схему нанесены таксоны фитоптид, чтобы показать распределение и объем родов фитоптид с двудольных.

Не обнаружено фитоптид, паразитирующих на видах базальных групп цветковых («early angiosperms», включая магнолиид). Все хозяева фитоптид принадлежат к двум кладам: однодольные (monocots) и эудикоты (eudicots). На однодольных к настоящему времени известно 42 вида этих клещей, причем их хозяева относятся исключительно к порядкам Poales, Liliales, Arecales и Zingiberales. Галлообразователей среди них нет, за исключением единичных видов рода *Oziella* Amrine, Stasney et Flechtmann, индуцирующих разрастание мешочков в соцветиях осок. Другие повреждения (в основном некроз тканей листьев и стеблей) вызывают виды рода *Retracrus* Keifer с пальм, а также эндопаразиты рода *Novophytoptus* Roivainen с однодольных трав порядка Poales.

На эудикотах фитоптиды представлены меньшим числом видов, чем на однодольных: их всего три десятка, однако именно на двудольных наблюдается основное разнообразие фитоптид-галлообразователей. Растения-хозяева фитоптид с двудольных принадлежат к 12 семействам из 12 порядков эудикот (см. табл. 1, рис. 3). Эти растения занимают разное положение в системе – от древнего порядка Trochodendrales, ответвившегося от основного ствола раньше, чем произошло формирование основных клад эудикот (rosids и asterids), до порядка Apiales – одного из наиболее эволюционно продвинутых в кладе campanulids (в составе asterids) (рис. 3). Подавляющее большинство видов фитоптид связано с кладой rosids (19 видов), значительно меньше – с кладой asterids (6 видов). При этом на одном виде растения-хозяина, как правило, встречается только один вид фитоптид.

Интересно отметить, что на растениях клады rosids одновременно со скрытоживущими клещами подсем. Phytoptinae зачастую развиваются и открытоживущие виды подсем. Sierraphytoptinae, тогда как на растениях клады asterids пока найдены только представители подсем. Phytoptinae. К общим чертам, характерным для фитоптин

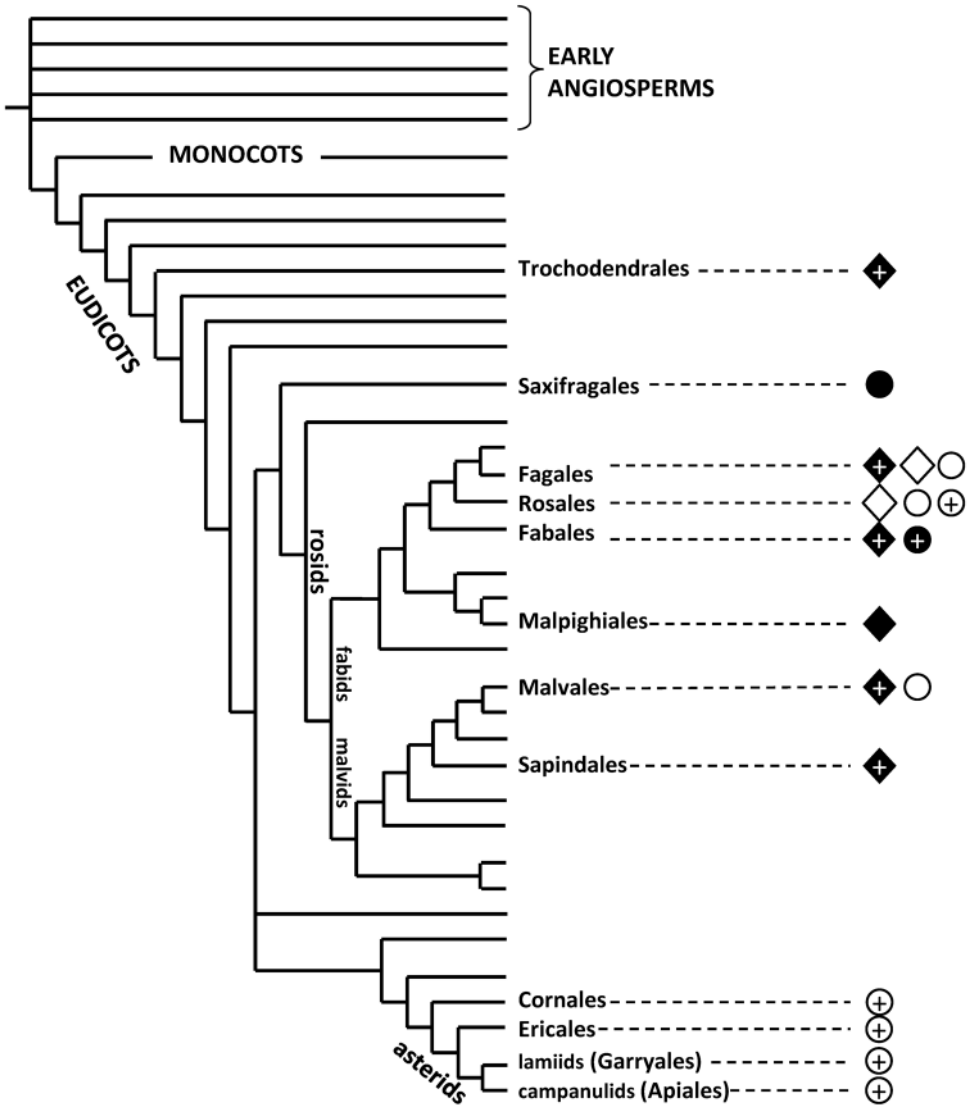

Рис. 3. Распределение фитоптин (●) и сьеррафитоптин (♦) по кладам двудольных растений.

Система цветковых с сокращениями приводится по: Byng et al., 2016; порядки растений – по: Stevens, 2001. Даны названия только тех порядков двудольных, которые заселены фитоптидами. Знаком «+» обозначено присутствие тибиального соленидия. Зачерненные фигуры (●♦) – фитоптиды из южного полушария и тропических поясов, незачерненные фигуры (○◊) – фитоптиды из внетропических поясов северного полушария.

с астерид, относятся отсутствие рисунка дорсального щитка и наличие тибиального соленидия. Исключение составляет только *Phytoptus hedericola* с плюща *Hedera helix*, имеющий полный рисунок дорсального щитка. Род *Hedera* включает около 16 видов в субтропическом поясе Старого света. Естественный ареал *Hedera helix* связан с Западной, Центральной и Южной Европой и Кавказом, а также с Юго-Западной Азией

(Metkalfe, 2005), однако сейчас благодаря участию человека плющ распространен практически на всех материках, что сказалось и на ареале клеща *Ph. hedericola*: в настоящее время он зарегистрирован в Европе (Болгария, Сербия), Южной Африке (ЮАР) и Северной Америке (США). *Hedera helix* – единственный представитель крупной клады campanulids (в составе asterids), заселенный фитоптидами. Отсутствие других находок фитоптид на кампанулидах и явное несходство рисунка дорсального щитка *Ph. hedericola* с рисунком у других фитоптусов с астерид позволяют предположить, что предки *Ph. hedericola* могли перейти на плющ с каких-то других растений, тогда как кампанулиды изначально не имели фитоптидной фауны.

В целом распределение фитоптид по таксонам эудикот на кладограмме Magnoliophyta (см. рис. 2) на первый взгляд выглядит случайным. Однако можно заметить, что помимо находок единичных видов на филогенетически далеких группах растений клещи отдают предпочтение некоторым кладам двудольных так, что виды оказываются сгруппированными на соседних ветвях. Такие группировки видны, например, на растениях порядков Fagales, Rosales и Fabales (клада fabids). С одной стороны, сгущения таксонов фитоптид на древе цветковых могут быть отражением параллельной эволюции в разных филогенетических линиях фитоптид, связанных с крупными кладами эудикот. С другой стороны, такая картина не исключена и при переходе с одного растения на другое, филогенетически близкое, особенно, если они оказываются близкими соседями в природе. И, наконец, сгущения таксонов могут указывать на благоприятные для фитоптид условия на растениях-хозяевах, принадлежащих к упомянутым кладам двудольных, в которых клещи могли эволюционировать длительное время, тогда как на других группах хозяев фитоптиды были менее успешны – они либо полностью вымерли, либо оказались представлены единичными видами, зачастую связанными с узкоареальными или реликтовыми хозяевами.

ОБЗОР ДАННЫХ ПО ГЕОГРАФИЧЕСКОМУ РАСПРОСТРАНЕНИЮ ФИТОПТИД С ДВУДОЛЬНЫХ

Особенности растений-хозяев фитоптид

Бóльшая часть хозяев фитоптид – деревья и кустарники, травы составляют исключение. Интересно, что все травянистые хозяева фитоптид относятся исключительно к сем. Rosaceae; это преимущественно палеарктические виды родов *Alchemilla*, *Potentilla* и *Fragaria*. Почти все виды фитоптид, данными по которым мы располагаем, были собраны в местах естественного произрастания своих растений-хозяев. Эти растения в большинстве случаев имеют ограниченные ареалы и являются реликтовыми или трансформационными элементами флоры (Краснов, 1888; Levin, 2000). К таким растениям можно, например, отнести характерные для калифорнийской флоры эндемичные виды *Chamaebatia foliolosa*, *Benthamidia nuttali*, *Garrya elliptica*, *Leucothoe davisiae*, а также виды рода *Cercocarpus* (Topel et al., 2012; Ex et al., 2011). В Южной Африке хозяева фитоптид – местные эндемики, такие как *Curtisia dentata*, *Schotia brachypetala*, *Sch. afra*, *Searsia lucida* и виды рода *Trichocladus* (Coates-Palgrave et al., 2002; Yembaturova et al., 2009). Соответственно, и сами клещи, связанные с этими растениями, имеют локальные ареалы, особенно, если эндемизм хозяев проявляется даже не на видовом, а на родовом уровне (как в случае с *Curtisia*). Примечательно, что на многих других южноафриканских растениях, имеющих обширные афро-европейские и афро-азиатские ареалы, фитоптиды не зарегистрированы, несмотря на многолетние исследования фауны эриофиоидей ЮАР, проводимых группой акарологии института

защиты растений Претории (ARC PPRI) под руководством М. Смит-Мейер (M. Smith-Meyer).

В местах произрастания растения-хозяева фитоптид зачастую не относятся к редким видам, более того, часто это – лесообразующие породы, такие как церкокарпусы в Северной Америке, нотофагусы в Южной Америке, трихокладусы и куртисия в Южной Африке. Некоторые из них, такие как церкокарпусы или нотофагусы, к тому же относятся к долгоживущим растениям (DeRose, 2011; Howard, 1973). Возможно, приведенные выше особенности растений-хозяев способствовали сохранению стабильных условий, необходимых для успешного выживания популяций фитоптид в течение длительного времени. Кроме того, почти для всех перечисленных растений характерно обитание невысоко в горах (как правило, на высоте в среднем от 300 до 2000 м). Именно такие местообитания служили рефугиями для многих третичных реликтов (Svenning et al., 2008; Topel et al., 2012). Это, несомненно, также способствовало и сохранению на них фитоптидной фауны.

Фитоптиды на растениях северного полушария

Фитоптиды на растениях северного полушария изучены гораздо подробнее, чем на представителях флоры южного полушария. Комплексы видов фитоптид, связанных с широко распространенными родами и видами растений-хозяев, описаны из бореальной области. В состав таких комплексов, как правило, входят фитоптиды разных морфотипов, обитающие на представителях одного надвидового таксона (семейство, триба, род) двудольных. Наиболее яркие примеры – это фитоптиды на березовых и на розоцветных трибы Potentilleae. Растения-хозяева клещей в каждой из этих групп представлены близкими видами (а иногда одним и тем же видом) в бореальном и субтропическом поясах Старого и Нового Света, причем значительные части их ареалов занимают территории, заселенные после отступления ледника. Такие растения-хозяева на большей части своего ареала относят к представителям миграционной флоры.

1. Фитоптиды на растениях сем. Betulaceae. Сем. Betulaceae насчитывает около 150 видов в составе 6 родов, распространенных преимущественно в северном полушарии, и разделяется на 2 подсемейства: Coryloideae с родами *Corylus*, *Carpinus*, *Ostrya* и *Ostryopsis* и Betuloideae с родами *Betula* и *Alnus*. Палеонтологические и молекулярные данные свидетельствуют о том, что формирование семейства началось в верхнем мелу, а разделение на 2 подсемейства – в палеоцене 15–25 млн лет назад перед среднемиоценовым климатическим оптимумом (Grimm, Renner, 2013). На представителях подсем. Betuloideae отмечены только открытоживущие виды рода *Sierraphytoptus* (подсем. Sierraphytoptinae). На ольхе (род *Alnus*) *Sierraphytoptus alnivagrans* зарегистрирован в Европе (Сербия) и Северной Америке. Европейские и американские виды ольхи, являющиеся хозяевами клеща *S. alnivagrans*, относятся к комплексу *Alnus incana* из номинативного подрода и имеют голарктическое распространение (Chen, Li, 2004). На березах (род *Betula*), широко распространенных по всей Голарктике, сьеррафитоптины известны лишь по единственной находке *Sierraphytoptus* sp. 1 на туркестанской березе (*Betula turkestanica*) в горах Киргизии (Пономарева, 1978). На представителях подсем. Coryloideae зарегистрированы скрытоживущие фитоптины рода *Phytoptus*, образующие комплекс криптических видов *Phytoptus avellanae* s. l. на орешнике (виды рода *Corylus*), а также открытоживущие сьеррафитоптины *Sierraphytoptus* sp. 2, найденные на листьях граба *Carpinus betulus* в Боснии

и Герцеговине (Petanović, 1988). Как уже было сказано, наличие в жизненном цикле одного из криптических видов комплекса *Ph. avellanae* s. l. аберрантных нимф, морфологически сходных со взрослыми особями рода *Sierraphytoptus*, может рассматриваться аргументом в пользу монофилии группы фитоптид на березовых (*Phytoptus avellanae* s. l. + *Sierraphytoptus* spp.).

2. Фитоптиды на розоцветных трибы Potentilleae. Все хозяева фитоптид из трибы Potentilleae относятся к трем родам: *Potentilla* (лапчатка), *Fragaria* (земляника) и *Alchemilla* (манжетка). Эти три рода обширны и полиморфны, разделены на множество подродов, видов и разнообразных внутривидовых форм. Они имеют евразиатское происхождение и в настоящее время широко распространены в северном полушарии на всех континентах. (Staudt, 1989; Gehrke et al., 2008; Paule, 2010). Род *Alchemilla* в Европе отличается высоким уровнем эндемизма, особенно это относится к обитателям горных массивов – с ними связано до 60 % эндемичных видов (Gerold, 2006; Kurtto et al., 2009). Заселенные фитоптидами лапчатки (*Potentilla bifurca* и *P. argentea*), а также виды рода *Fragaria* (*F. vesca* и *F. viridis*) широко распространены по всей Евразии и встречаются преимущественно в составе равнинных луговых и степных фитоценозов, хотя оба вида лапчаток могут подниматься в горы, а земляника лесная обычна на лесных опушках в бореальной Голарктике (Staudt, 1989; Басаргин, 2007). *Alchemilla hoppeana* и *Potentilla tommasiniana* (хозяева клещей рода *Phytoptus*) – растения центральноевропейского происхождения и имеют естественный ареал на территории горных систем (Альпы, Балканы, Пиренеи) Центральной и Южной Европы (Redzic, 1994; Kurtto et al., 2009). Эти виды, связанные с горными массивами, включают большое количество подвидов и представлены множеством локальных популяций.

В группу фитоптид с розоцветных входят как скрытоживущие (род *Phytoptus*), так и открытоживущие (род *Fragariocoptes*) клещи. При этом в отличие от фитоптид с березовых (*Phytoptus avellanae* и *Sierraphytoptus* spp.) морфологические различия между фитоптусами и фрагариокоптесами с розоцветных выражены заметно слабее, а *Phytoptus potentillae* по одним признакам ближе к видам рода *Phytoptus*, а по другим – к роду *Fragariocoptes*. Возможно, как и в случае с фитоптидами на березовых, с растениями трибы Potentilleae связана обособленная ветвь фитоптид, представленная видами родов *Phytoptus* и *Fragariocoptes*.

Фитоптиды тропических поясов и областей южного полушария

Данные по фитоптидам – обитателям тропических поясов и южного полушария весьма скудны. Изучение эриофиоидных клещей в этих географических областях началось гораздо позже, чем в северном полушарии (примерно на сотню лет), что, возможно, объясняет, почему материала по фитоптидам накоплено гораздо меньше. С тропическим поясом и южным полушарием связаны 5 видов фитоптин из рода *Phytoptus* и 5 родов сьеррафитоптин, тогда как с северным полушарием связано почти в три раза больше видов фитоптин (14 видов рода *Phytoptus*) и только 2 рода сьеррафитоптин. Сьеррафитоптины южного и северного полушарий относятся к разным родам, при этом таксономическое разнообразие сьеррафитоптин в южном полушарии заметно богаче, чем в северном. В северном полушарии известны 3 вида рода *Sierraphytoptus* и 3 вида рода *Fragariocoptes*, при этом виды в каждом из этих родов связаны с филогенетически близкими растениями-хозяевами: виды рода *Sierraphytoptus* – с растениями сем. Betulaceae, а виды рода *Fragariocoptes* – с растениями трибы Potentilleae

(сем. Rosaceae). В южном полушарии большинство родов сьеррафитоптин монотипные (*Austracus*, *Neoprothrix*, *Neopropilus*, *Solenoplatilobus*), и лишь южноафриканский род *Solenocristus* включает 2 вида.

Род *Austracus*. Единственный вид этого рода, *A. havrilenkonis*, обнаружен на двух видах нотофагусов в Южной Америке. Род *Nothofagus* (южный бук) распространен в южном полушарии и имеет дизъюнктивный ареал. В настоящее время этот род разделен на 4 подрода: *Nothofagus*, *Fuscospora*, *Brassospora* и *Lophozonia* (Heenan et al., 2013). Виды первого произрастают исключительно в Южной Америке, виды подродов *Fuscospora* и *Lophozonia* распространены также в Новой Зеландии и Австралии, подрод же *Brassospora* встречается только на островах Индийского океана. *Austracus havrilenkonis* обнаружен только на видах южноамериканского подрода *Nothofagus*. На видах подродов *Fuscospora* и *Lophozonia* фитоптиды не найдены, хотя с них описано немало представителей другого семейства эриофиоидных клещей (Eriophyidae) из Новой Зеландии и Австралии (Manson, 1984). Клещи с видов подрода *Brassospora* неизвестны, поскольку сборы на островах Океании не проводились. Согласно молекулярным датировкам, дивергенция южных буков на подроды произошла в верхнем мелу, а южноамериканский подрод *Nothofagus* ответвился от общего ствола Nothofagaceae раньше других (Heenan et al., 2013). Возможно, именно к раннему мелу относится становление фитоптидной фауны на покрытосеменных растениях южноамериканского континента.

Род *Solenoplatilobus*. Открытоживущий вид *S. taiwanensis* был описан с *Trochodendron aralioides* с Тайваня. Троходендрон имеет ограниченное распространение на островах Японии, Тайване и в Корее, ставших рефугиями для этого реликтового растения, которое в предыдущие эпохи было широко распространено в северном полушарии (Huang, Lin, 2006).

Монотипные роды *Neopropilus* и *Neoprothrix*. *Neopropilus jatrophus* и *Neoprothrix hibiscus* были найдены вне естественного ареала своих растений-хозяев. *Neopropilus jatrophus* был описан с молочая *Jathropha curcas* с о. Тайвань, хотя место естественного распространения этого растения – Центральная Америка (Li et al., 2017). *Neoprothrix hibiscus* найден в Бразилии на гибискусе *Hibiscus rosasinensis*, при этом происхождение самого́ растения связано с Юго-Восточной Азией (Pfeil et al., 2002). Неясно, были эти виды клещей занесены на Тайвань и в Бразилию вместе со своими интродуцированными хозяевами или же перешли на них с каких-то местных растений, поэтому для обоих не исключена возможность как южноамериканского, так и восточноазиатского происхождения.

Род *Solenocristus*. *Solenocristus searsius* и *S. karooensis* были собраны в Южной Африке с достаточно далеких филогенетически хозяев из родов *Schotia* и *Searsia*. Исторические связи эти родов с флорой Юго-Восточной Азии указывают на возможное происхождение фитоптид на этих растениях в начале миоцена, когда происходил интенсивный обмен флористическими элементами между биомами тропических лесов Африки и Азии, богатых реликтовыми древесными двудольными, через Гомфотериевый мост (van Hinsbergen et al., 2009; Zhou et al., 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный нами анализ паразито-хозяинных связей фитоптид с двудольными показал, что фитоптиды распределены на двудольных мозаично. Они связаны лишь

с растениями отдельных клад эудикот, многие из которых являются реликтами и узкоареальными эндемиками. Ранее (Bagnjuk et al., 1998) было высказано предположение, что фитоптиды – реликтовая группа эриофиоидей, остаток более обширной древней фауны, связанной с древними флористическими комплексами. Наше исследование позволяет дополнить это предположение: фитоптиды, по-видимому, произошли в южном полушарии или в тропиках, а предок фитоптид, возможно, имеет гондванские корни. В пользу данной гипотезы говорят следующие факты: а) большее родовое разнообразие фитоптид в южном полушарии по сравнению с северным, б) сохранение тибиального соленидия у тропических и нотальных сьеррафитоптин и в) наличие наиболее полного рисунка дорсального щитка у южноафриканских фитоптид (виды рода *Phytoptus* с трихокладусов).

Какими были гипотетические предки фитоптид? По нашему мнению, это были равнокольчатые, червеобразные клещи с полным хетомом, тибиальными соленидиями на первой паре ног и полным рисунком дорсального щитка. Древние цветковые, а может быть, и их предшественники проангиоспермы, были первичными хозяевами анцестральных форм фитоптид. В ходе эволюции цветковых в кайнозое фитоптиды, вероятно, оказались менее адаптированы к обитанию на быстро эволюционирующих группах растений. В результате они уступили большинство ниш клещам двух других семейств (Eriophyidae и Diptilomiopidae) и сохранились главным образом на реликтовых группах древесных двудольных. Лишь в Голарктике, возможно, под влиянием многочисленных изменений климата, отдельные группы фитоптид смогли преодолеть присущую этой группе «инертность», дать несколько молодых кластеров «бесшпорных» форм на листопадных деревьях широколиственных лесов и совершить переход к обитанию на травянистых розоцветных.

Безусловно, обозначенная выше крупными мазками предполагаемая эволюционная траектория фитоптид на двудольных может выглядеть достаточно спекулятивной. Тем не менее, в условиях дефицита данных по этой группе клещей более четкие построения вряд ли возможны. Продолжая начатую линию логических построений, отметим, что данные по морфологии и биологии фитоптид четко указывают на ряд тенденций в эволюции этой группы на двудольных. Во-первых, в разных линиях фитоптид происходило упрощение рисунка дорсального щитка. Во-вторых, на разных группах двудольных у фитоптид независимо утрачивался тибиальный соленидий. Конечно, эти два признака (рисунок щитка и наличие соленидия) имеют разный вес. Рисунок щитка – это характеристика рельефа дорсальной кутикулы переднего отдела тела клеща, тогда как соленидий – это щетинка, имеющая собственную иннервацию и важную сенсорную функцию. На наш взгляд, утрата соленидия – гораздо более весомое морфологическое изменение, чем модификация рисунка на щитке. Анализ данных по фитоптидам показывает, что редукция рисунка щитка и утрата соленидия наблюдаются как среди скрытоживущих, так и у открытоживущих фитоптид.

Современное деление фитоптид на подсемейства подразумевает, что клещи разных морфотипов (скрытоживущие червеобразные и открытоживущие разнокольчатые) эволюционировали независимо. Именно на этом предположении основано деление фитоптид с двудольных на подсемейства Phytoptinae и Sierraphytoptinae. Однако, на наш взгляд, классификация на основе особенностей морфотипа приводит к тому, что система фитоптид не отражает их филогению. Действительно, скрытоживущие фитоптины и открытоживущие сьеррафитоптины, обитающие на близкородственных

растениях-хозяевах, вполне могут формировать обособленные монофилетические группы. Наличие двух разных морфотипов фитоптид на близких видах растений-хозяев мы рассматриваем как свидетельство параллельной эволюции фитоптид на разных кладах двудольных. Если это предположение верно, то разделение сем. Phytoptidae на фитоптин и сьеррафитоптин искусственно, а род *Phytoptus* в этом случае парафилетический. К таким же выводам мы пришли ранее относительно габитуального подразделения на подсемейства обширного сем. Eriophyidae в ходе анализа паразито-хозяинных связей четырехногих клещей с розоцветными (Сухарева и др., 2017).

Построение естественной системы надсем. Eriophyoidea и системы фитоптид в частности – одна из давно назревших проблем в систематике четырехногих клещей. Сейчас понятно, что на основании только морфологического критерия невозможно адекватно реконструировать филогенез Eriophyoidea. Основные причины этого – предельно упрощенное строение четырехногих клещей, обилие гомопластических признаков и отсутствие морфологических маркеров, не подверженных гомоплазии. Можно констатировать, что очень скоро эриофиоидеи пополнят список групп, в изучении которых важное место займут методы молекулярной филогении и систематики. Ближайшим этапом на пути реконструкции филогенеза Eriophyoidea мы видим завершение начатой нами ранее работы по выявлению базальной дивергенции Eriophyoidea и построению молекулярной филогении фитоптид (Chetverikov et al., 2015).

Фрагментарность данных по фитоптидам определяет необходимость продолжения целенаправленного сбора материала по этой группе. Особое внимание следует обратить на представителей реликтовых и трансформационных флор, в том числе на таксоны растений, филогенетически близкие к тем, что уже известны как хозяева фитоптид. Например, среди видов рода *Alnus* есть не обследованные на предмет эриофиоидных клещей эндемичные виды с узколокальными ареалами в Юго-Восточной Азии и Северной Америке. Это виды подрода *Cremastogyne* из Китая и Гималаев и виды подрода *Cleithropsis* из Южного Китая, Японии и с запада Северной Америки (Chen, Li, 2004). Два рода, входящие в подсем. Tilioidea и имеющие узколокальные ареалы, *Mortoniodendron* в Центральной Америке и *Craigia* в Юго-Восточной Азии (Nyffeler et al., 2005), несомненно, также заслуживают внимания. Дальнейшие поиски фитоптид на эндемичных древесных породах в горных экосистемах Южной Африки, Юго-Восточной Азии и Южной Америки с большой вероятностью принесут новые находки фитоптид. И наконец, интересные результаты могут быть получены в ходе сравнительного анализа фауны фитоптид с однодольных и двудольных. Пока нет ясного представления о том, монофилетичны ли группировки фитоптид на этих двух крупных кладах цветковых или фитоптиды неоднократно меняли хозяев, переходя с двудольных на однодольные и обратно. Вероятно, ответить на этот вопрос помогут будущие молекулярно-филогенетические исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках программы РАН (АААА-А19-119020790133-6) при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-00127).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басаргин Е. А. 2007. Эколого-демографическая характеристика ценопопуляций *Potentilla bifurca* L. Экология **5**: 350–354. https://elibrary.ru/item.asp?id=9553583

Краснов А. Н. 1888. Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. Записки Русского географического общества **19**: 1–413.

Пономарева Р. Е. 1978. Четырехногие клещи орехово-плодовых лесов Киргизии. Фрунзе: Илим. 74 с.

Сухарева С. И., Четвериков Ф. Е. 2013. Морфологические преобразования при переходе от протогинной к дейтогинной форме самок у четырехногих клещей (Acari: Eriophyoidea). Вестник Санкт-Петербургского университета **3** (1): 3–15. https://elibrary.ru/item.asp?id=18894148

Сухарева С. И., Паутов А. А., Додуева И. Е., Четвериков Ф. Е. 2017. Четырехногие клещи (Acariformes, Eriophyoidea) на розоцветных (Rosaceae): таксономическое разнообразие, паразито-хозяинные отношения и способность к галлогенезу. Энтомологическое обозрение **96** (4): 854–871. https://elibrary.ru/item.asp?id=30738756

Amrine J. W., Stasny T. A., Flechtmann C. H. W. 2003. Revised Keys to the World Genera of the Eriophyoidea (Acari: Prostigmata). Michigan: Indira Publishing House. 244 p.

Bagnjuk I. G., Sukhareva S. I., Shevchenko V. G. 1998. Major trends in the evolution of four-legged mites as a specialized group (using families Pentasetacidae Shev., Nalepellidae Roiv. and Phytoptidae Murray (Acari: Tetrapodili) as examples). Acarina **6** (1–2): 59–76.

Boczek J., Shevchenko V. G., Davis R. 1989. Generic key to world fauna of eriophyoid mites (Acarida: Eriophyoidea). Warsaw: Agricultural University Press, 190 p.

Bolton S. J., Chetverikov P. E., Klompen H. 2017. Morphological support for a clade comprising two vermiform mite lineages: Eriophyoidea (Acariformes) and Nematalycidae (Acariformes). Systematic and Applied Acarology **22** (8): 1096–1131. https://doi.org/10.11158/saa.22.8.2

Byng J. W., Chase M. W., Christenhusz M. J., Fay M. F., Judd W. S., Mabberley D. J., Sennikov A. N., Soltis D. E., Soltis P. S., Stevens P. F., Briggs B., Brockington S., Chautems A., Clark J. C., Conran J., Haston E., Möller M., Moore M., Olmstead R., Perret M., Skog L., Smith J., Tank D., Vorontsova M., Weber A. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society **181** (1): 1–20. https://elibrary.ru/item.asp?id=27144541, https://doi.org/10.1111/boj.12385

Chen Z., Li J. 2004 Phylogenetics and biogeography of *Alnus* (Betulaceae) inferred from sequences of nuclear ribosomal DNA its region. International Journal of Plant Sciences **165** (2): 325–335.

Chetverikov P. E., Craemer C. 2016. Sierraphytoptines (Eriophyoidea: Phytoptidae) from relict eudicots: reassignment of *Sierraphytoptus taiwanensus* to a new genus *Solenoplatilobus* and refinement of generic diagnosis of *Austracus*. Systematic and Applied Acarology **21** (6): 745–758. https://elibrary.ru/item.asp?id=27155016, https://doi.org/10.11158/saa.21.6.3

Chetverikov P. E., Cvrković T., Makunin A., Sukhareva S., Vidović B., Petanović R. 2015. Basal divergence of Eriophyoidea (Acariformes, Eupodina) inferred from combined partial COI and 28S gene sequences and CLSM genital anatomy. Experimental and Applied Acarology **67** (2): 219–245. https://elibrary.ru/item.asp?id=24946574, https://doi.org/10.1007/s10493-015-9945-9

Coates-Palgrave K., Drummond R. B., Moll E. J., Coates-Palgrave M. 2002. Trees of Southern Africa. Cape Town: Struik Publishers, 1212 p.

Cvrković T., Chetverikov P., Vidović B., Petanović R. 2016. Cryptic speciation within *Phytoptus avellanae* s. l. (Eriophyoidea: Phytoptidae) revealed by molecular data and observations on molting *Tegonotus*-like nymphs. Experimental and Applied Acarology **68**: 83–96. https://elibrary.ru/item.asp?id=26809125, https://doi.org/10.1007/s10493-015-9981-5

Douda J., Doudova J., Drasnarova A., Kunes P., Hadincova V., Krak K., Zakravsky P., Mandac B. 2014. Migration patterns of subgenus *Alnus* in Europe since the last glacial maximum: a systematic review. PLOS ONE **9** (2): 688–709. https://elibrary.ru/item.asp?id=24500989, https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088709

Ex S. A., DeRose R. J., Long J. N. 2011. Stand development and population dynamics of curlleaf mountain mahogany (*Cercocarpus ledifolius* Nutt.) woodlands in Utah's Bear River Mountains. Western Journal of Applied Forestry **26** (4): 183–188. https://doi.org/10.1093/wjaf/26.4.183

Gehrke B., Bräuchler C., Romoleroux K., Lundberg M., Heubl G., Eriksson T. 2008. Molecular phylogenetics of *Alchemilla*, *Aphanes* and *Lachemilla* (Rosaceae) inferred from plastid and nuclear intron and spacer DNA sequences, with comments on generic classification. Molecular Phylogenetics and Evolution **47**: 1030–1044. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.03.004

Hügin G. 2006. Die Gattung *Alchemilla* im Schwarzwald und seinen Nachbargebirgen (Vogesen, Nord-Jura, Schwäbische Alb). In: Berichte der Botanischen Arbeitsgemeinschaft Südwestdeutschland Karlsruhe. Beiheft **2.** Karlsruhe: Botanische Arbeitsgemeinschaft Südwestdeutschland, p. 2–18.

Grimm G. W., Renner S. S. 2013. Harvesting Betulaceae sequences from Genbank to generate a new chronogram for the family. Botanical Journal of the Linnean Society **175**: 465–477. https://doi.org/10.1111/boj.12065

Hall C. C. Jr. 1967. The Eriophyoidea of Kansas. The University of Kansas Science Bulletin **XLVII** (9): 601–675.

Heenan P. B., Smissen R. D. 2013. Revised circumscription of *Nothofagus* and recognition of the segregate genera *Fuscospora*, *Lophozonia* and *Trisyngyne* (Nothofagaceae). Phytotaxa **146** (1): 1–31. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.146.1.1

Howard T. M. 1973. Studies in the ecology of *Nothofagus cunninghamii* Oerst. I. Natural regeneration on the Mt. Donna Buang massif, Victoria. Australian Journal of Botany **21**: 67–78. https://doi.org/10.1071/BT9730067

Huang S. F., Lin T. P. 2006. Migration of *Trochodendron aralioides* (Trochodendraceae) in Taiwan and its adjacent areas. Botanical Studies **47**: 83–88.

Keifer H. H. 1939. Eriophyid studies III. Bulletin of the California Department of Agriculture **28**: 144–163.

Keifer H. H. 1944. Eriophyid Studies XIV. Bulletin of the California Department of Agriculture **33**: 18–38.

Klimov P. B., O'Connor B. M., Chetverikov P. E., Bolton S. J., Pepato A. R., Mortazavi A. L., Tolstikov A. V., Bauchan G. R., Ochoa R. 2018. Comprehensive phylogeny of acariform mites (Acariformes) provides insights on the origin of the four-legged mites (Eriophyoidea), a long branch. Molecular Phylogenetics and Evolution **119**: 105–117. https://elibrary.ru/item.asp?id=31041166, https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.10.017

Kurtto A., Uotila P., Sennikov A. 2009. *Alchemilla* in Mediterranean Europe as revealed by Atlas Florae Europaeae. Bocconea **23**: 221–235.

Levin D. A. 2000. The Origin, Expansion, and Demise of Plant Species. New York–London: Oxford University Press, 230 p. https://elibrary.ru/item.asp?id=9999958

Li H., Tsuchimoto S., Harada K., Yamasaki M., Sakai H., Wada N., Alipour A., Sasai T., Tsunekawa A., Tsujkumoto H., Ando T., Tomemori H., Sato S., Hirakawa H., Quintero V., Zamarripa A., Santos P., Hegazy A., Ali A. M., Fukui K. 2017. Genetic tracing of *Jatropha curcas* L. from its Mesoamerican origin to the World. Frontiers in Plant Science **8**: 1539. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01539

Manson D. C. M. 1984. Eriophyinae (Arachnida: Acari: Eriophyoidea). Fauna of New Zealand № 5. Wellington: Department of Science and Industrial Research, 123 p.

Metkalfe D. J. 2005. Biological flora of the British Isles. *Hedera helix* L. Journal of Ecology (British Ecological Society) **93** (3): 632–648.

Nalepa A. 1890. Zur Systematik der Gallmilben. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse **99** (2): 40–69.

Nalepa A. 1918. Neue Gallmilben, Fortsetzung 36. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften Wien **55**: 351–352.

Nalepa A. 1920. Die Phytoptocecidien von *Tilia* und ihre Erzeuger. Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien **70**: 49–68.

Nyffeler R., Bayer C., Alverson W. S., Yen A., Whitlock B. A., Chase M. W., Baum D. A. 2005. Phylogenetic analysis of the Malvadendrina clade (Malvaceae s. l.) based on plastid DNA sequences. Organisms Diversity and Evolution **5**: 109–123. https://doi.org/10.1016/j.ode.2004.08.001

Paule J., Sharbel T. F., Dobeš C. 2011. Apomictic and sexual lineages of the *Potentilla argentea* L. group (Rosaceae): cytotype and molecular genetic differentiation. Taxon **60** (3): 721–732. https://doi.org/10.1002/tax.603008

Petanović R. 1988. Eriophidne grinje u Jugoslaviji. Beograd: Naucna knjiga, 159 p.

Pfeil B. E., Brubaker C. L., Craven L. A., Crisp M. D. 2002. Phylogeny of *Hibiscus* and the tribe Hibisceae (Malvaceae) using chloroplast DNA sequences of ndhF and the rp116 intron. Systematic Botany **27** (2): 333–350. https://doi.org/10.1043/0363-6445-27.2.333

Pigg K. B., Wehr W. C., Ickert-Bond S. M. 2001. *Trochodendron* and *Nordenskioldia* (Trochodendraceae) from the middle Eocene of Washington State, USA. International Journal of Plant Sciences **162** (5): 1187–1198. https://doi.org/10.1086/321927

Sidorchuk E. A., Schmidt A. R., Ragazzi E., Roghi G., Lindquist E. 2015. Plant-feeding mite diversity in Triassic amber (Acari: Tetrapodili). Journal of Systematic Palaeontology **13** (2): 129–151. https://elibrary.ru/item.asp?id=23962154, https://doi.org/10.1080/14772019.2013.867373

Redzic S. 1994. Morphological variability, ecological, chorologic and phenological characteristics of the populations of the species *Potentilla tommasiana* F. W. Schultz in Bosnia and Herzegovina. Studia Botánica **12**: 219–235.

Soika G., Kozak M. 2011. Problems with the taxonomy of *Phytoptus tetratrichus* Nalepa 1890 (Acari: Eriophyoidea inhabiting *Tilia* spp.: Analysis based on morphological variation among individuals. Zootaxa **2988**: 37–52. https://doi.org/10.11646/zootaxa.2988.1.3

Shevchenko V. G., Bagnyuk I. G., Sukhareva S. I. 1991. A new family of Pentasetacidae (Acariformes, Tetrapodili) and its role in treatment of the origin and evolution of the group. Zoologicheskii Zhurnal **70** (5): 47–53.

Staudt G. 1989. The species of *Fragaria*, their taxonomy and geographical distribution. Acta Horticultura **265**: 23–34.

Stevens P. F. 2001. Angiosperm Phylogeny Website. Version 12 (accessed 20/06/2018) http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/

Sukhareva S. I. 1994. Family Phytoptidae Murray, 1877 (Acari: Tetrapodili), its consisting, structure and suggested ways of evolution. Acarina **2** (1–2): 47–72.

Svenning J. C., Normand S., Kageyama M. 2008. Glacial refugia of temperate trees in Europe: insights from species distribution modeling. Journal of Ecology **96**: 1117–1127. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01422.x
Tang Y., Zhuge R. 1996. Geographical distribution of *Tilia* Linn. Acta Phytotaxonomica Sinica **34** (3): 254–264.
Topel M., Antonelli A., Yesson C., Eriksen B. 2012. Past climate change and plant evolution in Western North America: A case study in Rosaceae. PLOS ONE **7** (12): e50358. https://elibrary.ru/item.asp?id=20895342, https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050358
van Hinsbergen D. J. J., Edwards D. J. J., Govers R. (Eds) 2009. Collision and Collapse at the Africa–Arabia–Eurasia Subduction Zone. London: Geological Society, special publication 311. 369 p.
Yembaturova E. Y., van Wyk B. E., Tilney P. M. 2009. A review of the genus *Curtisia* (Curtisiaceae). Bothalia **39** (1): 87–96. https://elibrary.ru/item.asp?id=15306545, https://doi.org/10.4102/abc.v39i1.232
Zhou L., Su Y. C., Thomas D. C., Saunders R. M. 2012. 'Out-of-Africa' dispersal of tropical floras during the Miocene climatic optimum: evidence from *Uvaria* (Annonaceae). Journal of Biogeography **39** (2): 322–335. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02598.x

ADAPTIVE RADIATION OF THE FOUR-LEGGED MITES (ACARIFORMES, ERIOPHYOIDEA) ON DICOTYLEDONS: HOST-PARASITE RELATIONSHIPS AND ABILITY OF INDUCING GALLOGENESIS

S. I. Sukhareva, F. E. Chetverikov

Key words: eriophyoids, dicotyledons, galls, Rosaceae, Betulaceae

SUMMARY

Mites of this family Phytoptidae (Acariformes, Eriophyoidea) are represented on dicotyledons by 31 species of two subfamilies: Phytoptinae (1 genus, 19 species) and Sierraphytoptinae (7 genera, 12 species). Most phytoptid species that are capable for inducing various growth abnormalities on plants (galls, felt, bud growth, and other injuries) belong to the subfamily Phytoptinae. The analysis of quantitative traits has shown that no groups of phytoptid species associated with dicotyledons can be identified based on currently available morphometrical characters. Correlation between ornamentation of the prodorsal shield, presence/absence of tibial solenidion, and geographical distribution of phytoptid mites is analyzed, and groups of phytoptine species with similar topography of the prodorsum are discussed. An analysis of the host association of phytoptids from dicotyledons revealed no cophylogenetic patterns. Additionally, many hosts of phytoptids are narrow-range endemics and relicts. It has been suggested that phytoptids have originated in the Southern hemisphere or in the tropics. The current classification of phytoptids is probably artificial; it does not reflect the phylogeny of this group and needs a revision based on molecular phylogenetic methods.

УДК 92

ПАМЯТИ МАРИИ АЛЕКСАНДРОВНЫ БУЛЫГИНСКОЙ (1928–2019)

© 2020 г. И. В. Шамшев, [1*] И. Я. Гричанов, [2] Ф. А. Карлик [2***]**

IN MEMORIAM: MARIYA ALEKSANDROVNA BULYGINSKAYA (1928–2019)

I. V. Shamshev, I. Ya. Grichanov, F. A. Karlik

[1] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: shamshev@mail.ru
[2] Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия
**e-mail: grichanov@mail.ru, ***e-mail: karlikfa@yandex.ru

Поступила в редакцию 2.07.2020 г.
После доработки 5.08.2020 г.
Принята к публикации 5.08.2020 г.

DOI: 10.31857/S036714452003017X

12 января 2019 г. на 91-м году ушла из жизни Мария Александровна Булыгинская – доктор биологических наук, профессор, посвятившая всю свою жизнь служению науке во Всероссийском научно-исследовательском институте защиты растений (ВИЗР). Мария Александровна была очень известным человеком среди отечественных биологов благодаря не только ее научным достижениям, но и удивительным человеческим качествам, объединявшим вокруг нее людей разных возрастов, профессий и общественного положения, для которых ее уход – большая личная потеря.

Мария Александровна родилась 8 июля 1928 г. в Гатчине (в то время Троцк) Ленинградской области. Ее дед по материнской линии, христианский писатель, миссионер и протоиерей Русской православной церкви Иоанн Вуколович Смолин до революции 1917 г. служил в храме Спаса на Крови в Санкт-Петербурге, а с 1921 г. и до самой смерти в 1927 г. – в соборе Покрова Божией Матери в Гатчине. Отец Марии Александровны, Александр Иванович Носов, был родом из Пронска Рязанской области.

Он работал в Ленинградской лесотехнической академии заведующим кафедрой ремонта и монтажа лесных машин; в 1930-е годы был уволен, но избежал репрессий и был восстановлен в должности, участвовал в советско-финской и Великой Отечественной войнах. Мать М. А. Булыгинской, Мария Ивановна Смолина (девичья фамилия М. А.), родилась в Петербурге, работала в школе учителем русского языка и литературы.

Родители Марии Александровны жили на севере Ленинграда, их дом находился напротив железнодорожной станции Удельная. По ее воспоминаниям, в предвоенные годы это была живописная провинциальная окраина – с парком, где летом собирали грибы, а зимой катались на лыжах, с огромными старинными дубами и прудом, где можно было купаться. Именно с этим местом была связана почти вся жизнь Марии Александровны. Позднее ее семья получила квартиру в доме у парка Сосновка, недалеко от Удельной.

В июне 1941 г. Мария Александровна, ее сестра и мать вместе с другими семьями сотрудников Лесотехнической академии были эвакуированы в Пермский край (в то время Молотовская область). В Ножевской школе Еловского р-на она окончила 8-й класс. В сентябре 1944 г. Мария Александровна вернулась в Ленинград и продолжила обучение в 118-й средней школе.

В 1946 г. Мария Александровна поступила в Ленинградский государственный университет на биологический факультет. В 1951 г. на кафедре зоологии позвоночных она защитила дипломную работу, которая была посвящена разведению голубого песца в условиях клеточного содержания, и получила диплом с отличием. Уже студенткой Мария Александровна выделялась среди сокурсников своей активной жизненной позицией и невероятным трудолюбием. В ее выпускной характеристике написано: «…принципиальная, выдержанная, чуткая к окружающим комсомолка, М. А. Булыгинская завоевала заслуженный авторитет среди товарищей и уважение со стороны преподавателей». В 1949 г. Мария Александровна вышла замуж за Дмитрия Григорьевича Булыгинского, впоследствии научного сотрудника Физико-технического института имени А. Ф. Иоффе, и родила сына Сергея, ставшего геофизиком и долгое время работавшего в Магадане и Апатитах. В 1952 г. Мария Александровна по рекомендации Ученого совета биологического факультета поступила в аспирантуру Всесоюзного института защиты растений (ВИЗР). Вся ее дальнейшая жизнь и научная деятельность были связаны с этим учреждением, где она работала в течение 48 лет.

Мария Александровна была аспиранткой в лаборатории прогнозов размножения массовых вредителей сельскохозяйственных культур (в настоящее время – лаборатория фитосанитарной диагностики и прогнозов), которой заведовал ее научный руководитель профессор Илья Яковлевич Поляков. Основной задачей зоологов ВИЗР в те годы было создание методик прогнозов распространения вредных грызунов для эффективной борьбы с ними в разных регионах СССР. Мария Александровна изучала различные аспекты жизнедеятельности большой песчанки – массового вредителя сельскохозяйственных культур в Южном Узбекистане. В 1955 г. она успешно защитила кандидатскую диссертацию «Экологическое обоснование прогноза численности большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) и мероприятия по борьбе с нею в Южном Узбекистане». За год до защиты у нее родилась дочь Наталья, впоследствии научный сотрудник Зоологического института РАН Наталья Дмитриевна Войнович.

После защиты диссертации Мария Александровна оставила исследования по вредным грызунам и перешла в лабораторию энтомологии, а позже – во вновь созданную

лабораторию стерилизации насекомых и аттрактантов, которой руководил профессор Евгений Маркович Шумаков. Эта лаборатория стала для нее родной на многие годы. Работа Марии Александровны получила широкую известность благодаря началу в СССР в 1962 г. исследований с целью разработки методов половой стерилизации вредных чешуекрылых и, несколько позже, изучения феромонов насекомых. В 1982 г. она успешно защитила докторскую диссертацию на тему «Химическая стерилизация насекомых и пути ее применения в защите растений», а в 1991 г. ей было присвоено ученое звание «профессор» по специальности «Энтомология».

Мария Александровна была одной из ярчайших фигур среди научных сотрудников ВИЗР и как ученый, и как личность. Долгие годы она была членом Ученого и Специализированного советов ВИЗР. После реорганизации подразделений ВИЗР в конце 1990-х гг. Мария Александровна вернулась в лабораторию фитосанитарной диагностики и прогнозов, где продолжила исследования по половым феромонам чешуекрылых и технологиям их применения для фитосанитарного мониторинга. Она не забывала институт и после выхода на пенсию, всегда с радостью откликаясь на юбилейные и праздничные приглашения.

Особое место в работе и жизни Марии Александровны занимало обучение аспирантов. Она руководила подготовкой 27 кандидатских диссертаций, двое ее учеников впоследствии стали докторами наук, а один – академиком. Среди них – кандидаты биологических наук Л. Л. Аншелиевич, Т. А. Белоусова, Л. О. Варданян, Н. В. Велчева, В. М. Калинкин, Н. И. Кожанова, Н. В. Лазуркина, Е. И. Овсянникова, Р. Ф. Папиян, М. Пастор, М. М. Порсаев, Л. Ф. Радыгина, Г. Д. Чугунова, И. В. Шамшев, доктора биологических наук И. Я. Гричанов и Ф. Н. Настас, академик М. Д. Вронских. Мария Александровна была очень востребованным оппонентом кандидатских и докторских диссертаций благодаря ее эрудиции и глубоким биологическим знаниям, а также неизменным объективности и тактичности ее критических замечаний.

Значительную часть исследований Мария Александровна проводила в экспедициях, без которых в советское время работа в ВИЗРе представлялась невозможной. Первый экспедиционный опыт она получила уже в университете, выполняя курсовые работы в Мурманской обл., а затем в аспирантуре, работая с группой зоологов в Южном Узбекистане. В последующих поездках по Средней Азии у нее сложились тесные и теплые отношения с коллегами из Алма-Аты, Ташкента, Душанбе и Ашхабада. Первая энтомологическая экспедиция Марии Александровны проходила в Азербайджане, где она изучала биологию мальвовой моли *Pexicopia malvella* (Hübner). Однако основным и самым любимым местом ее полевых работ был Крым (Крымский опорный пункт ВИЗР, с. Доброе), куда она регулярно выезжала вместе с сотрудниками лаборатории стерилизации насекомых и аттрактантов на протяжении многих лет.

Мария Александровна опубликовала более 130 научных работ. Она была активным членом Всесоюзного (теперь Русского) энтомологического общества, ответственно выполняя обязанности казначея, регулярно выступала с докладами на съездах и заседаниях Совета общества.

Мария Александровна была очень разносторонней личностью. Она прекрасно знала художественную и историческую литературу, собрала большую домашнюю библиотеку, коллекцию природных минералов, атласов и альбомов. Мария Александровна была заядлым грибником и с началом грибного сезона использовала любую возможность, чтобы отправиться в лес. Приготовленные ею грибы были фирменным блюдом

на дружеских вечерах у нее дома или в институте. Настоящей страстью Марии Александровны были путешествия и экскурсии. Ей удалось побывать в десятках стран на всех континентах, с каждой из которых у Марии Александровны были связаны интересные воспоминания, а иногда и настоящие приключения. Из каждой поездки она привозила десятки катушек с фотопленками, на которых была запечатлена природная и культурная экзотика дальних стран. Эти фотоотчеты Марии Александровны о своих путешествиях с показами диапозитивов собирали большие аудитории ее коллег и друзей в институте и у нее дома. С ее именем в ВИЗРе было связано множество институтских легенд.

Всем, кто общался близко с Марией Александровной, хорошо известны ее поэтические способности, позволявшие ей всего за несколько минут сочинить дружеское веселое стихотворение или эпиграмму. Сборник избранных стихов Марии Александровны был издан в ВИЗРе. До конца жизни она регулярно посещала исторические лекции в Эрмитаже, очень любила бардовские песни и сама их неплохо пела. У нее в гостях бывали известные ленинградские барды Б. П. Полоскин и Е. И. Клячкин.

Мария Александровна была своеобразным и обаятельным человеком, с очень независимым характером, с большим постоянством в привычках, общительная и доброжелательная. Она была интересным рассказчиком с оригинальным чувством юмора, любила находить забавный рассказ из прошлого, ценила хорошую шутку. Вместе с тем, Мария Александровна была простым и скромным человеком, очень любила общение с друзьями, умела находить для этого время и всегда была готова поддержать их в трудной ситуации. Своей неординарностью она всегда привлекала к себе многих людей, как приезжавших в ВИЗР, так и встречавшихся во время ее многочисленных путешествий, экспедиций и командировок.

Мария Александровна прожила долгую, насыщенную событиями жизнь, родила сына и дочь. Ей довелось пережить трудные военные и послевоенные годы, быть свидетелем радикальных социальных перемен. В то же время, ей посчастливилось заниматься любимым делом, дружить со многими интересными людьми и увидеть своих правнуков.

Мария Александровна похоронена на Северном кладбище Санкт-Петербурга. Всем, кто ее знал, она запомнилась своей увлеченностью, высочайшим профессионализмом, общей культурой и интеллигентностью во всем. Многих она одарила радостью настоящей бескорыстной дружбы. Мария Александровна оставила о себе самую светлую память.

Авторы благодарны Н. Д. Войнович, прочитавшей рукопись и сделавшей ряд важных замечаний и уточнений.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ НАУЧНЫХ РАБОТ М. А. БУЛЫГИНСКОЙ

1954

Булыгинская М. А. 1954. Прогнозы численности большой песчанки. В кн.: А. Ф. Крышталь (ред.). 3-я экологическая конференция. Тезисы докладов. Ч. 3. Киев: Киевский государственный университет им. Т. Г. Шевченко, с. 15–18.

Поляков И. Я., Булыгинская М. А., Гладкина Т. С., Мокеева Т. М. 1954. Система мероприятий по борьбе с большой песчанкой и краснохвостой песчанкой — вредителями пастбищ Средней Азии. В кн.: И. В. Ларин (ред.). Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М.; Л.: Издательство АН СССР, с. 256–278.

1955

Булыгинская М. А. 1955. Экологическое обоснование прогноза численности большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) и мероприятия по борьбе с нею в Южном Узбекистане. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Л.: Всесоюзный институт защиты растений, 23 с.

1956

Булыгинская М. А., Владимиров В. Л., Марков Г. С. 1956. Материалы по динамике гельминтофауны большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) в Узбекистане. Вестник Ленинградского университета. Серия Биология **9** (2): 62–72.

1958

Булыгинская М. А. 1958. О восстановлении численности большой и краснохвостой песчанок после истребительных мероприятий. В кн.: Биологические основы борьбы с грызунами. М., с. 201–202. (Труды Всесоюзного института защиты растений, т. **12**).

Булыгинская М. А., Поляков И. Я. 1958. О размножении большой песчанки в пустынных районах южного Узбекистана. В кн.: Биологические основы борьбы с грызунами. М., с. 18–33. (Труды Всесоюзного института защиты растений, т. **12**).

1959

Булыгинская М. А., Владимиров В. Л., Марков Г. С. 1959. Гельминты песчанок Узбекистана с описанием нового рода филярий, возрастных и сезонных изменений гельминтофауны большой песчанки. Труды гельминтологической лаборатории АН СССР **9**: 54–58.

1961

Булыгинская М. А. 1961. Отчет о Седьмой энтомологической конференции Британского содружества наций (6–15 июля 1960). Энтомологическое обозрение **40** (4): 942–944.

Булыгинская М. А., Брянцева И. Б. 1961. Распространение, условия развития и некоторые биологические особенности мальвовой моли в различных районах Закавказья. Бюллетень Всесоюзного института защиты растений **3**–**4**: 40–45.

1962

Булыгинская М. А. 1962. Распространение мальвовой моли *Pectinophora malvella* Hb. (Lepidoptera, Gelechiidae) в Закавказье и развитие ее на различных видах мальвовых растений. Энтомологическое обозрение **41** (3): 516–531.

Брянцева И. Б., Булыгинская М. А., 1962. О биологических формах мальвовой моли. В кн.: Вопросы экологии наземных беспозвоночных. По материалам 4-й экологической конференции. Т. 7. М.: Высшая школа, с. 17–19.

1963

Булыгинская М. А. 1963. К вопросу о возможности использования гамма-лучей для половой стерилизации мальвовой моли (*Pectinophora malvella* Hb.). В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Пятое совещание Всесоюзного энтомологического общества (Ташкент, сентябрь 1963): тезисы докладов. М.; Л.: Издательство АН СССР, с. 76–78.

1965

Булыгинская М. А. 1965. О перспективах борьбы с некоторыми вредными чешуекрылыми методом половой химической стерилизации. Энтомологическое обозрение **44** (4): 738–749.

Шумаков Е. М., Булыгинская М. А., Кропачева А. А. 1965. Использование производных этиленимина для половой стерилизации некоторых вредных чешуекрылых. В кн.: А. В. Кирсанов (ред.). IX Менделеевский съезд по общей и прикладной химии. Секция химических средств регулирования роста и защиты растений. Т. 2. М.: Наука, с. 270–272.

1966

Шумаков Е. М., Булыгинская М. А. 1966. Половая стерилизация как метод борьбы с вредными насекомыми (вступительная статья). В кн.: Б. И. Рукавишников. Половая стерилизация как метод борьбы с вредными насекомыми. М.: ВИНТИСК, с. 3–13.

Шумаков Е. М., Булыгинская М. А., Кропачева А. А. 1966. Активность этилениминных соединений как хемостерилянтов для чешуекрылых. Химия в сельском хозяйстве **5**: 22–25.

1967

Булыгинская М. А., Иванова Т. В., Чугунова Г. Д. 1967. Действие цитостатических веществ на гонады некоторых чешуекрылых (Lepidoptera). Энтомологическое обозрение **46** (3): 569–582.

Шумаков Е. М., Булыгинская М. А. 1967. Половая стерилизация как метод борьбы с вредными насекомыми (обзор). В кн.: Н. А. Чупеев (ред.). Защита сельскохозяйственных культур от вредителей, болезней и сорняков. М.: ВИНТИСК, с. 54–65.

1968

Булыгинская М. А. 1968. Действие антибиотиков на насекомых (информация). Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство **12**: 53–55.

Булыгинская М. А. 1968. Симпозиум по стерилизации вредных насекомых на XIII Международном энтомологическом конгрессе (информация). Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство **12**: 58.

Булыгинская М. А., Грузова М. Н. 1968. Chemical sterilization as a pest control method. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Резюме докладов XIII Международного энтомологического конгресса (Москва, 2–9 августа 1968 года). Л.: Наука, с. 41.

Булыгинская М. А., Иванова Т. В. 1968. К вопросу о борьбе с некоторыми чешуекрылыми методом химической стерилизации. В кн.: Я. П. Циновский (ред.). Биологический метод борьбы с вредителями растений. Рига: Зинатне, с. 309–314.

1969

Булыгинская М. А. 1969. Вопросы сельскохозяйственной энтомологии на XIII Международном энтомологическом конгрессе (информация). Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство **2**: 51–53.

Булыгинская М. А. 1969. Физиологическое действие хемостерилянтов на насекомых (реферат). Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство **1**: 42–44.

Булыгинская М. А. 1969. Химическая и лучевая стерилизация вредных насекомых. Защита растений **3**: 17–18.

Булыгинская М. А. 1969. Химическая стерилизация в борьбе с вредными насекомыми. Энтомологическое обозрение **48** (2): 431–433.

Булыгинская М. А., Брянцева И. Б. 1969. Избирательная реакция бабочек мальвовой моли *Pectinophora malvella* Hb. (Lepidoptera) при откладке яиц. Энтомологическое обозрение **48** (1): 57–60.

1970

Булыгинская М. А., Вронских М. Д. 1970. Хемостерилянты насекомых. Успехи химии **39** (11): 2025–2049.

Булыгинская М. А., Грузова М. Н. 1970. Действие производных этиленимина на синтез РНК в оогенезе яблонной плодожорки. В кн.: К. В. Скуфьин (ред.). VI съезд Всесоюзного энтомологического общества, Воронеж, 17-23 августа 1970: аннотации докладов. Воронеж: Центрально-Черноземное книжное издательство, с. 29–30.

Булыгинская М. А., Иванова Т. В., Искварина С. С., Чугунова Г. Д. 1970. Действие хемостерилянтов на конкурентную способность самцов некоторых чешуекрылых при оплодотворении самок. Энтомологическое обозрение **49** (4): 756–765.

Булыгинская М. А., Сметник А. И. 1970. Методы лучевой и химической стерилизации вредителей сельскохозяйственных культур. Отчет о поездке в США. М.: ВНИИТЭИСХ, 58 с.

Булыгинская М. А., Сметник А. И. 1970. Развитие защиты растений в США. Защита растений **7**: 49–52.

Булыгинская М. А., Соколова Д. В. 1970. Сравнение лабораторных и природных популяций яблонной плодожорки. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Доклады на 22-м ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского, 14 апреля 1969 г. Л.: Наука, с. 3–12.

Шумаков Е. М., Булыгинская М. А., Федоринчик Н. С., Щепетильникова В. А. 1970. Развитие биологических методов защиты растений. Сельскохозяйственная биология **5** (2): 251–258.

Bulyginskaya M. A. 1970. Sterilization of the codling moth (*Laspeyresia pomonella* L.) as a method of its control. In: Congres International de la protection des plantes VII. Paris. Summaries of papers. Congrès-Services, Ampelot, Brionne, p. 444.

Bulyginskaya M. A., Vronskikh M. D. 1970. Insect chemosterilants. Russian Chemical Reviews **39** (11): 964–976.

1971

Булыгинская М. А. 1971. Видовой состав совок, встречающихся на хлопчатнике в Южном Таджикистане. Труды Всесоюзного института защиты растений **32** (1): 41–47.

Булыгинская М. А. 1971. Вопросы стерилизации насекомых на VII Международном конгрессе по защите растений (информация). Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство **5**: 44–48.

Булыгинская М. А. 1971. Применение производных этиленимина для половой стерилизации яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. В кн.: А. Шоймер (ред.). Биологические методы защиты плодовых и овощных культур от вредителей, болезней и сорняков как основы интегрированных систем. Тезисы докладов. Кишинев: МСХ СССР, с. 200–202.

Булыгинская М. А. 1971. Хемостерилянты, гормоны, феромоны, стерилизация насекомых (информация). Защита растений **6**: 53–54.

Булыгинская М. А., Богданова Т. П. 1971. Опыт выпуска стерилизованных самцов яблонной плодожорки в промышленном саду. В кн.: А. Шоймер (ред.). Биологические методы защиты плодовых и овощных культур от вредителей, болезней и сорняков как основы интегрированных систем. Тезисы докладов. Кишинев: МСХ СССР, с. 202–204.

Булыгинская М. А., Богданова Т. П. 1971. Реакция стерилизованных и нормальных самцов яблонной плодожорки (*Laspeyresia pomonella* L.) на половой аттрактант самок. В кн.: А. В. Скиркявичюс (ред.). Хеморецепция насекомых (материалы к I-му Всесоюзному симпозиуму по хеморецепции насекомых). Вильнюс: Институт зоологии и паразитологии АН Литовской ССР, с. 185–189.

1972

Булыгинская М. А. 1972. Материалы по распространению и биологии выемчатокрылой моли *Gelechia magnetella* Stgr. (Lepidoptera, Gelechiidae) в долине Среднего Аракса. Энтомологическое обозрение **51** (4): 716–720.

Булыгинская М. А. 1972. Половая стерилизация яблонной плодожорки (обзор). Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство **1**: 48–51.

Булыгинская М. А., Варданян Л. О. 1972. Половая химическая стерилизация как возможный метод борьбы с восточной плодожоркой *Grapholita molesta* Busck. Бюллетень Всесоюзного института защиты растений **24**: 25–29.

Булыгинская М. А., Вронских М. Д., Чебанов Г. Е. 1972. Половая химическая стерилизация как возможный метод борьбы с 28-точечной картофельной коровкой *Epilachna vigintioctomaculata* Motsch. (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **51** (4): 760–767.

Булыгинская М. А., Грузова М. Н. 1972. Половая химическая стерилизация как метод борьбы с вредными насекомыми. В кн.: П. М. Рафес (ред.). XIII Международный энтомологический конгресс. Москва, 2–9 августа 1968. Труды. Т. 3. Л.: Наука, с. 415–416.

Булыгинская М. А., Чугунова Г. Д. 1972. Возможность применения алкилирующих соединений для половой стерилизации карадрины *Laphygma exigua* Hb. и хлопковой совки *Chloridea obsoleta* F. Труды Всесоюзного института защиты растений **32** (2): 66–73.

Петрушова Н. И., Булыгинская М. А. 1972. Опыт борьбы с яблонной плодожоркой (*Laspeyresia pomonella* L.) методом выпуска стерилизованных самцов. Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада **2** (18): 58–61.

1973

Булыгинская М. А. 1973. Влияние хемостерилянтов на половую активность самцов яблонной плодожорки (*Laspeyresia pomonella* L.) при различных способах стерилизации. Бюллетень Всесоюзного института защиты растений **25**: 24–26.

Булыгинская М. А., Иванова Т. В., Вронских М. Д. 1973. Методические указания по первичной оценке и испытанию хемостерилянтов. Л.: ВИЗР, 24 с.

Грузова М. Н., Кожанова Н. И., Булыгинская М. А. 1973. Действие алкилирующих агентов на оогенез яблонной плодожорки. В кн.: С. Ю. Чекменев (ред.). Материалы совещания по прогрессивным методам борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. Тезисы докладов. М.: ВАСХНИЛ, с. 44–45.

Кожанова Н. И., Грузова М. Н., Булыгинская М. А. 1973. Действие алкилирующих агентов на овариолы яблонной плодожорки. Цитология **15** (8): 985–990.

Чураев И. А., Танский В. И., Кораблева Н. П., Булыгинская М. А. и др. 1973. Вопросы современного состояния защиты растений от вредных организмов: обзорная информация. М.: ВНИИТЭИСХ, 86 с.

Шумаков Е. М., Булыгинская М. А., Богданова Т. П. 1973. Состояние вопроса о борьбе с яблонной плодожоркой методами половой стерилизации. В кн.: С. Ю. Чекменев (ред.). Материалы совещания по прогрессивным методам борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. М.: ВАСХНИЛ, с. 54–56.

1974

Булыгинская М. А. 1974. Метод половой стерилизации в борьбе с яблонной плодожоркой. В кн.: [без ред.]. Биологический метод в комплексной системе мероприятий по защите сельскохозяйственных культур.

Тезисы докладов Всесоюзного семинара. Кишинев, февраль 1974. Кишинев: ВНИИБМЗР. с. 29–31.
Булыгинская М. А. 1974. Распространение молей сем. Gelechiidae в хлопкосеющих и предгорных районах Средней Азии. Известия АН Таджикской ССР. Отдел биологических наук **3**: 64–68.
Булыгинская М. А., Варданян Л. О. 1974. Особенности размножения восточной плодожорки *Grapholita molesta* Busck в районах Черноморского побережья Кавказа. Труды Всесоюзного института защиты растений **40**: 217–225.
Булыгинская М. А., Градинарова Н. В. 1974. Влияние неполной стерилизации бабочек яблонной плодожорки (*Laspeyresia pomonella* L.) на развитие и репродуктивные функции потомков. Труды Всесоюзного института защиты растений **40**: 44–55.
Булыгинская М. А., Иванова Т. В., Вронских М. Д. 1974. Влияние повторных копуляций самок полигамных видов с нормальными и стерилизованными самцами на жизнеспособность яиц. Труды Всесоюзного института защиты растений **40**: 82–93.
Грузова М. Н., Кожанова Н. И., Булыгинская М. А. 1974. Действие алкилирующих агентов на синтез РНК в оогенезе яблонной плодожорки. Бюллетень Всесоюзного института защиты растений **28**: 14–18.
Шумаков Е. М., Булыгинская М. А., Богданова Т. П. 1974. Исследования по разработке метода стерилизации в борьбе с яблонной плодожоркой. Труды Всесоюзного института защиты растений **40**: 18–43.
Bulyginskaya M. A. 1974. Effect of chemosterilants on different insect orders. In: [без ред.]. Regulation of insect reproduction. Libbice, 9–14 September 1974. Abstracts. Praha: Institute of Entomology, Czechoslovak Academy of Sciences, p. 10.
Bulyginskaya M. A. 1974. Studies of the sexual chemical sterilization of insect pest in USSR. In: The Third International Congress of Pesticide Chemistry. Helsinki, 3–9 July 1974. Abstract book. Helsinki: International Union of Pure and Applied Chemistry, p. 391.

1976

Булыгинская М. А. 1976. Разработка генетических методов борьбы с яблонной плодожоркой. В кн.: Тезисы докладов симпозиума по генетическим методам борьбы с вредными насекомыми и клещами. Ереван: АН Армянской ССР, с. 5–7.
Булыгинская М. А., Лазуркина Н. В. 1976. О механизме частичной наследуемой стерильности. В кн.: С. М. Саркисян (ред.). Тезисы докладов симпозиума по генетическим методам борьбы с вредными насекомыми и клещами. Ереван: АН Армянской ССР, с. 12–14.
Щепетильникова В. А., Федоринчик Н. С., Шумаков Е. М., Булыгинская М. А. 1976. Биологический метод борьбы с яблонной плодожоркой в СССР. В кн.: О. Н. Бауер, Н. Н. Смирнов (ред.). Ресурсы биосферы. Вып. 2. Л.: Наука, с. 178–191.

1977

Булыгинская М. А., Аншелиевич Л. Л. 1977. Стерилизация природной популяции яблонной плодожорки в половых ловушках (методические указания). Л.: ВИЗР, 16 с.
Булыгинская М. А., Велчева Н. В. 1977 Действие неполной стерилизации бабочек яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) на репродуктивные функции дочерних поколений. Энтомологическое обозрение **56** (3): 515–528.

1978

Булыгинская М. А., Аншелиевич Л. Л. 1978. Стерилизация природной популяции яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. с помощью половых стерилизующих ловушек. В кн.: А. В. Скиркявичюс (ред.). Хеморецепция насекомых. Т. 3. Вильнюс: Мокслас, с. 141–145.
Булыгинская М. А., Папиян Р. Ф. 1978. Стерилизация хлопковой совки *Chloridea armigera* Hüb. с помощью диматифа. Бюллетень Всесоюзного института защиты растений **43**: 54–58.
Булыгинская М. А., Петрушова Н. И., Богданова Т. Н., Соколова Д. В. и др. 1978. Методическое руководство по разработке генетического способа борьбы с яблонной плодожоркой. Ялта: Государственный Никитский ботанический сад, 36 с.

1979

Булыгинская М. А. 1979. Генетические методы борьбы с яблонной плодожоркой (*Laspeyresia pomonella* L.) в СССР. В кн.: [без ред.]. Экологическое обоснование физической и генетической борьбы с вредителями. Материалы симпозиума. Варна, 17–21 октября 1978. София: ИЗР НРБ, с. 1–7.
Булыгинская М. А., Лазуркина Н. В. 1979. Использование неполной или частичной половой стерильности в борьбе с вредителями сельского хозяйства. В кн.: Итоги науки и техники. Сер. Энтомология. Т. 4. М.: ВИНИТИ, с. 128–161.

Булыгинская М. А., Литвинова Е. М., Лазуркина Н. В. 1979. Природа частичной наследуемой стерильности, индуцированной хемостерилянтами – производными этиленимина у яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. В кн.: Т. А. Ищенко (ред.). Биологически активные вещества в защите растений. М.: Колос, с. 74–80.

Булыгинская М. А., Пастор М. 1979. Стерилизация яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. методами гамма-облучения и контакта с хемостерилянтом. В кн.: Н. А. Корнеев (ред.). Первая Всесоюзная конференция по сельскохозяйственной радиологии. Тезисы докладов. М.: ВАСХНИЛ, с. 203–204.

Петрушова Н. И., Булыгинская М. А. 1979. Результаты разработки и испытаний новых методов борьбы с яблонной плодожоркой в СССР. В кн.: Ю. Н. Фадеев (ред.). Проблемы защиты растений от вредителей, болезней и сорняков. М.: Колос, с. 179–183.

1980

Булыгинская М. А., Борисова А. Е. 1980. Маркировка яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) путем выращивания гусениц на окрашенном субстрате. Энтомологическое обозрение. **59** (2): 254–261.

Булыгинская М. А., Пастор М. 1980. Действие гамма-облучения и химической стерилизации на половую активность самцов яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. и их реакцию на феромон. В кн.: Н. А. Корнеев (ред.). Использование радионуклидов и ионизирующих излучений в защите растений. Алма-Ата: Казахский НИИ защиты растений, с. 88–96.

Булыгинская М. А., Радыгина Л. Ф. 1980. Действие хемостерилянтов на половую активность 28-пятнистой картофельной коровки *Epilachna vigintioctomaculata* Motsch. Бюллетень Всесоюзного института защиты растений **47**: 11–15.

Булыгинская М. А., Филимонов Г. И., Васильев С. В. 1980. Расчеты динамики выпуска стерилизованных самцов яблонной плодожорки в условиях Крыма. Бюллетень Всесоюзного института защиты растений **48**: 21–24.

1981

Булыгинская М. А. 1981. Стерилизация насекомых в природных условиях с помощью ловушек с феромоном. В кн.: Э. Р. Мыттус (ред.). Проблемы практического применения феромонов в защите сельскохозяйственных культур. Тезисы докладов научно-методического совещания. Тарту, 2-5 февраля 1981. Тарту: ВАСХНИЛ, ВИЗР, Проблемный совет «Новые методы», с. 99–101.

Буда В. Г., Булыгинская М. А. 1981. Лабораторные и полевые исследования по влиянию стерилизации на реактивность самцов яблонной плодожорки (*Laspeyresia pomonella* L.) к феромону. В кн.: А. В. Скиркявичюс (ред.). Хеморецепция насекомых. Т. 6. Вильнюс: Мокслас, с. 97–104.

Вронских М. Д., Булыгинская М. А. 1981. Зависимость эффективности новых методов борьбы от биологического потенциала вредных видов насекомых. Бюллетень Всесоюзного института защиты растений **51**: 39–43.

1982

Булыгинская М. А. 1982 Химическая стерилизация насекомых и пути ее применения в защите растений. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Л.: Всесоюзный институт защиты растений, 50 с.

1983

Bulyginskaya M. A., Sokolova D. V. 1983. The effect of long-term laboratory rearing on reproductive functions of the codling moth, *Laspeyresia pomonella* L. (Tortricidae). In: Regulation of Insect Reproduction: Abstracts of III International Conference on Regulation of Insect Reproduction, Bechin, 14–18 June 1982. Praha: Institute of Entomology, Czechoslovak Academy of Sciences, p. 9.

1984

Булыгинская М. А. 1984. Поведение бабочек яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. лабораторных и природных популяций в плодовом саду. В кн.: В. П. Васильев (ред.). IX съезд Всесоюзного энтомологического общества. Тезисы докладов. Ч. 1. Киев: Наукова думка, с. 73.

Bulyginskaya M. A. 1984. Perspectives of the use of pheromones and sex sterilization to control the apple moth (*Laspeyresia pomonella* L.) in the USSR. In: XVII International Congress of Entomology, Hamburg, Federal Republic of Germany, August 20–26, 1984: abstract volume. Kiel: Deutsche Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie, p. 823.

1985

Булыгинская М. А., Калинкин В. М. 1985. Влияние химических обработок против яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) на сопутствующие виды чешуекрылых и их естественных врагов. Энтомологическое обозрение **64** (3): 441–449.

1986

Булыгинская М. А. 1986. Итоги и перспективы применения ловушек с феромонами для стерилизации и уничтожения вредных насекомых. В кн.: Е. М. Шумаков (ред.). Феромоны листоверток – вредителей сельского и лесного хозяйства. Часть 1. Тарту: Тартуский государственный университет, с. 81–97.

Булыгинская М. А. 1986. Поведение бабочек яблонной плодожорки (*Laspeyresia pomonella* L.) лабораторных и природных популяций в плодовом саду. Труды Всесоюзного энтомологического общества **68**: 140–144.

Булыгинская М. А., Мезенкова Н. И. 1986. Влияние длительного разведения яблонной плодожорки (*Laspeyresia pomonella* L.) на ее биологические особенности. В кн.: [без ред.]. Тезисы докладов I-й Всесоюзной конференции по промышленному разведению насекомых. М.: МГУ, с. 63.

Булыгинская М. А., Соколова Д. В., Мезенкова Н. И. 1986. Методы оценки качества лабораторных и природных популяций яблонной плодожорки. В кн.: Е. М. Шумаков (ред.). Феромоны листоверток – вредителей сельского и лесного хозяйства. Часть 2. Тарту: Тартуский государственный университет, с. 139–151.

1987

Булыгинская М. А., Буров В. Н., Гричанов И. Я., Булеза В. В. и др. 1987. Рекомендации по практическому применению полового феромона хлопковой совки в интегрированной защите хлопчатника. М.: Госагропром СССР, 16 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 (Международная организация по биологической борьбе с вредными животными и растениями. Восточнопалеарктическая секция) **20**: 75–81.

Радыгина Л. Ф., Булыгинская М. А. 1987. Влияние выпуска стерилизованных самцов 28-пятнистой картофельной коровки на численность вредителя природной популяции. В кн.: С. Н. Рыженко (ред.). Защита растений в сельском и лесном хозяйствах Дальнего Востока. Сборник научных трудов. Уссурийск: Приморский СХИ, с. 23–26.

1988

Булыгинская М. А. 1988. Поведенческие реакции самцов яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. при выборе самок лабораторных и природных популяций. В кн.: А. В. Скиркявичюс (ред.). Рефераты IV Всесоюзного симпозиума по хеморецепции насекомых 22–23 сентября 1988 г. Вильнюс: Институт зоологии и паразитологии АН ЛитССР, с. 24.

Скиркявичюс А. В., Булыгинская М. А., Скиркявичене З. Ю. 1988. Влияние стерилизации самцов яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. на восприятие транс,транс-8-10-додекадиен-1-ола. В кн.: А. В. Скиркявичюс (ред.). Рефераты IV Всесоюзного симпозиума по хеморецепции насекомых 22–23 сентября 1988 г. Вильнюс: Институт зоологии и паразитологии АН ЛитССР, с. 18.

Шумаков Е. М., Булыгинская М. А. 1988. (Рецензия). Скиркявичюс А. В. Феромонная коммуникация насекомых. Вильнюс. 1986. Энтомологическое обозрение **68** (3): 678–680.

1989

Булыгинская М. А., Гричанов И. Я., Шамшев И. В. 1989. Использование синтетических половых аттрактантов для нарушения ольфакторной коммуникации бабочек хлопковой совки *Heliothis armigera* Hübner (Lepidoptera, Noctuidae) в полевых условиях. Энтомологическое обозрение **68** (2): 272–275.

1992

Булыгинская М. А., Азизян А. А., Акопян А. С. 1992. Стерилизация природной популяции яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) в горной зоне Армении. Энтомологическое обозрение **71** (3): 547–550.

Булыгинская М. А., Шамшев И. В. 1992. Некоторые итоги и проблемы разработок метода дезориентации в борьбе с хлопковой совкой. В кн.: Т. Б. Токгаев (ред.). Проблемы интеграции в защите хлопчатника от вредителей. Материалы Всесоюзного симпозиума 13–15 декабря 1988. Ашхабад: Институт зоологии АН Туркменистана, с. 27–35.

1993

Булыгинская М. А., Порсаев М. М., Гричанов И. Я. 1993. Сезонный прогноз численности хлопковой совки с помощью феромонных ловушек. В кн.: И. Я. Поляков (ред.). Теория, методы и технология автоматизации фитосанитарной диагностики. Сборник научных трудов. СПб.: ВИЗР, с. 60–70.

Булыгинская М. А., Эшматов О. Т., Дусманов И. Э. 1993. К изучению биологии зеленой листовертки. В кн.: Х. Х. Убайдуллаев (ред.). Интегрированный метод защиты растений, предотвращающий загрязнение окружающей среды. Труды Узбекского НИИ защиты растений. Ташкент: УзНИИЗР, с. 61–64.

1994

Булыгинская М. А., Ахмедов А. М., Дусманов И. Э. 1994. Биологические особенности зеленой листовертки *Pandemis hondrillana* H.-S. (Lepidoptera, Tortricidae) в Пенджикентском районе Таджикистана. Энтомологическое обозрение **73** (2): 234–237.

Bulyginskaya M. A., Grichanov I. Y. 1994. Attraction of two species of Geometridae with the sex attractant of *Lobesia botrana* (Tortricidae, Lepidoptera). В кн.: Е. П. Белецкий и др. (ред.). Коммуникация насекомых и современные методы защиты растений. Тезисы докладов Международного симпозиума, Харьков, 22–25 марта 1994. Харьков: Харьковское отделение Украинского энтомологического общества, с. 20–21.

Grichanov I. Y., Bulyginskaya M. A. 1994. Attraction of Geometridae with the sex attractant of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). In: V European Congress of Entomology, 29 August – 2 September 1994, York. Abstracts. York: University of York, p. 118.

1995

Булыгинская М. А. 1995. Стерилизация природной популяции яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. в регионах с одним поколением вредителя. В кн.: К. В. Новожилов (ред.). Защита растений в условиях реформирования АПК: экономика, эффективность, экологичность. СПб.: ВИЗР, с. 393.

Гричанов И. Я., Булыгинская М. А., Букзеева О. Н., Законникова К. В., Овсянникова Е. И. 1995. Эколого-географическая изменчивость видоспецифичности половых аттрактантов чешуекрылых. Экология **5**: 277–280 **(**английский перевод: Grichanov I. Ya., Bulyginskaya M. A., Bukzeeva O. N., Zakonnikova K. V., Ovsyannikova E. I. 1995. Ecological-geographical variability of species-specificity of lepidopteran sex attractants. Russian Journal of Ecology **26** (5): 349–352**).**

1997

Булыгинская М. А., Емельянов В. А. 1997. Динамика лёта самцов яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) на синтетические половые феромоны в садах Северо-Запада России и определяющие ее факторы. Энтомологическое обозрение **76** (2): 290–296 **(**английский перевод: Bulyginskaya M. A., Emelyanov V. A. 1997. Dynamics of flight of codling moth *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) males to synthetic sex pheromones in orchards of Northwestern Russia and factors governing it. Entomological Review **77** (7): 801–806**).**

Булыгинская М. А., Бабич Н. В., Букзеева О. Н., Гричанов И. Я., Овсянникова Е. И., Селицкая О. Г., Шамшев И. В. 1997. Экологическая изменчивость видоспецифичности половых аттрактантов чешуекрылых и ее значение в репродуктивной изоляции видов. Информационный бюллетень РФФИ **5** (4): 375.

1998

Гричанов И. Я., Булыгинская М. А., Овсянникова Е. И., Шамшев И. В., Селицкая О. Г. 1998. Видоспецифичность половых аттрактантов основных вредителей чешуекрылых в условиях Северо-запада России. В кн.: В. Н. Буров (ред.). Материалы совещания «Поиск и использование биологически активных веществ в защите растений: состояние и перспективы». СПб., 19–20 октября 1998. Тезисы докладов. СПб.: ВИЗР, с. 21–23.

Емельянов В. А., Булыгинская М. А., Николаева З. В., Павлов И. Н. 1998. Определение степени синхронности лёта яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. и садовых листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) при феромонном способе контроля. В кн.: Г. С. Медведев (ред.). Проблемы энтомологии в России. Сборник научных трудов XI Съезда Русского энтомологического общества (23–26 сентября 1997 г., Санкт-Петербург). Т. 2. СПб.: Зоологический институт РАН, с. 130–131.

1999

Анисимов А. И., Булыгинская М. А. 1999. Генетический метод борьбы с вредными насекомыми в ВИЗР. В кн.: 70 лет ВИЗР. Ретроспектива исследований (методология, теория, практика) 1929–1999. Сборник научных трудов. СПб.: ВИЗР, с. 187–200.

Булыгинская М. А., Гричанов И. Я., Овсянникова Е. И., Шамшев И. В., Селицкая О. Г. 1999. Полевой скрининг половых аттрактантов для чешуекрылых (Lepidoptera), обитающих в Северо-Западном регионе России. Зоологический журнал **78** (10): 1179–1183 **(**английский перевод: Bulyginskaya M. A., Grichanov I. Ya., Ovsyannikova E. I., Shamshev I. V., Selitskaya O. G. 1999. Field screening of lepidopteran sex attractants in North-Western Russia. Entomological Review **79** (8): 1006–1010**).**

Булыгинская М. А., Шамшев И. В. 1999. Сем. Arctiidae – Медведицы. В кн.: В. И. Кузнецов (ред.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 3, Чешуекрылые, ч. 2. СПб.: Наука, с. 320–331.

Булыгинская М. А., Селицкая О. Г., Букзеева О. Н., Овсянникова Е. И., Шамшев И. В., Гричанов И. Я. 1999. Экологическая изменчивость видоспецифичности половых аттрактантов чешуекрылых и ее значение в репродуктивной изоляции видов. Информационный бюллетень РФФИ **7** (4): 271.

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 **(**английский перевод: V. A. Emel'yanov, M. A. Bulyginskaya. 1999. Use of pheromones for control of codling moth *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) by elimination and disorientation of males. Entomological Review **79** (6): 539–546.

Емельянов В. А., Булыгинская М. А. 1999. Применение феромонов для защиты садов от яблонной плодожорки методом элиминации самцов. В кн.: В. Н. Буров, В. Я. Исмаилов, А. П. Сазонов (ред.). Биологически активные вещества в защите растений. Материалы симпозиума МОББ, Анапа, 30 августа – 4 сентября 1999 г. СПб.: ВИЗР, с. 30–32.

Grichanov I. Ya., Bulyginskaya M. A., Ovsyannikova E. I., Selitskaya O. G., Shamshev I. V. 1999. Geographical variations in species-specificity of lepidopteran sex attractants. In: XIV International Plant Protection Congress (IPPC). Plant Protection Towards the Third Millennium – Where Chemistry Meets Ecology. Jerusalem, July 25–30, 1999. Abstracts. Supplement, p. 188.

2000

Булыгинская М. А. 2000. Памяти Е. М. Шумакова (1910–1997). Энтомологическое обозрение **79** (1): 262–269 **(**английский перевод: Bulyginskaya M. A. In memoriam of E. M. Shumakov. 2000. Entomological Review **80** (9): 1197–1203**).**

Надыкта В. Д., Булыгинская М. А., Исмаилов В. Я., Гричанов И. Я. и др. 2000. Исследование теоретических основ и технологий применения половых феромонов чешуекрылых – вредителей плодового сада с целью их фитосанитарного мониторинга. Наука Кубани **5** (12, часть 2): 46–50.

2001

Булыгинская М. А. (ред.), Дорохова Г. И., Великань В. С., Верещагина А. Б. и др. 2001. Сбор, хранение и пересылка насекомых и фитопатогенов. Методическое пособие. СПб.: ВИЗР, 23 с.

Булыгинская М. А., Емельянов В. А. 2001. Генетические методы борьбы с яблонной плодожоркой *Cydia pomonella* L. в Северо-западном регионе России. В кн.: В. Д. Надыкта, Е. П. Угрюмов, В. Я. Исмаилов (ред.). Биологизация защиты растений: состояние и перспективы. Доклады международной научно-практической конференции. 18–22 сентября 2000. Т. 1. Краснодар: Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, с. 17–18.

Гричанов И. Я., Булыгинская М. А., Овсянникова Е. И. 2001. Молекулярно-таксономическое направление в химической экологии как основа мониторинга вредных чешуекрылых в сельскохозяйственной практике. В кн.: В. Д. Надыкта, Е. П. Угрюмов, В. Я. Исмаилов (ред.). Биологизация защиты растений: состояние и перспективы. Доклады международной научно-практической конференции. 18–22 сентября 2000. Том 1. Краснодар: Всероссийский научно-исследовательский институт биологической защиты растений, с. 15–16.

2005

Гричанов И. Я., Булыгинская М. А., Овсянникова Е. И. 2005. Памяти Э. Р. Мыттуса. Защита и карантин растений **6**: 47.

2010

Булыгинская М. А., Гричанов И. Я., Шамшев И. В. 2010. Памяти Е. М. Шумакова (К столетию со дня рождения). Энтомологическое обозрение **89** (3): 701–703 **(**английский перевод: Bulyginskaya M. A., Grichanov I. Ya., Shamshev I. V. 2010. On the 100th anniversary of E. M. Shumakov. Entomological Review **90** (7): 954–955**).**