

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 CI
2022

*Журнал основан в 1901 г.
Выходит 4 раза в год*

МОСКВА
ООО «Тематическая редакция»

ENTOMOLOGICHESKOE OBOZRENIE

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

Editorial Board

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

Coordinating Editor Yu. V. ASTAFUROVA

VOL. CI
2022

СОДЕРЖАНИЕ

Д. А. Кучеров, Е. Б. Лопатина. Фотопериодическая стабильность реакций на температуру у некоторых хризомелойдных жуков (Coleoptera: Chrysomelidae, Megalopodidae)	5
Д. Л. Мусолин, А. Х. Саулич. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Phylinae, трибы Pilophorini, Hallodapini и Phylini	29
Н. Д. Войнович, С. Я. Резник. О природе индивидуальной изменчивости индукции диапаузы потомства у самок <i>Trichogramma telengai</i> Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae)	58
А. В. Капусткина, А. Н. Фролов. Поврежденность зерна пшеницы вредной черепашкой <i>Eurygaster integriceps</i> Puton (Hemiptera, Scutelleridae): диагностика и методы определения	69
Т. О. Маркова, Е. В. Канюкова, М. В. Маслов. Фенология клопа-краевика <i>Molipteryx fuliginosa</i> (Uhler) (Heteroptera, Coreidae) на юге Дальнего Востока России	87
А. В. Фатерыга, С. П. Иванов. Первая находка гнезда одиночной осы <i>Katamenes sichelii</i> (de Saussure, 1852) (Hymenoptera, Vespidae: Eumeninae) в Дагестане	97
А. И. Корзеев, А. А. Стекольников. Мускулатура гениталий самцов голубянок подсем. Arhnaeinae (Lepidoptera, Lycaenidae)	111
С. В. Дедюхин. Интересные находки жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) на юге степной зоны Оренбургской области	127
В. Г. Миронов, С. А. Князев. Новый для фауны России вид пяденицы рода <i>Eupithecia</i> Curtis, 1825 (Lepidoptera, Geometridae)	142
А. Г. Мосейко, П. В. Романцов. О некоторых видах листоедов из родов <i>Colaspoides</i> Laporte, 1833 и <i>Colaspedusa</i> L. Medvedev, 1998 (Coleoptera, Chrysomelidae: Eumolpinae)	148
Б. А. Коротяев, Ж. Е. Мелешко. К систематике жуков-долгоносиков родов <i>Polydrusus</i> Germar и <i>Paophilus</i> Faust (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae)	163
Н. П. Кривошеина. Новый вид рода <i>Bibio</i> Geoffroy, 1764 – <i>B. kurentzovi</i> sp. n., близкий к <i>B. consanguineus</i> Loew, 1869 (Diptera, Bibionidae)	173
Краткие сообщения	
А. Г. Коваль, Б. А. Коротяев. Новые для Санкт-Петербурга и Ленинградской области виды долгоносиков-семяедов (Coleoptera, Arionidae)	183
Авторский указатель статей за 2021 г., том С	187

CONTENTS

- D. A. Kutcherov, E. B. Lopatina.** Photoperiodic insensitivity of temperature-dependent development in some chrysomeloid beetles (Coleoptera: Chrysomelidae, Megalopodidae) 5
- D. L. Musolin, A. Kh. Saulich.** Seasonal development of plant bugs (Heteroptera, Miridae): subfamily Phyllinae, tribes Pilophorini, Hallodapini and Phylini 29
- N. D. Voinovich, S. Ya. Reznik.** On the nature of individual variation in the induction of progeny diapause in *Trichogramma telengai* Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) females 58
- A. V. Kapustkina, A. N. Frolov.** Wheat grain damage by *Eurygaster integriceps* Puton (Hemiptera, Scutelleridae): diagnostics and detection methods 69
- T. O. Markova, E. V. Kanyukova, M. V. Maslov.** Phenology of *Molipteryx fuliginosa* (Uhler) (Heteroptera, Coreidae) in the south of the Russian Far East 87
- A. V. Fateryga, S. P. Ivanov.** The first nest record for the solitary wasp *Katamenes sichelii* (de Saussure, 1852) (Hymenoptera, Vespidae: Eumeninae) in Dagestan 97
- A. I. Korzeev, A. A. Stekolnikov.** Muscles of the male genitalia in the lycaenid subfamily Aphnaeinae (Lepidoptera, Lycaenidae) 111
- S. V. Dedyukhin.** Interesting records of the leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) in the south of the steppe zone of Orenburg Province 127
- V. G. Mironov, S. A. Knyazev.** A new to the Russian fauna species of the geometrid moth genus *Eupithecia* Curtis, 1825 (Lepidoptera, Geometridae) 142
- A. G. Moseyko, P. V. Romantsov.** On some species of the leaf-beetle genera *Colaspoides* Laporte, 1833 and *Colaspedusa* L. Medvedev, 1998 (Coleoptera, Chrysomelidae: Eumolpinae) 148
- B. A. Korotyaev, J. Ye. Meleshko.** On the systematics of the weevil genera *Polydrusus* Germar and *Paophilus* Faust (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) 163
- N. P. Krivosheina.** A new species of the genus *Bibio* Geoffroy, 1764 – *B. kurentzovi* sp. n., close to *B. consanguineus* Loew, 1869 (Diptera, Bibionidae) 173

Short communications

- A. G. Koval, B. A. Korotyaev.** Species of apionids (Coleoptera, Apionidae) new to St. Petersburg and Leningrad Province 183
- Author index** for 2021, volume C 187

УДК 57.032:57.043:574.24:595.768.12

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ РЕАКЦИЙ НА ТЕМПЕРАТУРУ У НЕКОТОРЫХ ХРИЗОМЕЛОИДНЫХ ЖУКОВ (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE, MEGALOPODIDAE)

© 2022 г. Д. А. Кучеров,* Е. Б. Лопатина**

Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 190034 Россия
*e-mail: d.kuchеров@spbu.ru (автор, ответственный за переписку);
** e-mail: elena.lopatina@gmail.com

Поступила в редакцию 27.12.2021 г.

После доработки 19.02.2022 г.

Принята к публикации 19.02.2022 г.

Температура и фотопериод – одни из главных абиотических факторов, регулирующих все аспекты жизненных циклов насекомых, особенно в умеренном климате. Нередко организм насекомого чувствителен не к двум этим факторам порознь, а к их совместному действию. Например, фотопериод может влиять на температурные нормы реакции, т. е. не просто на средние значения скорости развития или массы тела, а на сам характер зависимости этих признаков от температуры. Такие сложные реакции удается выявить только в экспериментах с большим числом инкубационных режимов, где разные термические условия сочетаются с разной длиной светового дня. Впрочем, у некоторых видов насекомых, обитающих в климате с выраженной сезонностью, активное развитие и рост, по-видимому, нечувствительны к фотопериоду во всем оптимальном диапазоне температур. В данной работе мы анализируем и обобщаем результаты экспериментов, проведенных с четырьмя видами жуков-фитофагов из надсем. Chrysomeloidea: *Chrysolina hudsonica* из канадской лесотундры, *Zeugophora subspinoso* из зеленых насаждений С.-Петербурга, *Chrysomela populi* из лесов Брянской обл. и *Cassida vittata* со свекольных полей Марокко. Эти жуки различаются по сезонным циклам, кормовым растениям и реакциям на температуру, развиваются в природе при сезонных изменениях длины светового дня, но в эксперименте их выживаемость, скорость развития и итоговая масса тела оказались нечувствительными или крайне слабо чувствительными к фотопериоду. Подобные контрпримеры позволяют лучше понять, как эволюционируют жизненные циклы насекомых, в том числе сельскохозяйственных и лесных вредителей, в сезонном климате. В заключение мы обсуждаем возможные причины обнаруженной фотопериодической стабильности и нетривиальные перспективы ее дальнейшего исследования.

Ключевые слова: листоеды, большеноги, фотопериод, температура, пластичность, жизненный цикл, *Cassida*, *Chrysolina*, *Chrysomela*, *Zeugophora*.

DOI: 10.31857/S0367144522010014

Функционирование организма насекомого, особенно в сезонном климате, всегда в той или иной степени пластично: суточная активность, поведенческая терморегу-

ляция, пищевые предпочтения, плодовитость, переход к состоянию покоя – все эти и многие другие аспекты жизненного цикла чувствительны к изменению внешних условий. Пластичность – универсальное свойство живого, которое состоит в том, что организм способен менять свою форму, состояние, скорость своих биологических процессов или образ поведения в ответ на изменения среды (West-Eberhard, 2003). Даже в течение благоприятного сезона условия редко остаются неизменными во времени и пространстве, так что способность оперативно реагировать на флуктуации экологических факторов – необходимое условие существования в изменчивом мире. Одни из важнейших и в то же время наиболее пластичных параметров в жизненном цикле насекомого – скорости роста и развития.

От темпов развития зависит, насколько полно особь использует пищевые ресурсы, которые зачастую питательны или вообще доступны лишь в определенный период года. Слишком долгое развитие повышает вероятность встречи с естественными врагами и прочими неблагоприятными факторами, но и ускоренное развитие также может сделать жертву более заметной для хищников и паразитов, если сопровождается активным и рискованным поиском пищи для покрытия возросших метаболических затрат (Blanckenhorn, 2000; Gotthard, 2001). Скорость развития определяет, насколько синхронно с другими членами популяции особь достигнет репродуктивного возраста и каковы, таким образом, шансы на успешное размножение, а также насколько своевременно она достигнет покояющейся стадии перед наступлением неблагоприятного сезона (Danks, 1987).

Масса тела насекомого влияет на потенциальную плодовитость и шансы выжить в период покоя или недостатка корма (и то, и другое обычно выше у более крупных особей), но также и на заметность особи для врагов (Blanckenhorn, 2000). Кроме того, для достижения большей массы тела к стадии имаго насекомым часто приходится дольше развиваться и больше питаться на стадии личинки. Таким образом, продолжительность развития и масса тела взаимосвязаны и совокупно влияют на приспособленность (Roff, 1992) – главную характеристику генотипа в естественном отборе.

Скорость физических, химических и биологических процессов как внутри насекомого, так и в его окружении в первую очередь зависит от температуры (Медников, 1977; Ratte, 1985). Кроме того, многие насекомые, особенно открытоживущие, а также связанные с ними организмы низших и высших трофических уровней, полагаются на сезонные изменения длины светового дня как надежный сигнал о скором наступлении неблагоприятных условий: например, жаркого засушливого лета (длинный день в сухих субтропиках) или морозной зимы (короткий день в холодном и умеренном климате). Широко распространены в природе и лучше всего исследованы в экологии насекомых качественные фотопериодические реакции, а именно уход в состояние покоя (диапаузу) при длине дня выше или ниже критической (Данилевский, 1961; Саулич, Волкович, 2004). Качественной такую пластичность называют потому, что фотопериод определяет экспрессию двух дискретных, альтернативных фенотипов: активного развития и состояния покоя.

Непрерывные количественные признаки, такие как скорость развития и масса тела насекомых, тоже подвержены влиянию фотопериода и температуры, т. е. могут различаться в разных фототермических условиях (Заславский, 1984). Более того, эта пластичность нередко имеет приспособительный характер. Например, сочетание низкой температуры и короткодневного фотопериода, характерное для конца вегетационного

сезона в умеренном климате, приводит у ряда видов к ускорению роста (более активному набору массы) и/или ускорению развития (более быстрому прохождению стадий онтогенеза) (Danks, 1987). Адаптивный смысл такой фотопериодической пластичности представляется очевидным: по мере приближения неблагоприятных условий насекомому выгодно накопить больше резервов для предстоящей зимовки или хотя бы успеть завершить развитие как можно быстрее. Насколько фотопериод ускоряет развитие – нередко зависит от температуры. Длина дня влияет не только и не столько на скорость физиологических процессов, сколько на ее температурную норму реакции (Кипятков, Лопатина, 2010), т. е. на характер зависимости скорости развития от температуры, либо, что то же самое, термолабильность, термочувствительность, или температурную пластичность развития. Поэтому для полноценного исследования влияния длины светового дня на преимагинальное развитие необходимо проследить ход развития при нескольких постоянных температурах.

В данной работе мы анализируем и обобщаем результаты наших лабораторных физиологических экспериментов, проведенных в разное время с собранными в природе (в Канаде, России и Марокко) четырьмя видами жуков-фитофагов из надсем. *Chrysomeloidea*. Объединяет эти эксперименты то, что ни в одном случае не удалось выявить существенное влияние длины дня на скорость развития личинок и массу тела имаго. Отсутствие выраженных количественных фотопериодических реакций видится нам не менее важным фактом, чем их наличие, ведь такие контрпримеры играют роль своеобразного контроля, позволяют по-новому взглянуть на адаптацию насекомых к абиотической среде и даже на методику подобных экспериментов и, в конечном счете, приблизиться к пониманию, почему в одних случаях фотопериодическую пластичность удастся обнаружить, а в других случаях – нет, даже среди видов, обитающих в сходных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В общих чертах все эксперименты были построены по сходной схеме: жуков собирали в природе и доставляли в лабораторию, где полученные от имаго кладки яиц распределяли по фототермостатам с несколькими сочетаниями постоянной температуры и постоянного фотопериода. Температуру контролировали с помощью программы RLDataView 1.03 (Научно-исследовательская лаборатория автоматизации проектирования, Таганрог), которая также записывала фактическую температуру и сохраняла ее в памяти компьютера каждые 10 с. Вылупление личинок регистрировали один или два раза в сутки, наблюдая кладки под бинокулярным микроскопом. Личинок либо выкармливали свежесобранными листьями кормового растения, которые заменяли по мере необходимости, либо содержали на живых растениях, высаженных в горшки. Окукливание и выход имаго также отмечали один или два раза в сутки. Непитавшихся имаго взвешивали на весах CAUW-120 (CAS Corporation, Южная Корея) с точностью 0.1 мг (крупный вид *Chrysomela populi*) или Discovery DV215CD (Ohaus Corporation, США) с точностью 0.01 мг (прочие, более мелкие виды). Пол выплывших жуков определяли по гениталиям. Детали каждого эксперимента немного отличались в зависимости от биологии вида и климатических условий места сбора.

***Chrysomela populi* L.** (Chrysomelidae). Имаго и личинки питаются листьями тополей (*Populus* spp.) и ив (*Salix* spp.), яйцекладка и окукливание происходят открыто на кормовом растении, зимует взрослый жук. Имаго собрали 1 июня 2012 г. на зарастающей вырубке в окрестностях ст. Алтухово (Брянская обл., 52°40' N, 34°20' E), приблизительно в том же месте, где и для предыдущего эксперимента (Kutcherov et al., 2011). Сбор проводили вручную с подростка осины (*Populus tremula* L.). Жуков доставили в лабораторию в Санкт-Петербурге 4 июня и разделили на

13 групп. Каждую группу жуков (две самки и самец) содержали в отдельном прозрачном пластиковом контейнере объемом 250 мл со слоем влажных опилок на дне и вентиляционными отверстиями в крышке. Кормом для жуков и субстратом для откладки яиц служили свежесобранные молодые листья *P. tremula*. Контейнеры с жуками находились в фототермостате с постоянной температурой 24 °C и продолжительностью светового дня 18 ч (18L : 6D). В течение последующих 20 дней жуков осматривали дважды в сутки, утром и вечером, заменяли корм и собирали яйца. Каждую кладку яиц, не разделяя, переносили вместе с листом осины в чашку Петри диаметром 4 см. Чтобы избежать высыхания, лист с яйцами помещали на мокрую фильтровальную бумагу, которую впоследствии регулярно увлажняли. Чашки с кладками распределяли по 15 экспериментальным режимам, представлявшим сочетания пяти постоянных температур (16, 18, 21, 24 и 27 °C) и трех постоянных фотопериодов (12, 18 и 22 ч света в сутки: 12L : 12D, 18L : 6D и 22L : 2D). Основная цель эксперимента состояла в том, чтобы уточнить наши предыдущие данные, а именно использовать более оправданную экологически длину дня (18 ч) в дополнение к использованному ранее 22-часовому фотопериоду (Kutcherov et al., 2011), а также улучшить методику выращивания личинок, исключив из их рациона листья, с возрастом ставшие жесткими. Вышедших личинок переносили в чашку Петри диаметром 10 см и выкармливали молодыми осиновыми листьями, свежесть которых проверяли дважды в сутки. Куколок аккуратно отделяли пинцетом и переносили в другой контейнер на влажный ватный матрасик, где содержали вплоть до выхода имаго. Окукливание и линьку на имаго регистрировали два раза в день. Пол имаго в этом эксперименте не определяли.

Cassida vittata Villers (Chrysomelidae). Имаго и личинки грызут листья сахарной и других разновидностей свеклы (*Beta vulgaris vulgaris*) и прочих амарантовых (Amaranthaceae), яйца и куколки располагаются на поверхности кормового растения, зимуют имаго. За месяц до эксперимента в лаборатории посадили корнеплоды столовой свеклы в субстрат на основе нейтрализованного торфа с перлитом и удобрением (N : P : K 800 : 900 : 800 мг/л). Свеклу выращивали по одной в глубоких горшках при комнатной температуре под люминесцентными лампами Dulux L 55 W/830 (Osram GmbH, Германия) при 16-часовом фотопериоде. Имаго собирали вручную на полях сахарной свеклы возле г. Кенитра, Марокко (34°17' N, 6°32' W) 2–4 февраля 2021 г. и доставили самолетом в С.-Петербург 8 февраля. В общей сложности было собрано 183 имаго. Жуков держали по 60–65 особей в однолитровых контейнерах из прозрачного пластика с вентиляционными отверстиями в крышке и со слоем бумажных полотенец на дне. В Марокко жуков кормили листьями сахарной свеклы, а затем листья с отложенными на них яйцами собирали ежедневно и хранили в холодильнике при 10 °C. По прибытии жуков поместили в фототермостат с температурой 22 °C и фотопериодом 12L : 12D и каждый день снабжали свежими листьями столовой свеклы. Термолабильность развития яиц изучали отдельно от постэмбриональных стадий. Яйца собирали в чашки Петри диаметром 100 мм каждые 24 ч и размещали случайным образом по 8 режимам: короткодневный фотопериод 12L : 12D в сочетании с одной из пяти температур (16, 19, 22, 25 и 28 °C) и длиннодневный фотопериод 15L : 9D в сочетании с одной из трех температур (16, 22 и 28 °C). Выход личинок и гибель яиц отмечали ежедневно. Яйца, отложенные до приезда в лабораторию, инкубировали в той же камере, где находились родительские особи. Вышедших личинок в день вылупления пересаживали с помощью препаровательной иглы на листья свеклы, по 7–12 шт. на растение (изредка 6 или 16, в зависимости от размеров растения, так как мы старались поддерживать равномерную плотность заселения), и размещали горшки с растениями по тем же восьми фототермостатам. Куколок переносили на слегка увлажненные ватные матрасики, окукливание и выход имаго отмечали ежедневно.

Chrysolina hudsonica Brown (Chrysomelidae). Взрослые жуки и личинки питаются листьями тысячелистника *Achillea millefolium* L. var. *nigrescens* E. Mey. и пижмы *Tanacetum huronense* Nutt., яйцекладка происходит открыто на растении, окукливание в дерне, зимовка на стадии имаго. Восемь имаго и около 170 личинок собрали в Канаде на севере провинции Квебек в лесотундре в окрестностях дер. Кууджурапик (55°18' N, 77°44' W) 3–7 июля 2017 г. и доставили самолетом в С.-Петербург. Далее их выкормили местной разновидностью тысячелистника *Achillea millefolium* L. и создали лабораторную колонию имаго, которую поддерживали в течение

трех последующих лет, имитируя естественный суточный и годовой ход температуры и длины дня на их родине, при этом жуки находились в диапаузе 9–10 месяцев в году. Основной эксперимент проводили в 2020 г., когда лабораторная колония насчитывала 104 родительских особи. Яйца собирали раз в сутки с марта по май, в это время жуки находились в инкубаторе с охлаждением MIR-554 (Panasonic Co., Япония), где температура варьировала от +5...+14 °С ночью до +14...+21 °С днем, а световой день постепенно увеличивался с 10.5 до 15 ч (в дополнение к встроенной люминесцентной лампе в инкубатор был подведен светодиодный светильник Garwin GL-W1900). Яйца распределяли по 12 экспериментальным режимам: 8 температур (8, 11, 15, 19, 23, 25, 27 и 29 °С) при фотопериоде 18L : 6D и 2 температуры (15 и 25 °С) при фотопериоде 14L : 10D. Личинок держали по 1–5 особей в прозрачных контейнерах объемом 250 мл с вентиляционными отверстиями в крышке и со слоем сосновых опилок на дне, который поддерживали во влажном состоянии. Личинок выкармливали свежесобранными в природе листьями тысячелистника. Выход личинок, окукливание и линьку на имаго отмечали ежедневно.

***Zeugophora subspinosa* F.** (Megalopodidae). Имаго едят листья тополей и откладывают яйца в ткани листа, личинка минирует лист, окукливание в почве, зимовка на стадии предкуколки и/или имаго (см. «Обсуждение»). Взрослых жуков собрали на юго-западе С.-Петербурга в Петергофе и Стрельне (приблизительно 59°52' N, 30°0' E) на тополях *Populus* spp. в период с 24 мая по 4 июня 2016 г., в общей сложности 11 особей. В качестве кормового растения в начале марта нарезали и укоренили черенки тополя *Populus* sp., используемого в городском озеленении (вероятнее всего, декоративного гибрида), которые к маю дали обильную поросль. Горшки с живыми тополями стояли прямо в фототермостатах. Жуков сажали по 5 или 6 особей в прозрачную перфорированную пластиковую бутылку, которую надевали на лист тополя так, чтобы черешок располагался у самого горлышка, и затыкали горлышко бутылки ватной пробкой, плотно охватывающей черешок листа. Каждые 12 ч жуков в бутылке переносили в следующий фототермостат на новое растение, т. е. яйцекладка родительских особей происходила в тех же условиях, что и последующее развитие их потомства. Развитие прослеживали при длиннодневном фотопериоде 20L : 4D (четыре постоянные температуры: 17, 20, 23 и 26 °С; развитие яиц было дополнительно исследовано при 14 °С) и короткодневном фотопериоде 12L : 12D (две температуры: 17 и 26 °С). При температурах ниже 23 °С самки откладывали яйца неохотно, поэтому некоторые яйца были получены при 23 и 26 °С, а затем перенесены в более низкие температуры, где и происходило дальнейшее развитие. Поскольку яйца находились внутри листьев и имели малые размеры (около 0.3 × 0.8 мм), зафиксировать вылупление личинок можно было лишь в проходящем свете под микроскопом. Поэтому термоллабильность развития яиц изучали отдельно на срезанных листьях, помещенных в чашки Петри, и только в длиннодневных условиях, осматривая листья дважды в сутки. Для остальных особей в эксперименте время вылупления осталось неизвестно. Окончив питание, личинки выходили из листа и падали в заранее подставленный контейнер с влажными опилками, где впоследствии диапаузировали или окукливались. Выход из листа, окукливание и линьку на имаго отмечали ежедневно. Пол имаго не определяли.

Статистический анализ проводили в программной среде R, версия 4.1.1, с помощью пакета RStudio (RStudio Team, 2020; R Core Team, 2021).

Влияние температуры и фотопериода на выживаемость оценивали следующим образом. Особь, дожившую до окончания стадии, обозначали «1», а погибшую – «0». После этого, используя пакет lme4 (Bates et al., 2015), строили обобщенную линейную смешанную модель с биномиальной структурой ошибок и логит-функцией связи. Поскольку особей практически всегда держали группами, то группу включали в модель как случайный фактор (случайный интерцепт). Для наглядности выживаемость также выражали через медианный (по всем группам) процент особей, успешно завершивших ту или иную стадию.

Для каждой выжившей особи в эксперименте были известны продолжительность стадий яйца, личинки, куколки, масса имаго, а также реальная температура, при которой протекало развитие. Значения продолжительности развития (D , сут) для анализа были преобразованы в скорости ($R = 1/D$, сут⁻¹). Влияние температуры, фотопериода и пола на скорость развития и массу тела

оценивали с помощью линейных моделей в пакете nlme (Pinheiro et al., 2021), указав при необходимости, что дисперсия отличается в каждом температурном режиме (функция varIdent) (Pinheiro, Bates, 2000). Для каждого анализа строили две модели: смешанную (с учетом группы особей как случайного фактора) и простую (включающую только изучаемые переменные), из которых потом выбирали лучшую, исходя из разности информационных критериев Акаике ΔAIC (Burnham, Anderson, 2002). Требования гомогенности, линейности и нормальности остатков проверяли визуально по соответствующим графикам. Параметры линейной регрессии a и b с их ошибками для каждой стадии развития брали из соответствующей модели. Нижний порог развития вычисляли как $-a/b$, сумму градусо-дней – как $1/b$ (Campbell et al., 1974).

Если не указано иное, все количественные результаты в статье приведены в формате «среднее арифметическое \pm стандартное отклонение».

Фактическая температура содержания насекомых в экспериментах редко отклонялась от установленных значений более чем на $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Для удобства чтения графиков на рис. 1 и 3 символы немного разнесены влево и вправо от установленных целых значений температуры, так что их положение по оси абсцисс не строго соответствует реальной температуре за период развития, поскольку это не принципиально для иллюстрации наблюдаемых эффектов. Кроме того, чтобы не перегружать таблицы 1, 3, 4 и 5, мы не приводим реальные значения температуры для каждой стадии в каждом режиме. На рис. 2 положение точек по оси абсцисс принципиально важно для иллюстрации результатов регрессионного анализа и потому строго соответствует средней измеренной температуре за период развития.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Chrysomela populi. Всего в эксперименте участвовали 172 кладки, в среднем 12 кладок на режим. Фактическое число кладок в разных режимах составляло от 9 до 18 в зависимости от ожидаемой смертности при разных температурах, а также от размера самих кладок. Яиц в эксперименте в общей сложности было 7102, а средняя кладка состояла из 42.8 ± 12.8 яиц (минимум 10, максимум 73). Вылупляемость личинок из яиц оказалась очень неравномерной, от 0 до 100 % в кладке, однако среднережимные показатели варьировали слабо: от 62 (18 $^{\circ}\text{C}$, 18L : 6D) до 97 % (21 $^{\circ}\text{C}$, 12L : 12D). Предварительный обзор данных не выявил заметной связи между процентом вылупившихся личинок и условиями содержания (рис. 1, а), поэтому дальнейший анализ мы не проводили. Напротив, выживаемость на постэмбриональных стадиях явно зависела от условий содержания (рис. 1, б, в). Температура значимо повлияла на выживание личинок (обобщенная смешанная линейная модель, $LRT\ \chi^2 = 784.2$, $p < 0.0001$; рис. 1, б) и, в меньшей степени, куколок ($\chi^2 = 11.0$, $p = 0.0009$; рис. 1, в): развивающиеся особи лучше выживали при более низких экспериментальных температурах. Фотопериод не оказал значимого влияния на выживание (личинки: $\chi^2 = 1.3$, $p = 0.2$; куколки: $\chi^2 = 0.8$, $p = 0.4$).

Отрождение личинок из яиц в кладке было синхронным, поэтому, во избежание псевдорепликации, для каждого выводка рассчитывали среднюю продолжительность развития, преобразовывали ее в скорость (1/сут) и далее анализировали выборку, составленную из таких средних. Выборки для личинок и куколок состояли из индивидуальных скоростей развития (т. е. без усреднения по группам), а принадлежность особи к выводку учитывали, используя смешанную модель. Скорость развития яиц значимо зависела от температуры (GLS ANOVA, $F_{1,157} = 4823.8$, $p < 0.0001$) и на пределе значимости – от фотопериода ($F_{1,157} = 5.2$, $p = 0.02$), а взаимодействие факторов температуры и фотопериода было незначимым ($F_{1,157} = 0.06$, $p = 0.8$).

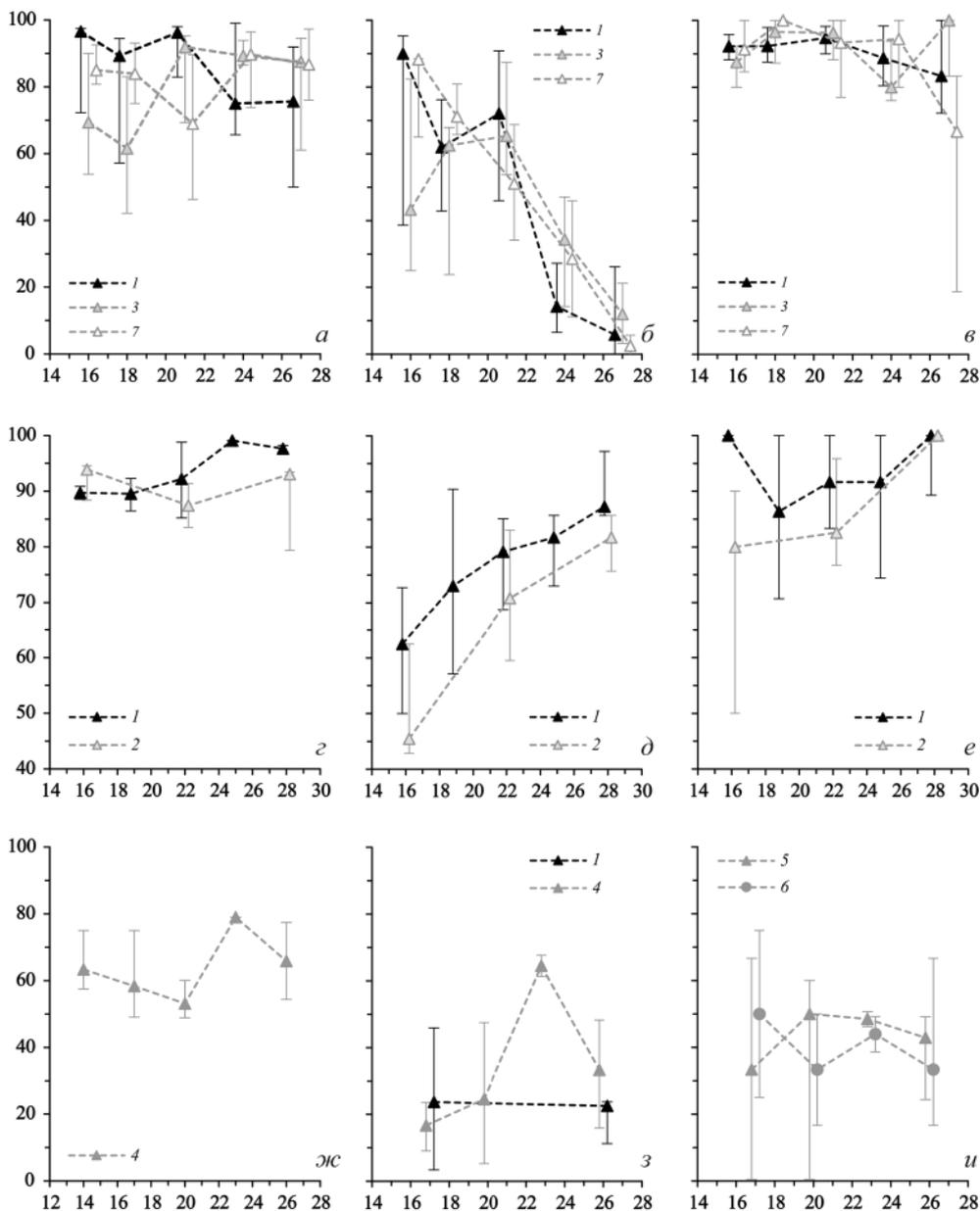


Рис. 1. Медианная выживаемость при развитии в разных сочетаниях постоянной температуры и фотопериода яиц (а), личинок (б) и куколок (в) *Chrysomela populi* L.; яиц (г), личинок (д) и куколок (е) *Cassida vittata* Villers; яиц (ж), внутрилистных (з) и почвенных (и) стадий *Zeugophora subspinosa* F.

По горизонтальной оси – температура, °С; по вертикальной оси – доля выживших особей, %. Длина светового дня: 1 – 12 ч, 2 – 15 ч, 3 – 18 ч, 4 – 20 ч, 5 – 20 ч (предкуколки), 6 – 20 ч (куколки), 7 – 22 ч.

Для удобства восприятия символы, соответствующие одному температурному режиму, немного разнесены вдоль оси температур. Вертикальными отрезками обозначены верхний и нижний квартили.

При анализе термолабильности развития личинок и куколок и массы тела имаго смешанные модели (с учетом кладки как случайного фактора) имели более высокую поддержку, чем модели только с фиксированными факторами (температура и фотопериод): в каждом случае величина ΔAIC составляла не менее 120 в пользу смешанной модели. Скорость развития личинок зависела от температуры (смешанная линейная модель, LRT $\chi^2 = 868.1$, $p < 0.0001$), фотопериода ($\chi^2 = 20.1$, $p < 0.0001$) и взаимодействия этих двух факторов ($\chi^2 = 23.5$, $p < 0.0001$). Скорость развития куколок сильно зависела только от температуры ($\chi^2 = 1002.1$, $p < 0.0001$), а влияние фотопериода ($\chi^2 = 5.8$, $p = 0.02$) и взаимодействия температуры с фотопериодом ($\chi^2 = 6.1$, $p = 0.01$) было на пределе значимости. Сходная картина была получена и для скорости полного развития от яйцекладки до выхода имаго: значимое влияние температуры ($\chi^2 = 1477.7$, $p < 0.0001$) и остальные эффекты на пределе значимости (фотопериод: $\chi^2 = 5.5$, $p = 0.02$; взаимодействие: $\chi^2 = 3.4$, $p = 0.06$). Масса имаго в среднем составила 96 ± 12.5 мг и не зависела ни от одного из исследованных факторов (температура: $\chi^2 = 0.5$, фотопериод: $\chi^2 = 0.03$, взаимодействие: $\chi^2 = 0.01$, везде $p > 0.5$).

В целом влияние температуры на развитие было однозначным и предсказуемым: чем выше была температура, тем раньше наступала линька на следующую стадию (табл. 1), а зависимость скорости развития от температуры в исследованном диапазоне была линейной (рис. 2, а, б; табл. 2). Влияние фотопериода было слабым и разнонаправленным. Если сопоставить продолжительности развития в табл. 1, никаких закономерных различий между фотопериодическими режимами не прослеживается, кроме едва заметной и неустойчивой тенденции к более быстрому развитию в двух длиннодневных режимах (18 и 22 ч) по сравнению с короткодневным (12 ч). Значения нижнего температурного порога и суммы градусо-дней весьма сходны в разных фотопериодических условиях (табл. 2), хотя развитие при 22 ч света в сутки отличается более высокими порогами. Если исключить данные, полученные при экстремально длиннодневном 22-часовом фотопериоде, статистическая значимость влияния фотопериода на скорость развития существенно ослабевает (кладки яиц: GLS ANOVA $F_{1,106} = 0.6$, $p = 0.4$; личинки: LRT $\chi^2 = 5.9$, $p = 0.02$; куколки: $\chi^2 = 2.1$, $p = 0.1$; полное развитие: $\chi^2 = 0.0$, $p > 0.9$), как и значимость взаимодействия факторов температуры и фотопериода (личинки: $\chi^2 = 4.5$, $p = 0.03$; куколки: $\chi^2 = 1.9$, $p = 0.2$; полное развитие: $\chi^2 = 0.8$, $p = 0.4$). Можно заключить, что обнаруженное влияние фотопериода не только ничтожно мало, но и почти целиком сводится к реакции личинок на слишком длинный световой день, с которым они никогда не встречаются в природе.

Cassida vittata. В общей сложности в эксперименте участвовало 2277 яиц и 292 личинки первого возраста. Самки этого вида щитоносок откладывают яйца по одному, что снимает проблему возможных различий между кладками, существующую у *Chrysomela populi*, но поскольку яйца, собранные одновременно, инкубировали в одной чашке, случайным фактором в смешанных моделях выступала дата сбора. При анализе выживания яиц смешанная модель имела значительно более высокую поддержку, чем модель, включающая только факторы температуры и фотопериода ($\Delta AIC = 44.5$). Впрочем, выживание яиц не зависело ни от фотопериода (обобщенная смешанная линейная модель, LRT $\chi^2 = 2.1$, $p = 0.2$), ни от температуры ($\chi^2 = 3.2$, $p = 0.08$) (рис. 1, з).

При анализе выживания личинок и куколок мы использовали группирование особей по отдельным растениям свеклы в качестве случайного фактора, но для обеих стадий

Таблица 1. Продолжительность развития *Chrysomela populi* L. (средняя \pm стандартное отклонение, сут) при разных сочетаниях температуры и фотопериода

Стадия	Фото- период, ч	Температура, °C				
		16	18	21	24	27
Яйцо (кладки)	12	10.8 \pm 0.56 (12)	7.9 \pm 0.45 (8)	5.8 \pm 0.25 (12)	4.7 \pm 0.33 (11)	4.0 \pm 0.41 (16)
	18	10.4 \pm 0.63 (9)	8.3 \pm 0.34 (11)	5.9 \pm 0.52 (11)	4.4 \pm 0.22 (9)	3.9 \pm 0.23 (11)
	22	10.3 \pm 0.50 (8)	8.5 \pm 0.32 (8)	5.7 \pm 0.29 (12)	4.7 \pm 0.29 (11)	3.9 \pm 0.39 (12)
Личинка	12	23.0 \pm 1.35 (194)	18.1 \pm 0.62 (173)	13.2 \pm 0.58 (324)	10.3 \pm 0.53 (76)	9.3 \pm 0.67 (68)
	18	22.6 \pm 1.27 (156)	18.3 \pm 2.36 (164)	13.5 \pm 0.64 (266)	10.0 \pm 0.39 (96)	9.0 \pm 0.51 (63)
	22	21.8 \pm 1.24 (170)	17.9 \pm 0.87 (192)	12.9 \pm 0.74 (171)	10.6 \pm 0.80 (120)	8.7 \pm 0.69 (18)
Куколка	12	10.1 \pm 0.33 (176)	7.7 \pm 0.39 (162)	5.6 \pm 0.27 (302)	4.2 \pm 0.36 (66)	3.5 \pm 0.27 (52)
	18	9.6 \pm 0.30 (135)	7.7 \pm 0.31 (152)	5.6 \pm 0.33 (256)	4.1 \pm 0.23 (81)	3.5 \pm 0.30 (56)
	22	9.5 \pm 0.28 (155)	7.7 \pm 0.31 (189)	5.5 \pm 0.24 (156)	4.2 \pm 0.29 (105)	3.3 \pm 0.35 (9)
Полное развитие	12	43.7 \pm 1.46 (176)	33.7 \pm 0.59 (162)	24.5 \pm 0.59 (302)	18.9 \pm 0.44 (66)	16.5 \pm 0.71 (52)
	18	42.6 \pm 1.46 (135)	34.3 \pm 2.14 (152)	24.9 \pm 0.64 (256)	18.5 \pm 0.40 (81)	16.2 \pm 0.70 (56)
	22	41.5 \pm 1.42 (155)	34.1 \pm 0.83 (189)	24.0 \pm 0.86 (156)	19.4 \pm 0.88 (105)	15.7 \pm 0.91 (9)

Примечание. Числа в скобках означают количество кладок или особей в режиме.

смешанная модель оказалась статистически равносильна более простой модели, включающей только фиксированные факторы ($\Delta AIC = 2$), поэтому мы выбрали последнюю. Выживание личинок *C. vittata* зависело от температуры (обобщенная линейная модель, $LRT \chi^2 = 13.3, p = 0.0003$), но не от фотопериода ($\chi^2 = 2.7, p = 0.1$), а выживание куколок не зависело от обоих факторов (температура: $\chi^2 = 3.3, p = 0.07$; фотопериод: $\chi^2 = 0.2, p = 0.7$). Как видно на рис. 1, *d*, выживаемость личинок была тем выше, чем выше температура, при которой протекало их развитие. Такая же тенденция прослеживается и у куколок (рис. 1, *e*), но, по-видимому, небольшое число особей в эксперименте (табл. 3) и значительный разброс данных не позволяют подтвердить эту тенденцию статистически. Как личинки, так и куколки в целом лучше выживали в

Таблица 2. Параметры термоллабильности развития исследованных видов жуков

Стадия	Фотопериод, ч	Параметры линейной регрессии (± стандартная ошибка)		Нижний порог развития, °C	Сумма градусо- дней, °C × сут
		<i>a</i> , сут ⁻¹	<i>b</i> , °C ⁻¹ × сут ⁻¹		
<i>Chrysomela populi</i>					
Яйцо (клад- ки)	12	-0.157 ± 0.0069	0.0157 ± 0.00037	10.0	63.9
	18	-0.163 ± 0.0072	0.0159 ± 0.00038	10.2	62.9
	22	-0.162 ± 0.0080	0.0157 ± 0.00043	10.3	63.7
Личинка	12	-0.061 ± 0.0008	0.0065 ± 0.00004	9.4	153.8
	18	-0.060 ± 0.0009	0.0065 ± 0.00005	9.3	154.9
	22	-0.063 ± 0.0011	0.0066 ± 0.00006	9.5	151.2
Куколка	12	-0.164 ± 0.0018	0.0164 ± 0.00010	10.0	60.9
	18	-0.163 ± 0.0022	0.0164 ± 0.00012	9.9	61.0
	22	-0.171 ± 0.0022	0.0168 ± 0.00013	10.2	59.5
Полное раз- витие	12	-0.035 ± 0.0003	0.0036 ± 0.00001	9.6	278.3
	18	-0.033 ± 0.0003	0.0035 ± 0.00002	9.5	286.7
	22	-0.037 ± 0.0004	0.0037 ± 0.00002	10.0	270.3
<i>Cassida vittata</i>					
Яйцо	12	-0.184 ± 0.0016	0.0153 ± 0.00010	12.0	65.3
	15	-0.185 ± 0.0018	0.0154 ± 0.00011	12.0	65.0
Личинка	12	-0.054 ± 0.0041	0.0051 ± 0.00018	10.7	198.0
	15	-0.059 ± 0.0046	0.0053 ± 0.00020	11.2	190.4
Куколка	12	-0.254 ± 0.0154	0.0190 ± 0.00071	13.4	52.5
	15	-0.225 ± 0.0085	0.0177 ± 0.00050	12.7	56.5
Личинка + куколка	12	-0.049 ± 0.0029	0.0041 ± 0.00013	11.8	242.2
	15	-0.049 ± 0.0026	0.0041 ± 0.00011	11.8	241.8
<i>Chrysolina hudsonica</i>					
Яйцо	18	-0.059 ± 0.0011	0.0091 ± 0.00007	6.6	110.4
Личинка	18	-0.024 ± 0.0007	0.0039 ± 0.00004	6.0	253.2
Куколка	18	-0.067 ± 0.0011	0.0098 ± 0.00008	6.8	101.7
Полное раз- витие	18	-0.014 ± 0.0003	0.0022 ± 0.00002	6.4	461.3
<i>Zeugophora subspinosa</i>					
Яйцо	20	-0.067 ± 0.0106	0.0093 ± 0.00056	7.3	107.9
Яйцо + пи- тающаяся личинка	20	-0.015 ± 0.0035	0.0027 ± 0.00016	5.5	370.1
Куколка	20	-0.012 ± 0.0022	0.0038 ± 0.00013	3.2	266.6

Таблица 3. Продолжительность развития *Cassida vittata* Villers (средняя \pm стандартное отклонение, сут) при разных сочетаниях температуры и фотопериода

Стадия	Фото-период, ч	Температура, °C				
		16	19	22	25	28
Яйцо (отдельный эксперимент)	12	15.6 \pm 0.86 (231)	10.2 \pm 1.21 (162)	6.6 \pm 0.69 (237)	5.5 \pm 0.81 (321)	4.0 \pm 0.49 (359)
	15	15.5 \pm 0.99 (266)	–	6.8 \pm 0.66 (280)	–	4.0 \pm 0.40 (283)
Личинка	12	32.8 \pm 2.42 (32)	23.1 \pm 2.21 (40)	17.9 \pm 1.16 (38)	13.9 \pm 1.15 (37)	11.6 \pm 0.79 (43)
	15	34.8 \pm 3.09 (30)	–	19.3 \pm 2.30 (34)	–	11.1 \pm 0.62 (38)
Куколка	12	14.8 \pm 1.10 (31)	9.9 \pm 0.82 (33)	6.2 \pm 0.59 (35)	4.5 \pm 0.44 (32)	3.1 \pm 0.48 (41)
	15	16.1 \pm 0.97 (24)	–	6.5 \pm 0.71 (28)	–	3.3 \pm 0.58 (38)

Примечание. Числа в скобках означают количество особей.

короткодневных условиях (12 ч), чем в длиннодневных (15 ч), но и эти различия тоже невелики на фоне общей вариабельности данных (рис. 1, д, е).

В связи с тем, что в фототермостатах находились живые растения в горшках, нам пришлось отказаться от системы вентиляции, которая выравнивала бы температуру по всему объему камеры. Это позволило поддерживать более высокую относительную влажность (около 50 %) и более рационально использовать ограниченный объем. При этом, однако, температура в разных частях фототермостата могла отличаться на 0.5–1.5 °C, поэтому фактическая температура развития *C. vittata* иногда существенно отличалась от установленных значений, а, следовательно, вносила дополнительный «шум» в полученные значения скорости развития.

Скорость развития яиц, личинок и куколок *C. vittata* линейно зависела от температуры в исследованном диапазоне: чем выше была температура, тем пропорционально быстрее было развитие (рис. 2, в). Термолабильность развития яиц (табл. 2 и 3) анализировали с помощью смешанной модели, где, как и в случае с выживанием, в качестве случайного фактора была дата откладки (и такая модель имела более высокую поддержку, чем модель без случайного фактора с $\Delta AIC = 43.5$). Скорость развития яиц значимо зависела от температуры ($LRT \chi^2 = 265.8, p < 0.0001$), а влияние фотопериода было незначимо, как и влияние взаимодействия двух этих факторов ($\chi^2 = 0.2, p = 0.7$ в обоих случаях).

При анализе развития личинок и куколок мы также использовали группирование особей по кормовым растениям в качестве случайного фактора, и смешанные модели лучше описывали наблюдаемые данные, чем модели, включающие только фиксированные факторы ($\Delta AIC > 15$). Пол не повлиял на скорость развития ни сам по себе, ни

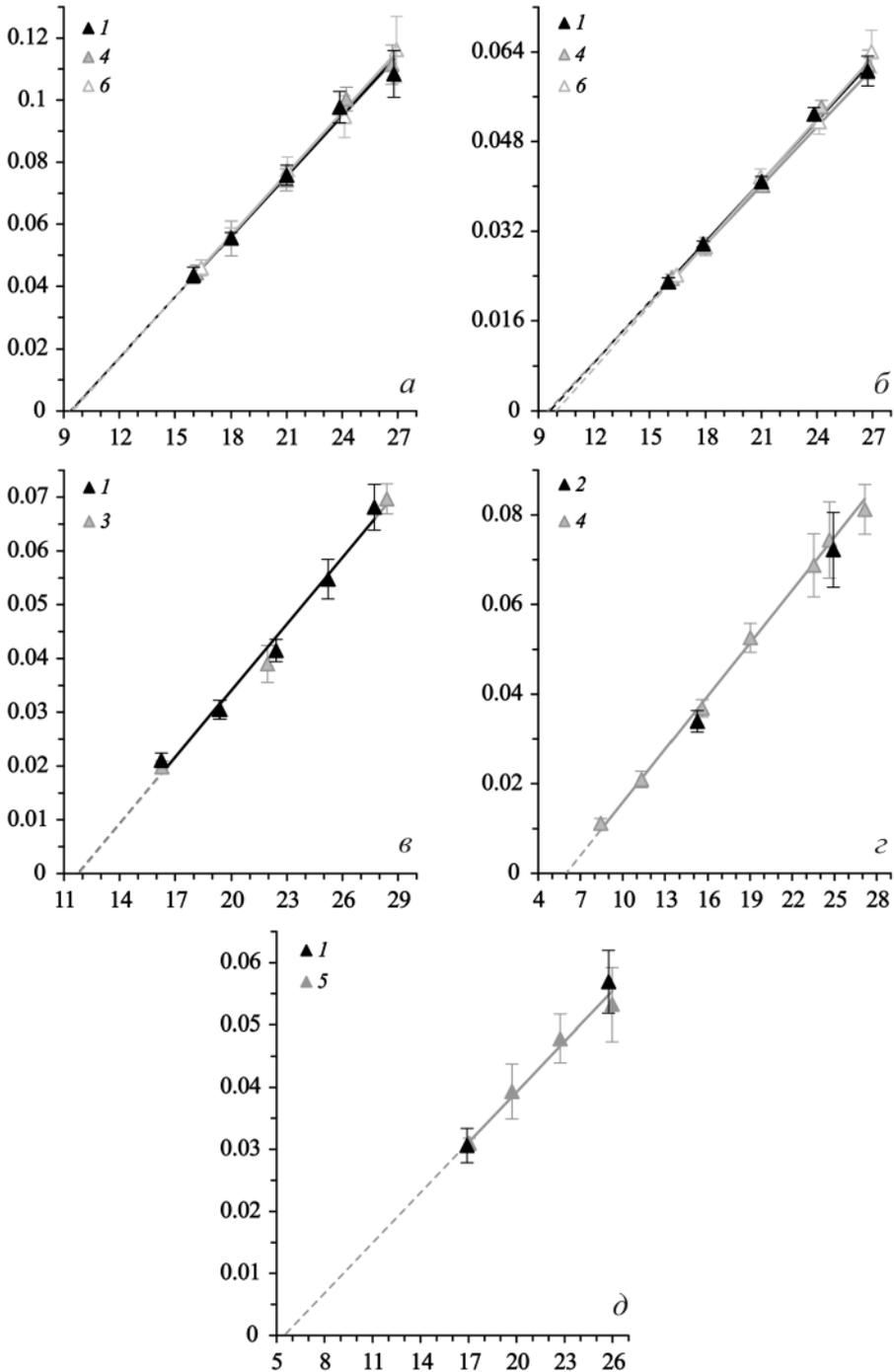


Рис. 2. Температурные нормы преимагинального развития: личинки *Chrysomela populi* L. при трех фотопериодах (а) и полное развитие этого вида (б); постэмбриональное развитие *Cassida vittata* Villers при двух фотопериодах (в); личинки *Chrysolina hudsonica* Brown при

во взаимодействии с другими факторами (данные не приводим). Скорость развития личинок значимо зависела от температуры (LRT $\chi^2 = 11.7$, $p < 0.0001$), но не зависела от фотопериода и взаимодействия этих двух факторов (в обоих случаях $\chi^2 = 0.6$, $p = 0.4$). В абсолютных значениях короткодневный фотопериод несколько ускорял личиночное развитие при 16 и 22 °С, но замедлял при 28 °С по сравнению с развитием в длиннодневных условиях, хотя все эти различия не превышали стандартное отклонение (см. табл. 3) и могли объясняться вышеупомянутой неоднородностью температуры внутри фототермостатов. Скорость развития куколок значимо зависела от температуры ($\chi^2 = 14.1$, $p = 0.0002$) и не обнаружила значимой зависимости ни от фотопериода ($\chi^2 = 0.2$, $p = 0.7$), ни от взаимодействия факторов фотопериода и температуры ($\chi^2 = 0.3$, $p = 0.6$), хотя в короткодневных условиях развитие было немного быстрее (см. табл. 3). Параметры линейной регрессии, описывающей зависимость скорости развития всех стадий от температуры, были практически одинаковы при двух фотопериодах (см. табл. 2; рис. 2, в).

Влияние температуры, фотопериода и пола на массу имаго анализировали с помощью модели без случайных факторов, так как она была статистически равносильна ($\Delta AIC = 2$) более сложной смешанной модели, а результаты обеих моделей были сходны. Масса имаго значимо зависела только от пола (GLS ANOVA, $F_{1, 254} = 173.9$, $p < 0.0001$) и от взаимодействия факторов пола и температуры ($F_{1, 254} = 10.2$, $p < 0.002$). Самки *C. vittata* были крупнее самцов (9.96 ± 1.11 мг и 8.38 ± 1.05 мг соответственно), а значимое взаимодействие факторов выражалось в том, что половой диморфизм по массе тела был тем лучше выражен, чем выше была температура содержания преимагинальных стадий (рис. 3, а).

Chrysolina hudsonica. Независимо от температуры инкубации больше половины яиц как в эксперименте, так и в лабораторной культуре по неясной причине погибали в первые же дни и, вероятно, были не оплодотворены, поэтому оценить реальную выживаемость эмбрионов было невозможно. В общей сложности в эксперименте участвовало 628 личинок первого возраста, из которых до стадии имаго дожили 276. Ввиду малого размера групп, которыми содержали личинок, и в целом сравнительно небольшого объема выборки все статистические анализы проводили без учета случайных факторов – тем более что смешанные модели описывали данные не лучше ($\Delta AIC = 2$) и давали сходный результат. Выживаемость личинок и куколок была максимальной при 11–25 °С, несколько снижаясь при более высокой и более низкой экспериментальной температуре, но обобщенная линейная модель не показала значимого влияния температуры на выживание (личинки: LRT $\chi^2 = 2.7$, $p = 0.1$; куколки: LRT $\chi^2 = 0.4$, $p = 0.5$). Влияние фотопериода на выживание личинок и куколок при двух исследованных температурах (15 и 25 °С) также было незначимо (личинки: LRT $\chi^2 = 2.1$,



длиннодневном фотопериоде (ε); внутрилистные стадии *Zeugophora subspinosa* F. при длиннодневном фотопериоде (δ).

По горизонтальной оси – температура, °С; по вертикальной оси – скорость развития, сут⁻¹. Длина светового дня: 1 – 12 ч, 2 – 14 ч, 3 – 15 ч, 4 – 18 ч, 5 – 20 ч, 6 – 22 ч.

Линии регрессии построены по всему массиву индивидуальных скоростей развития, точки с вертикальными отрезками обозначают средние значения со стандартными отклонениями и приведены для наглядности. Данные на рис. (ε) и (δ), полученные при короткодневных фотопериодах, не использовались в регрессионном анализе.

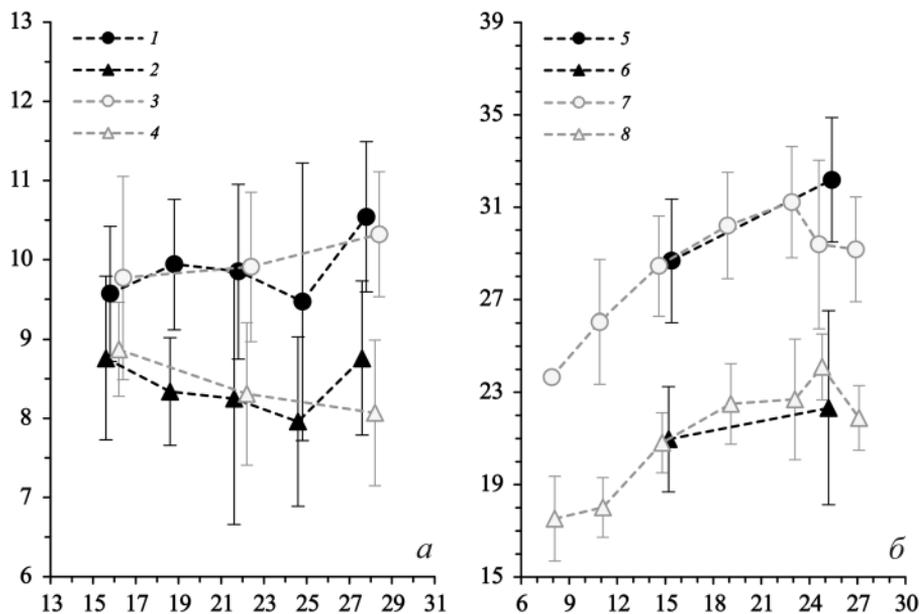


Рис. 3. Масса тела имаго *Cassida vittata* Villers (а) и *Chrysolina hudsonica* Brown (б), развивавшихся при разных сочетаниях температуры и фотопериода.

По горизонтальной оси – температура, °С; по вертикальной оси – масса, мг. 1 – 12 ч света в сутки, самки; 2 – 12 ч, самцы; 3 – 15 ч, самки; 4 – 15 ч, самцы; 5 – 14 ч, самки; 6 – 14 ч, самцы; 7 – 18 ч, самки; 8 – 18 ч, самцы.

Символы, соответствующие одному температурному режиму, немного разведены в стороны вдоль оси абсцисс. Вертикальными отрезками обозначены стандартные отклонения.

$p = 0.1$; куколки: $LRT \chi^2 = 0.4, p = 0.5$). В среднем по всем режимам выживаемость личинок и куколок составила 41 и 93 % соответственно (ср. число яиц, личинок и куколок в табл. 4). *Chrysolina hudsonica* оказался способен завершать развитие в широком диапазоне постоянных температур от 8 до 27 °С, хотя особи, успешно перелинявшие на имаго при 8 °С, все же имели недоразвитые надкрылья и конечности. При самой высокой температуре 29 °С изначально было лишь 4 личинки и все они погибли, не окуклившись.

Между самками и самцами не обнаружено различий в скорости развития, поэтому все дальнейшие анализы проведены на объединенной выборке. Скорость развития всех стадий *Chrysolina hudsonica* значимо зависела от температуры (однофакторный GLS ANOVA, яйца: $F_{1,604} = 17076, p < 0.0001$; личинки: $F_{1,244} = 7827, p < 0.0001$; куколки: $F_{1,230} = 16820, p < 0.0001$; см. табл. 4). Влияние фотопериода на развитие яиц и куколок при 15 и 25 °С оказалось незначимым (яйца: $F_{1,331} = 0.3, p = 0.6$; куколки: $F_{1,106} = 0.7, p = 0.4$), как и взаимодействие факторов фотопериода и температуры для всех стадий (яйца: $F_{1,331} = 2.3, p = 0.1$; личинки: $F_{1,113} = 0.6, p = 0.4$; куколки: $F_{1,106} = 0.9, p = 0.3$). Фотопериод значимо, но слабо повлиял на скорость развития личинок ($F_{1,113} = 7.9, p = 0.006$): в условиях короткого дня (14 ч) личинки развивались немного дольше. Влияние фотопериода на общую скорость развития от яйца до имаго было ожидаемо еще слабее и на пределе значимости ($F_{1,106} = 5.1, p = 0.03$). Несмотря на широкий тем-

Таблица 4. Продолжительность развития *Stizolima hudsonica* Wtown (средняя \pm стандартное отклонение, сут) при разных сочетаниях температуры и фотопериода

Стадия	Фотопериод, ч	Температура, °С							
		8	11	15	19	23	25	27	29
Яйцо	14	-	-	13.4 \pm 0.99 (67)	-	-	5.8 \pm 0.45 (75)	-	-
	18	44.1 \pm 6.22 (20)	23.6 \pm 1.66 (42)	12.7 \pm 1.15 (84)	8.7 \pm 0.74 (95)	6.5 \pm 0.75 (175)	5.9 \pm 0.53 (109)	5.6 \pm 0.48 (77)	5.3 \pm 0.50 (4)
Личинка	14	-	-	29.6 \pm 2.22 (26)	-	-	14.1 \pm 1.88 (21)	-	-
	18	90.1 \pm 9.05 (6)	48.1 \pm 4.77 (23)	27.2 \pm 1.50 (32)	19.1 \pm 1.31 (56)	14.7 \pm 2.09 (70)	13.6 \pm 1.83 (38)	12.4 \pm 0.87 (21)	-
Куколка	14	-	-	12.7 \pm 0.61 (25)	-	-	5.5 \pm 0.53 (19)	-	-
	18	42.9 \pm 1.89 (5)	22.6 \pm 0.95 (21)	12.5 \pm 0.55 (32)	8.4 \pm 0.47 (54)	6.2 \pm 0.44 (68)	5.6 \pm 0.43 (34)	5.0 \pm 0.48 (18)	-
Полное развитие	14	-	-	55.7 \pm 2.85 (25)	-	-	25.1 \pm 2.01 (19)	-	-
	18	177.3 \pm 8.91 (5)	94.1 \pm 5.82 (21)	52.3 \pm 1.90 (32)	36.3 \pm 1.84 (54)	27.3 \pm 2.26 (68)	25.2 \pm 1.56 (34)	22.7 \pm 0.82 (18)	-

Примечание. Числа в скобках означают количество особей.

пературный диапазон, использованный в эксперименте, скорость развития не обнаружила существенных отклонений от линейной зависимости (см. табл. 2, рис. 2, з).

На массу имаго значимо повлияли температура ($F_{1, 102} = 14.6, p = 0.0002$) и пол ($F_{1, 102} = 234.1, p < 0.0001$), а также, на пределе значимости, – фотопериод ($F_{1, 102} = 6.0, p = 0.02$). Самки были значительно крупнее самцов, и масса взрослых особей обоих полов была тем больше, чем выше температура в период развития. Различия по массе имаго между фотопериодическими режимами были очень малы и неоднозначны (рис. 3, б).

Zeugophora subspinos. В эксперименте по изучению термолабильности эмбрионального развития (в срезанных листьях) исходно было 92 яйца, а в эксперименте с полным развитием (в живых листьях саженцев тополя) – 499 яиц. Смешанная модель, описывающая зависимость выживания яиц от температуры инкубации в отдельном эксперименте со срезанными листьями, была статистически неотличима ($\Delta AIC = 0.2$) от более простой модели без учета группы (листа) как случайного фактора, поэтому в итоговом анализе мы использовали последнюю. Выживание яиц *Z. subspinos* в исследованном диапазоне не зависело от температуры (обобщенная линейная модель, LRT $\chi^2 = 0.02, p = 0.9$), и вылупляемость варьировала в разных режимах от 53 до 79 % (рис. 1, ж). Напротив, в эксперименте с живыми растениями простые обобщенные линейные модели имели более слабую поддержку ($\Delta AIC > 3$), чем смешанные модели, где в качестве случайного фактора была указана принадлежность к группе особей, развивавшихся в одном листе. Выживание яиц и личинок внутри листьев зависело от температуры на пределе значимости (обобщенная смешанная линейная модель, LRT $\chi^2 = 4.0, p = 0.045$) и не зависело от фотопериода ($\chi^2 = 1.6, p = 0.2$). Выживаемость была максимальной при 23 °С и длинном дне, а при остальных сочетаниях температуры и фотопериода оказалась в 2–4 раза ниже (рис. 1, з). Дальнейший анализ выживаемости был возможен только для длиннодневных условий. Короткодневные условия вызвали диапаузу на стадии предкуколки (т. е. части последнего личиночного возраста, которую особь проводит, не питаясь, в подземной колыбельке), а поскольку задачей работы было исследование именно активного развития, выживаемость в период покоя у данного вида мы не изучали. В длиннодневных условиях выживание почвенных стадий не зависело от температуры (обобщенные смешанные линейные модели, предкуколки: LRT $\chi^2 = 1.6, p = 0.2$; куколки: $\chi^2 = 0.2, p = 0.7$) и доля выживших варьировала от 33 до 50 % (рис. 1, и).

Скорость развития яиц и в целом внутрилистных стадий значимо зависела от температуры, причем смешанные модели здесь также имели более высокую поддержку, чем модели без случайных факторов ($\Delta AIC > 29$) (смешанная линейная модель, яйца *Z. subspinos* в срезанных листьях: $\chi^2 = 44.7, p < 0.0001$; яйца + питающиеся личинки в живых листьях: $\chi^2 = 79.5, p < 0.0001$). Влияние фотопериода на суммарную скорость развития внутрилистных стадий (яйца и личинки) было слабым и неоднозначным. Смешанная модель показала, что влияние и фотопериода как такового, и его взаимодействия с температурой находится на пределе значимости ($\chi^2 = 3.6, p = 0.06$ и $\chi^2 = 4.2, p = 0.04$, соответственно). При 17 °С влияние фотопериода явно отсутствовало, а при 26 °С наблюдалось некоторое ускорение развития в короткодневных условиях по сравнению с длиннодневными (табл. 5), однако результаты регрессионного анализа (рис. 2, д) показывают, что «короткодневные» данные вполне укладываются в «длиннодневную» норму реакции. Даже если фотопериод и повлиял на скорость развития

Таблица 5. Продолжительность развития *Zeugophora subspinoso* F. (средняя \pm стандартное отклонение, сут) при разных сочетаниях температуры и фотопериода

Стадия	Фото- период, ч	Температура, °C				
		14	17	20	23	26
Яйцо (отдельный эксперимент)	20	14.6 \pm 1.52 (16)	11.4 \pm 0.44 (22)	8.7 \pm 0.44 (22)	6.8 \pm 0.34 (15)	5.7 \pm 0.60 (17)
Яйцо + питающаяся личинка	12	–	33.0 \pm 3.49 (18)	–	–	17.7 \pm 1.68 (20)
	20	–	32.3 \pm 0.82 (8)	25.7 \pm 2.87 (25)	21.1 \pm 1.88 (42)	19.0 \pm 2.61 (34)
Предкуколка	12	–	–	–	–	27.6 \pm 10.59 (4)
	20	–	21.6 \pm 2.05 (4)	17.3 \pm 3.66 (14)	20.2 \pm 6.02 (20)	20.7 \pm 5.46 (9)
Куколка	12	–	–	–	–	11.5 \pm 0.56 (2)
	20	–	20.0 \pm 0.06 (2)	15.7 \pm 0.81 (6)	13.6 \pm 1.37 (9)	11.9 \pm 0.58 (8)

Примечание. Числа в скобках означают количество особей.

минирующих личинок, этот эффект был очень слаб и его затруднительно обнаружить на небольшой выборке. Тем не менее, длина дня, при которой развивались личинки, несомненно повлияла на дальнейший онтогенез.

Термоллабильность развития предкуколок, развития куколок и массы имаго лучше (или, во всяком случае, не хуже) описывали простые модели без случайных факторов с $\Delta AIC \approx 4$ в пользу простой или смешанной модели, что неудивительно, если учесть небольшое количество особей в эксперименте, доживших до данных стадий. Скорость развития предкуколок в длиннодневных условиях (20 ч) не зависела от температуры (GLS ANOVA: $F_{1,45} = 2.9, p = 0.1$): продолжительность этого периода заметно варьировала внутри каждого режима, но в среднем оказалась сходной, составив 2.5 недели при 20 °C и около трех недель при остальных температурах (табл. 5). При 17 °C и 12 ч света в сутки развитие всех 18 предкуколок в эксперименте остановилось, что мы интерпретируем как диапаузу. При 26 °C и 12 ч окуклились только 4 особи из 20 (табл. 5), а остальные также диапаузировали. Развитие куколок в длиннодневных условиях значимо зависело от температуры инкубации ($F_{1,23} = 828, p < 0.0001$). В отличие от предкуколок, скорость развития яиц, питающихся личинок, а также и куколок зависела от температуры линейно (рис. 2, д; см. табл. 2 и 5). Масса имаго оказалась тем выше, чем ниже была температура содержания преимагинальных стадий:

в среднем 2.6 мг при 26 °С, 2.8 мг при 23 °С, 2.2 мг при 20 °С, и 3.1 мг при 17 °С, и, несмотря на явное отклонение при 20 °С, в целом влияние температуры на массу было высоко значимо ($F_{1,23} = 30.8, p < 0.0001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Мы исследовали одновременное влияние постоянной температуры и постоянного фотопериода на скорость преимагинального развития и массу тела имаго у четырех видов хризомелоидных жуков, обитающих в разных природных зонах. *Chrysolina hudsonica* населяет тундры и лесотундры северной Канады и Аляски (Brown, 1962; Silfverberg, 1994), *Chrysomela populi* и *Z. subspinosa* – транспалеарктические виды, распространенные от таежной зоны до степей (Bienkowski, 2004), а ареал *Cassida vittata* хоть и простирается через всю Евразию с запада на восток, но наиболее обычен этот вид в Средиземноморье, где сильно вредит посевам свеклы (Menozzi, 1930; Warchałowski, 2000; Snaiki et al., 2007; El-Dessouki et al., 2014).

Ни у одного из изученных видов фотопериод не повлиял значимо на выживаемость, у *C. vittata* не обнаружено влияния фотопериода на скорость развития, у *Chrysomela populi* и *C. vittata* – на массу тела. Влияние фотопериодических условий на скорость развития у *Chrysomela populi*, *C. vittata* и *Z. subspinosa* и на массу тела у *Chrysolina hudsonica* ничтожно в абсолютных показателях, даже когда оно близко к пределу статистической значимости (см. табл. 1, 3, 4, 5; рис. 3). У *Z. subspinosa* фотопериод вызывает качественную фенотипическую пластичность (индуцирует личиночную диапаузу), но существенно не влияет на такой количественный признак, как скорость активного развития личинок.

Выживаемость в разных экспериментальных режимах показывает, что четыре исследованные популяции занимают разные температурные ниши, закономерно сменяющие друг друга с севера на юг. Самый северный вид – субарктический *Chrysolina hudsonica* – явный температурный генералист, выживаемость которого слабо варьирует в широком температурном диапазоне, что может быть адаптивно в резко континентальном климате побережий Гудзонова залива. Петербургскую популяцию *Zeugophora subspinosa* мы исследовали при меньшем числе температур, что, конечно, ограничивает возможности для сравнения, но выживаемость данной популяции также мало зависит от температуры содержания, хотя у яиц и личинок, по-видимому, имеется термический оптимум около 23 °С (см. рис. 1, ж–и). У обеих популяций значения нижнего температурного порога развития меньше (см. табл. 2), чем у более южных *Chrysomela populi* и *Cassida vittata*. Выживаемость у *Chrysomela populi* в целом максимальна при температурах от 21 °С и ниже, а у *C. vittata* – выше 22 °С (см. рис. 1, а–е). Вероятно, такое возрастание стенотермности к югу объясняется тем, что в более теплом климате, во-первых, выше биоразнообразие и сильнее межвидовая конкуренция, что способствует большей специализации и разделению ниш, в том числе температурных. Во-вторых, возможностей для такого разделения ниш в теплом климате тоже больше как во времени (через сезонную приуроченность стадий жизненного цикла), так и в пространстве (через предпочтение определенных микроместообитаний). В более суровом и холодном климате, напротив, представляется оптимальным полное использовать все имеющиеся ресурсы, т. е. быть генералистом. Самая южная из исследованных популяций – марокканская *C. vittata* – имеет и самые большие значения нижнего температурного порога развития (см. табл. 2). Корреляция массы имаго с

температурой, напротив, не связана с географическим происхождением популяции: у обоих полов *Chrysolina hudsonica* и самок *C. vittata* имаго тем крупнее, чем выше температура содержания преимагинальных стадий (см. рис. 3), у *Z. subspinosa* (пол не определяли) и самцов *C. vittata* – наоборот, а у *Chrysomela populi* (пол также не определяли) масса не зависит от температурных условий развития.

Среди всех изученных популяций только для марокканской *C. vittata* точно известно ежегодное число поколений: на приатлантической равнине Гарб, где мы собирали материал для экспериментов, имаго выходят из диапаузы в декабре–январе, а в мае–июне жуки нового поколения уходят в облигатную диапаузу (Hilal, Smlali, 1992; Hmimina, Vendahou, 2015), т. е. развитие моновольтинное. Насколько нам известно, фенологию *Chrysolina hudsonica* никто специально не изучал, но очень короткое и прохладное лето в канадской Субарктике, относительно долгое развитие у этого листоеда (табл. 4) и продолжительная диапауза имаго (см. «Материал и методика») свидетельствуют о моновольтинном цикле. Брянская популяция *Chrysomela populi*, по косвенным данным, развивается в двух поколениях за сезон (литература по фенологии географических популяций этого и близких видов обобщена ранее: Kutcherov et al., 2011).

Опубликованные данные по вольтинизму и зимующей стадии *Z. subspinosa* противоречивы. Британские популяции моновольтинны и зимуют на стадии имаго (Сох, 1976), сибирские – также моновольтинны, но зимуют в почве на стадии личинки (Дубешко, Медведев, 1989). Недавние наблюдения в Екатеринбурге (Богачева, Замшина, 2010) и Уфе (Муравицкий, 2015) согласуются с данными из Великобритании: личинки окукливаются в середине лета и в августе наблюдается второй пик численности имаго, причем по крайней мере в Уфе жуки нового поколения приступают к яйцекладке. Наши экспериментальные результаты отчасти уточняют сезонный цикл *Z. subspinosa*: развитие личинок петербургской популяции в длиннопдневных условиях приводит к выходу имаго в том же сезоне, а в короткодневных условиях значительная часть личинок (вплоть до 100 % при низкой температуре) уходит в диапаузу, откладывая до весны окукливание и линьку на имаго. Важно отметить, что продолжительность стадии предкуколки сопоставима с длительностью всего предыдущего развития и практически не зависит от температуры (см. табл. 5), что указывает на наличие периода покоя. Иными словами, у предкуколок исходно имеется предрасположенность к неглубокому летнему покою, который переходит в глубокую зимнюю диапаузу, если личинка до этого питалась в короткодневных условиях, особенно при низкой температуре (о соотношении летней и зимней диапауз у насекомых см.: Саулич, Мусолин, 2017). Таким образом, в разных частях ареала, а также в особенно теплые или холодные годы *Z. subspinosa* может зимовать либо на стадии имаго, либо на стадии личинки. Для получения более подробной картины сезонного цикла этого вида нужны специальные эксперименты с манипуляцией фототермическими условиями на протяжении периода развития личинок из разных популяций.

Жизненный цикл у *Cassida vittata* протекает на фоне растущей длины светового дня, так что длинный день (15 ч света в сутки) сигнализирует об окончании благоприятного сезона, у остальных видов – на фоне сначала растущей и достигающей максимума длины дня (18–22 ч), а затем убывающей, так что короткодневные фотопериоды (14–12 ч) служат сигналами надвигающейся зимы. Экспериментальные температуры и фотопериоды в наших экспериментах были подобраны индивидуально для каждого вида, чтобы максимально соответствовать климату в исходном местообитании. Един-

ственным исключением было использование 22-часовой световой фазы в эксперименте с *Chrysomela populi*, так как нам было интересно реплицировать ранее проведенный эксперимент (Kutcherov et al., 2011). Впрочем, все влияние такого экстремально длинного дня свелось к чуть более быстрому и термолабильному развитию (см. табл. 1; рис. 2, б) и несколько повышенной смертности личинок и куколок при 27 °С (см. рис. 1, б, в). Наши предыдущие данные по другому листоеду, брянской популяции *Gastrophysa viridula* (DeGeer), также полученные при 22 ч света в сутки, практически совпадают с данными для чешской популяции, полученными при 18-часовом фотопериоде (Honěk et al., 2003; Кучеров, Кипятков, 2011).

Таким образом, четыре вида жуков-листоедов, обитающих в разных климатических условиях, с разными сезонными циклами, кормовыми растениями и температурными фенотипами (порогами, оптимумами, термолабильностью), развиваются в природе при естественных сезонных изменениях длины светового дня, но в эксперименте скорость их развития и итоговая (имагинальная) масса тела оказываются нечувствительными или крайне слабо чувствительными к фотопериоду. При этом в тех же или сходных по климату географических районах обитают виды насекомых, в том числе жуков, у которых скорость развития и/или масса тела, а также термолабильность этих признаков зависят от длины дня (Лопатина и др., 2011; Гусев, Лопатина, 2018; Kutcherov et al., 2018; Лопатина, Гусев, 2019). Однако известны и примеры отсутствия влияния фотопериода на температурные нормы развития и/или массы тела (Кучеров, Кипятков, 2011; Pazyuk et al., 2014). В чем может быть причина такой фотопериодической стабильности?

Во-первых, признак может не эволюционировать из-за отсутствия необходимой наследственной изменчивости или фенотипической пластичности, особенно вблизи границ ареала (Takahashi et al., 2016). В целом, как показывают эксперименты по оценке внутривидовой изменчивости (Parker, 1984) и искусственному отбору (Chippindale et al., 1997), особи насекомых широко варьируют по скорости развития, и эти различия имеют как генетическую, так и модификационную составляющую. Иными словами, скорость развития не фиксирована и может различаться как у разных генотипов, так и у одного генотипа в зависимости от условий, и поэтому отсутствие исходного материала для естественного отбора кажется маловероятным. Кроме того, в нашем предыдущем эксперименте с брянской популяцией *Chrysomela populi* (Kutcherov et al., 2011) было обнаружено влияние фотопериода и на термолабильность развития, и на массу тела, т. е. по крайней мере у этой популяции есть соответствующий запас фенотипической пластичности. Эксперименты различались тем, что в первой работе личинок выкармливали смесью листьев разного возраста (мягких и жестких), что привело к избыточной смертности, а в данной работе мы более строго контролировали качество корма, исключив из рациона жесткие листья. Такое изменение методики позволило повысить выживаемость, но нивелировало эффект фотопериода. Одновременное влияние пищи и длины дня на термолабильность преимагинального развития *Chrysomela populi* стало темой следующего проведенного нами эксперимента (Kutcherov, Lopatina, в печати).

Во-вторых, даже при наличии необходимой изменчивости признак может не эволюционировать, если не вносит существенного вклада в приспособленность (Lahti et al., 2009), и тогда фотопериодическая пластичность скорости развития или массы тела может не поддерживаться отбором по причине ее ненадобности. Для точной оценки

адаптивности фотопериодической пластичности необходимы наблюдения в полевых или полустественных условиях, а также лабораторные эксперименты с разными популяциями. Например, наши эксперименты с чешуекрылыми *Aglais io* (L.) и *Loxostege sticticalis* (L.) показали, что фотопериодическая пластичность скорости и термолабильности развития у одних популяций выражена, а у других – практически отсутствует (Рыжкова, Лопатина, 2015а, 2015б; Kutcherov et al., 2015). Таким образом, фотопериодическая стабильность температурных норм развития у четырех исследованных видов хризомелойдных жуков может быть лишь свойством конкретных популяций, в которых по той или иной причине отбор на скорость развития ослаблен, и не наблюдаться в других частях ареала.

В-третьих, вызванное фотопериодом ускорение, замедление развития или изменение термолабильности (т. е. наклона нормы реакции по отношению к оси температур) может повышать приспособленность особи к климатическим факторам, но приводить к негативным скоррелированным изменениям. Например, в случаях, когда зимовка возможна лишь на строго определенной стадии, форсированное развитие при позднесезонном фотопериоде может быть сопряжено с негативными последствиями для будущего выживания и размножения особи, такими как физиологические нарушения или дефицит запасных веществ (Gotthard, 2001).

В-четвертых, эксперименты в константных условиях лишь приблизительно моделируют процессы, протекающие в естественной среде, где и температура, и длина дня, и прочие факторы непостоянны во времени и неоднородны в пространстве. Так, наблюдаемое нами статистически значимое, но чрезвычайно слабое влияние фотопериода (см. также: Kutcherov et al., 2015, 2019; Лопатина и др., 2020) может быть отголоском более сильных реакций, которые проявились бы, например, если бы насекомое испытывало значительные ночные понижения температуры и/или постепенное изменение длины светового дня.

Таким образом, когда у насекомого отсутствует отчетливая реакция на сезонный экологический фактор (длину дня) в климатическом поясе с ярко выраженной сезонностью, вопросов возникает едва ли не больше, чем при наличии разнообразных форм фенотипической пластичности. Почему жизненный цикл данной популяции устроен именно так, а не иначе? Не является ли отсутствие фотопериодической пластичности результатом действия противонаправленных векторов естественного отбора? Подавляющее большинство экофизиологических экспериментов с насекомыми традиционно проводится в константных условиях, но не упускаем ли мы из виду важные адаптации, упрощая в эксперименте изучаемые факторы среды? Поиск ответов на эти вопросы – задача будущих исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований №№ 16-34-00534 (Д. А. Кучеров) и 20-04-00185 (Е. Б. Лопатина). Авторы благодарны профессору Мартину Холмструпу (Орхусский университет, Дания) за финансовую помощь в сборе материала в Канаде (проект «Genetic adaptation to freezing and thawing in enchytraeids» в рамках программы Европейской Комиссии «INTERACT»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богачева И. А., Замшина Г. А. 2010. Современное состояние фауны дендрофильных листоедов в зеленых насаждениях г. Екатеринбурга. В кн.: Н. Н. Никитина (отв. ред.). Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: материалы V научно-практической конференции. Ишим: Издательство ИППИ им. П. П. Ершова, выпуск 5, с. 132–135.
- 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://dx.doi.org/10.1134/S0367144518040019>
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство Ленинградского университета, 244 с.
- Дубешко Л. Н., Медведев Л. Н. 1989. Экология жуков-листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Издательство Иркутского университета, 224 с.
- Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 180 с.
- Кипятков В. Е., Лопатина Е. Б. 2010. Внутривидовая изменчивость температурных норм развития у насекомых: новые подходы и перспективы. Энтомологическое обозрение **89** (1): 33–61.
- Кучеров Д. А., Кипятков В. Е. 2011. Температурный и фотопериодический контроль преимагинального развития шавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae). Энтомологическое обозрение **90** (2): 249–271.
- 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://dx.doi.org/10.1134/S0367144519020035>
- Лопатина Е. Б., Кипятков В. Е., Балашов С. В., Кучеров Д. А. 2011. 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.
- Лопатина Е. Б., Резник С. Я., Овчинников А. Н., Овчинникова А. А., Безман-Мосейко О. С., Грищенко Е. В. 2020. Фенотипическая пластичность температурных норм развития азиатской божьей коровки *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae). Энтомологическое обозрение **99** (3): 495–519.
<https://doi.org/10.31857/S0367144520030016>
- Медников Б. М. 1977. Температура как фактор развития. В кн.: О. Я. Граевский, Б. М. Медников (ред.). Внешняя среда и развивающийся организм. М.: Наука, с. 7–52.
- Муравицкий О. С. 2015. К познанию куколок рода *Zeugophora* (Coleoptera, Chrysomelidae) Башкортостана. Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан **9**: 91–95.
- 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.
- 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.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 276 с.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2017. Летняя диапауза как особая сезонная адаптация насекомых: Разнообразие форм проявления, механизмов контроля и экологическое значение. Энтомологическое обозрение **96** (4): 665–703.
- Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. Journal of Statistical Software **67** (1): 1–48.
<https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bienkowski A. O. 2004. Leaf-Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New Key to Subfamilies, Genera, and Species. Moscow: Mikron-print, 278 p.
- Blanckenhorn W. U. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? The Quarterly Review of Biology **75** (4): 385–407.
<https://doi.org/10.1086/393620>
- Brown W. J. 1962. The American species of *Chrysolina* Mots. (Coleoptera: Chrysomelidae). The Canadian Entomologist **94** (1): 58–74.
<https://doi.org/10.4039/Ent9458-1>

- Burnham K. P., Anderson D. R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information – Theoretic Approach. New York: Springer, xxvi + 488 p.
- 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. <https://doi.org/10.2307/2402197>
- Chippindale A. K., Alipaz J. A., Chen H.-W., Rose M. R. 1997. Experimental evolution of accelerated development in *Drosophila*. I Developmental speed and larval survival. *Evolution* **51** (5): 1536–1551. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01477.x>
- Cox M. L. 1976. The Taxonomy and Biology of the British Chrysomelidae. PhD Thesis. Newcastle upon Tyne: Newcastle upon Tyne University, 404 p.
- Danks H. V. 1987. Insect Dormancy: An Ecological Perspective. Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), 432 p.
- El-Dessouki S. A., El-Awady S. M., El-Khawass K. A. M. H., Mesbah A. H., El-Dessouki W. A. A. 2014. Population fluctuation of some insect pests infesting sugar beet and the associated predatory insects at Kafr El-Sheikh Governorate. *Annals of Agricultural Science* **59** (1): 119–123. <https://doi.org/10.1016/j.aos.2014.06.016>
- Gotthard K. 2001. Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments. In: D. Atkinson, M. Thorndyke (eds). *Environment and Animal Development: Genes, Life Histories and Plasticity*. Oxford: BIOS Scientific Publishers Ltd., p. 287–303.
- Hilal A., Smlali M. M. 1992. Études des conditions de levée de la diapause imaginale de la casside, *Cassida vittata* Vill (Col., Chrysomelidae). *Al Awamia* **75**: 117–127.
- Hmimina M., Bendahou S. 2015. La casside de la betterave (*Cassida vittata* Wild, Col., Chrysomelidae) au Gharb: cycle de développement et stratégie de lutte. *Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires* **3** (3): 12–23.
- Honěk A., Jarošík V., Martinková Z. 2003. Effect of temperature on development and reproduction in *Gastrophysa viridula* (Coleoptera: Chrysomelidae). *European Journal of Entomology* **100**: 295–300. <https://dx.doi.org/10.14411/eje.2003.046>
- 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. <https://dx.doi.org/10.14411/eje.2018.060>
- 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., 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. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46421-3>
- 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>
- Lahti D. C., Johnson N. A., Ajie B. C., Otto S. P., Hendry A. P., Blumstein D. T., Coss R. G., Donohue K., Foster S. A. 2009. Relaxed selection in the wild. *Trends in Ecology & Evolution* **24** (9): 487–496. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.010>
- Menozzi C. 1930. Insetti Dannosi alla Barbabietola (Osservazioni ed Appunti Preliminari). Genova: Stab. Tipo-Litografia Narcisi & C., 98 p.
- Parker E. D., Jr. 1984. Reaction norms of development rate among diploid clones of the parthenogenetic cockroach *Pycnoscelus surinamensis*. *Evolution* **38** (6): 1186–1193. <https://doi.org/10.2307/2408627>
- 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://dx.doi.org/10.1111/jen.12079>
- Pinheiro J. C., Bates D. M. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. New York: Springer-Verlag, Inc., xvi+528 p.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Core Team. 2021. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-153. [Пакет R] [URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>] (дата обращения 17.02.2022).

- 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.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing [URL: <https://www.R-project.org/> (дата обращения 17.02.2022)].
- Roff D. A. 2002. *Life History Evolution*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 527 p.
- RStudio Team. 2020. RStudio: Integrated Development for R. Boston: RStudio PBC. [URL: <https://www.rstudio.com/> (дата обращения 26.12.2021)].
- Silfverberg H. 1994. Chrysomelidae in the Arctic. In: P. H. Jolivet, M. L. Cox, E. Petitpierre (eds). *Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae*. Dordrecht: Springer / Kluwer Academic Publishers, p. 503–510.
- Snaiki J., Nadif A., Ouhssine M. 2007. El establecimiento de una cartografía de algunas plagas de la remolacha azucarera de la región del Gharb en Marruecos. *Boletín de Sanidad Vegetal – Plagas* **33** (4): 581–588.
- Takahashi Y., Suyama Y., Matsuki Y., Funayama R., Nakayama K., Kawata M. 2016. Lack of genetic variation prevents adaptation at the geographic range margin in a damselfly. *Molecular Ecology* **25** (18): 4450–4460. <https://doi.org/10.1111/mec.13782>
- Warchałowski A. 2000. Chrysomelidae – stonkowate (Insecta: Coleoptera), część VII. In: *Fauna Polski – Fauna Poloniae*, vol. 22. Warszawa: Polskie Towarzystwo Entomologiczne, 359 p.
- West-Eberhard M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 794 p.

PHOTOPERIODIC INSENSITIVITY OF TEMPERATURE-DEPENDENT DEVELOPMENT IN SOME CHRYSOMELOID BEETLES (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE, MEGALOPODIDAE)

D. A. Kutcherov, E. B. Lopatina

Key words: leaf beetles, leaf-mining beetles, life history, photoperiod, plasticity, temperature, *Cassida*, *Chrysolina*, *Chrysomela*, *Zeugophora*.

SUMMARY

Temperature and photoperiod are among the major abiotic factors that control all the aspects of insect life histories, especially in temperate climates. Oftentimes, an insect is sensitive not to each of these two factors separately but rather to their joint action on the organism. For example, photoperiod can modify thermal reaction norms for development and body size, i.e., it does not simply change the average values of these traits but affects the very pattern of their temperature-dependence. Identification of such interactive effects requires a dedicated experimental design in which insects are being reared under various combinations of temperature and daylength. However, in some insect species coming from seasonal climates, active development and growth seem to be insensitive to photoperiod over the whole nonstressful temperature range. Here, we analyze and summarize the results of our laboratory experiments with four phytophagous chrysomeloid beetles: *Chrysolina hudsonica* from Canadian forest-tundra, *Zeugophora subspinosa* from urban greenbelts of St. Petersburg, *Chrysomela populi* from Bryansk forests of southwestern Russia, and *Cassida vittata* from Moroccan sugar beet plantations. These beetles differ in their seasonal occurrence, host plant preferences, and thermal phenotypes, and experience natural variation in daylength throughout their developmental period in the field. Nevertheless, under experimental conditions, their survivorship, developmental rate and body mass at maturity turn out to be insensitive or extremely weakly sensitive to photoperiod. Even though these are negative results, such counterexamples provide a key to better understanding how insect life histories evolve in seasonal climates. We conclude by discussing possible causes of the discovered photoperiodic insensitivity and some non-trivial implications of our findings for future research.

УДК 591.3 : 591.54 : 591.52 : 595.7 : 574.24

**СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ КЛОПОВ-СЛЕПНЯКОВ
(HETEROPTERA, MIRIDAE): ПОДСЕМ. PHYLIINAE,
ТРИБЫ PILOPHORINI, HALLODAPINI И PHYLINI**© 2022 г. Д. Л. Мусолин, ^{1*}А. Х. Саулич ^{2**}

¹ Санкт-Петербургский государственный лесотехнический
университет им. С. М. Кирова
Институтский пер., 5, литер «У», С.-Петербург, 194021 Россия
*e-mail: musolin@gmail.com

² Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, С.-Петербург, 199034 Россия
**e-mail: 325mik40@gmail.com

Поступила в редакцию 05.10.2021 г.

После доработки 14.02.2022 г.

Принята к публикации 14.02.2022 г.

Проанализированы литературные данные о сезонном развитии клопов-слепняков подсем. Phylinae, населяющих Голарктику. Рассмотрены сведения о 39 видах, входящих в три трибы (Pilophorini, Hallodapini и Phylini). Триба Pilophorini представлена в обзоре пятью видами, три из которых завершают одно поколение в году и зимуют на стадии яйца, однако нет оснований считать их годовые циклы облигатно моновольтинными, поскольку они изучены лишь в регионах с относительно прохладным климатом. Два других вида этой трибы (*Pilophorus confusus* и *P. typicus*) в регионах с более теплым климатом (Испания и Япония соответственно) поливольтинны, но зимуют также на стадии яйца. Данные для трех видов, входящих в трибу Hallodapini, свидетельствуют об их однотипном сезонном цикле с реализацией одно поколения в году и зимовкой на эмбриональной стадии. Наибольшее разнообразие сезонных циклов свойственно клопам трибы Phylini. Так, из пяти обсуждаемых в обзоре видов рода *Chlamydatus* два зимуют на стадии имаго, хотя в целом для сем. Miridae более характерна зимовка яиц. Поливольтинный сезонный цикл у трех видов этого рода, а у двух других (*Ch. allii* и *Ch. wilkinsoni*) число реализуемых поколений и зимующая стадия пока неизвестны. Из оставшихся 26 видов трибы Phylini у шести видов сезонный цикл поливольтинный, и они завершают в разных климатических поясах от двух до четырех поколений в год. К этой же трибе относится и бивольтинный *Campylomma verbasci*, который имеет редкую для полужесткокрылых сезонную адаптацию – смену кормовых растений в течение года, реализуемую разными поколениями (переход после зимовки с древесных растений на травянистые). Подсем. Phylinae характеризуется очень высоким разнообразием как видового состава, так и экофизиологических особенностей (таких, как пищевая специализация, вольтинизм, зимующая стадия, сезонная смена кормовых растений, проявление крылового полиморфизма и т. п.).

Ключевые слова: биологический метод контроля вредителей, вольгинизм, диапауза, длина дня, защита растений, личиночное развитие, полужесткокрылые, сезонная смена кормовых пород, сезонное развитие, сезонный полиморфизм, фотопериодическая реакция.

DOI: 10.31857/S0367144522010026

Настоящая статья продолжает серию публикаций о сезонных адаптациях полужесткокрылых семейства слепняков (Heteroptera: Miridae) (Саулич, Мусолин, 2019, 2020, 2021). Обзор посвящен видам одного из крупнейших в семействе подсем. Phylinae. Входящие в это подсемейство 6 всеветно распространенных триб объединяют более 440 родов. Наибольшее видовое разнообразие выявлено в областях со средиземноморским типом климата, пустынях и полупустынях. Помимо собственно Средиземноморья, Малой и Средней Азии в Палеарктике, это климатически соответствующие им юг северной Америки в Неарктике, Южная Африка, южная и центральная Австралия. Фауна умеренного пояса образована в основном представителями трех триб: Pilophorini (16 родов), Hallodapini (56 родов) и Phylini (более 230 родов) (Schuh, Schwartz, 1988; Cassis, Schuh, 2012; Schuh, Weirauch, 2020).

Основой для обзора послужила собственная база данных о публикациях по сезонным адаптациям полужесткокрылых, он-лайн базы данных «The Planetary Biodiversity Inventory (PBI) for Plant Bugs» (Schuh, 2012, 2021; Konstantinov, Namyatova, 2019) с информацией о распространении, пищевой специализации и экземплярах клопов, депонированных в музейных коллекциях (данные по состоянию на май 2021 г.). В обзор включены 39 видов, для которых есть хотя бы базовые сведения по фенологии и вольгинизму.

Триба **PILOPHORINI** Douglas et Scott, 1876

Триба Pilophorini представлена в Голарктике примерно 150 видами из 16 родов. Все изученные виды – хищники с дополнительным питанием на растениях, т. е. зоофитофаги. Они нередко связаны с определенными видами растений или типом растительности (Schuh, 1991; Cassis, Schuh, 2012; Schuh, Weirauch, 2020).

Род **PILOPHORUS** Hahn, 1826

Род *Pilophorus* объединяет около 130 видов, обитающих в разных зоогеографических областях, преимущественно в Голарктике и Ориентальной области. Клопы часто похожи на муравьев (мирмекоморфия), зоофитофаги, питаются тлями и другими мелкими насекомыми (Southwood, Leston, 1959; Cassis, Schuh, 2012; Yasunaga et al., 2021).

Pilophorus cinnamopterus (Kirschbaum, 1856).

Ареал европейско-сибирский. Вид широко распространен в Палеарктике (Винокуров и др., 2010), непреднамеренно завезен в Северную Америку (Ньюфаундленд) (Wheeler, Henry, 1992).

Обитает на соснах (*Pinus* spp.) и лиственницах (*Larix* spp.) (Southwood, Leston, 1959; Wheeler et al., 2006; Schuh, 2021). Зоофитофаг. Питается тлями (в основном из трибы Cinarini), незрелыми шишками, хвоей и смолистыми выделениями деревьев (Kullenberg, 1944; Southwood, Leston, 1959; Wheeler, 2001). Клопы не только похожи на муравьев внешне, но имитируют и их поведение, что характерно для истинной мимикрии (Wheeler et al., 2006).

Вид моновольтинный. Зимуют яйца. В Швеции, Англии и Франции имаго окрыляются во второй половине июля и обычно доживают до начала октября (Kullenberg, 1944; Southwood, Leston, 1959; Ehanno, 1987). По данным этикеток музейных коллекций, имаго массово регистрируют в природе с июня по сентябрь (табл. 1; Schuh, 2021).

Pilophorus clavatus (Linnaeus, 1767).

Ареал голарктический (Винокуров и др., 2010).

Как в европейской части, так и на Дальнем Востоке России, вид отмечен на большом числе видов широколиственных пород деревьев и на кустарниках, особенно часто встречаясь на ивах (*Salix* spp.) (Кержнер, 1988). В Канаде и США вид известен на ивах (Kelton, 1980; Wheeler et al., 2006), дубах (*Quercus* spp.) и кизиле (*Cornus* spp.) (Schuh, Schwartz, 1988).

Дает одно поколение в году. Зимуют яйца. В Англии личинки встречаются в июне–июле, имаго – с июля по сентябрь (Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021). Такие же сроки сезонного развития указаны и для Дальнего Востока России (Кержнер, 1988). Имаго массово регистрируют с июля по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Pilophorus confusus (Kirschbaum, 1856).

Ареал европейско-сибирский; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Винокуров и др., 2010).

Обычно живут на лиственных деревьях и кустарниках (Schuh, 2021).

Диапаузирующие яйца переживают зиму в молодых ветвях различных древесных пород. В Англии имаго обычны в июле–августе (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Сезонный цикл *P. confusus* исследован на юге Европы (Ramirez-Soria et al., 2018, 2019; как *P. gallicus* Remane, 1954), где он играет важную роль в регулировании численности грушевой медяницы *Cacopsylla pyri* (L.) (Homoptera: Psyllidae) и других мелких членистоногих, вредящих грушам (Rosaceae: *Pyrus communis* L.). В Испании (провинция Мурсия (Murcia): 38,4° с. ш., 1,1° з. д.) *Pilophorus confusus* завершает три перекрывающихся поколения в году. Активные стадии этого вида встречаются на грушевых деревьях с марта по начало ноября (Sanchez, Ortin-Angulo, 2012). Зимовка протекает на стадии яйца. На основании трехлетних наблюдений было установлено, что первые личинки появляются с конца марта по конец апреля, имаго первого поколения окрыляются в середине мая. При умеренной температуре и удлиняющемся световом дне они образуют первый (весенний) пик численности клопа. Второй (летний) и максимально выраженный в году пик численности имаго приходится на период наиболее высоких температуры воздуха и продолжительности дня. Третий (осенний) пик численности сопряжен с убыванием температуры и продолжительности дня. С середины октября клопы постепенно исчезают из поля зрения (Ramirez-Soria et al., 2018).

В лабораторных условиях установлено, что при содержании клопов в длиннодневных (ДД) условиях 16 ч света и 8 ч темноты в сутки идет активное развитие всех стадий, а в короткодневных (КД) условиях 9 ч света и 15 ч темноты формируется эмбриональная диапауза. В отличие от многих других насекомых, также зимующих на

Таблица 1. Основные характеристики сезонного развития клопов-слепняков подсем. Phylinae

Триба, вид	Страна (регион)	Число поколений в году	Сроки находок имаго в природе, в том числе по данным музейных коллекций (м. к. *)	Зимующая стадия	Источник данных
PILOPHORINI					
<i>Pilophorus</i> <i>stigmatopterus</i>	Англия	1	Июль – начало октября	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Швеция	1	– **	Яйцо	Kullenberg, 1944
	Франция	1	–	Яйцо	Ehanno, 1987
<i>P. clavatus</i>	Европа, Северная Америка	1	М. к.: июнь–сентябрь (февраль – 1)	–	Schuh, 2021 (115 записей)
	Англия	1	Июль–сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>P. confusus</i>	Европа, Северная Америка	1	М. к.: июнь–сентябрь (январь – 1)	–	Schuh, 2021 (336 записей)
	Англия	1	Июль–август	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>P. perplexus</i>	Испания, Франция	3	До середины октября	Яйцо	Sanchez, Ortin-Angulo, 2012
	Европа, Северная Америка	–	М. к.: июнь–август (январь–июнь по 1–6; сентябрь – 6)	–	Schuh, 2021 (265 записей)
	Англия	1	Июль–октябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>P. typticus</i>	Европа, Северная Америка	–	М. к.: июнь–сентябрь (январь – 4, май – 2)	–	Schuh, 2021 (549 записей)
	Япония Азия	до 4 –	Активен почти круглогодично М. к.: май–декабрь	Нет –	Yasunaga et al., 2021 Schuh, 2021 (29 записей)

НАЛЛОДАРИНИ

<i>Hallodapus montandoni</i>	Англия	1	Конец июля – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Евразия	1	М. к.: май–август (сентябрь – 3, октябрь – 1)	–	Schuh, 2021 (198 записей)
<i>H. rufescens</i>	Англия	1	Начало июля – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Евразия	1	М. к.: июль (июнь – 6, август – 6)	–	Schuh, 2021 (25 записей)
<i>Systellonotus triguttatus</i>	Англия	1	Конец мая – август	Яйцо	Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959
	Евразия	1	М. к.: май–август (сентябрь – 4)	–	Schuh, 2021 (231 запись)

РНУЛИНИ

<i>Atomoscelis onusta</i>	Казахстан	3	–	Яйцо	Асанова, Искаков, 1977
	Евразия, Северная Африка, Северная Америка	–	М. к.: март–октябрь (январь – 2, декабрь – 5)	–	Schuh, 2021 (2313 записей)
<i>Atractotomus magnicornis</i>	Англия	1	Конец июня – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Европа, Северная Америка	–	М. к.: июнь–август	–	Schuh, 2021 (733 записи)
<i>A. mali</i>	Англия	1	Конец июня – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Швеция	1	–	Яйцо	Kullenberg, 1944
	Норвегия	1	Июль – середина августа	Яйцо	Jonsson, 1985
	Канада	1	–	Яйцо	Ehanno, 1987
	Европа, Северная Америка, Средняя Азия	–	М. к.: июнь–август (январь – 3, май – 6, сентябрь – 2)	–	Schuh, 2021 (180 записей)

Таблица 1 (продолжение)

Триба, вид	Страна (регион)	Число поколений в году	Сроки находок имаго в природе, в том числе по данным музейных коллекций (м. к. *)	Зимующая стадия	Источник данных
<i>Samydomma verbasci</i>	Норвегия	1	Июль–октябрь	Яйцо	Jonsson, 1985
	Англия	2	Июнь–июль и август–октябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Испания	2	Июнь–июль и август–ноябрь	Яйцо	Torres et al., 1999
	Иран	3	–	–	Pourhadji, 2001
	Канада	2–4	Сентябрь–октябрь (последнее поколение)	Яйцо	Thistlewood, Smith, 1996
<i>Chlamydatus allii</i>	Евразия, Северная Америка	–	М. к.: май–сентябрь (январь – 5, апрель – 3, октябрь – 1)	–	Schuh, 2021 (764 записи)
	Казахстан	–	–	Имаго	Асанова, Искаков, 1977
	Россия	–	М. к.: июль и сентябрь (апрель – 1, июнь – 7, август – 4)	–	Schuh, 2021 (46 записей)
<i>Ch. evanescens</i>	Англия	2	Июнь–июль; конец августа – октябрь	Имаго	Southwood, Leston, 1959
	Швеция	2	–	Имаго	Kullenberg, 1944
	Евразия (юго-восток)	–	М. к.: август (апрель – 1, июль – 9, сентябрь – 1)	–	Schuh, 2021 (38 записей)
<i>Ch. pulicarius</i>	Казахстан	2	Май–ноябрь	Яйцо	Асанова, Искаков, 1977
	Голарктика	–	М. к.: июнь–август (январь – 1, май – 2, сентябрь – 3)	–	Schuh, 2021 (445 записей)
<i>Ch. pullus</i>	Англия	2	Май – начало июля и конец июля – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Казахстан	2–3	Конец мая – ноябрь	Яйцо	Асанова, Искаков, 1977
	Голарктика	–	М. к.: май–август (январь – 1, сентябрь – 8)	–	Schuh, 2021 (309 записей)

<i>Chlamydatus wilkinsoni</i>	Англия	–	Май–август	–	Southwood, Leston, 1959
<i>Compsidolon salicellum</i>	Голарктика	–	М. к.: июль–август (июнь – 4, сентябрь – 1)	–	Schuh, 2021 (106 записей)
	Англия	1	Конец июля – октябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959; Butler, 1923
	Евразия, Северная Америка	–	М. к.: июль–август (апрель – 1, июнь – 4, сентябрь – 7)	–	Schuh, 2021 (102 записи)
<i>Europiella artemisiae</i>	Казахстан	1–4	–	Яйцо	Асанова, Искаков, 1977
	Англии	2	Конец июня – июль и конец августа – октябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>Eu. decolor</i>	Голарктика	–	М. к.: апрель–октябрь (январь – 7, февраль – 6, март – 1, ноябрь – 4, декабрь – 2)	–	Schuh, 2021 (2230 записей)
	Англия	1	Конец июня – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>Megalocoleus molliculus</i>	Голарктика	–	М. к.: февраль–октябрь (январь – 9, ноябрь – 4, декабрь – 3)	–	Schuh, 2021 (1397 записей)
	Англия	1	Начало июля – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>M. tanacetii</i>	Евразия, Северная Америка	–	М. к.: май–август (январь – 12, март – 1, апрель – 1, сентябрь – 2, октябрь – 2)	–	Schuh, 2021 (933 записей)
	Англия	1	Середина июля – начало сентября	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>Monosynamma bohemanni</i>	Евразия	–	М. к.: июль–август (январь – 9)	–	Schuh, 2021 (144 записей)
	Англия	1	Конец июня – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Голарктика	–	М. к.: июль–сентябрь (январь – 2, апрель – 3, май – 2)	–	Schuh, 2021 (861 запись)

Таблица 1 (продолжение)

Триба, вид	Страна (регион)	Число поколений в году	Сроки находок имаго в природе, в том числе по данным музейных коллекций (м. к. *)	Зимующая стадия	Источник данных
<i>Parapsallus vitellinus</i>	Англия	1	Конец июня – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
<i>Phoenicocoris obscurellus</i>	Англия	1	Середина июня – конец августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Евразия	–	М. к.: июнь–август	–	Schuh, 2021 (181 запись)
<i>Phylus coruli</i>	Англия	1	Конец июня – начало сентября	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Евразия, Северная Америка	–	М. к.: июнь–август (январь – 2, май – 1)	–	Schuh, 2021 (156 записей)
<i>Ph. melanocephalus</i>	Англия	1	Июнь – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Европа	–	М. к.: июнь–июль (январь – 1, март – 1, май – 4, август – 5)	–	Schuh, 2021 (109 записей)
<i>Plagiognathus arbustorum</i>	Англия	1	Июль–сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Казахстан	1	Июнь–октябрь	Яйцо	Асанова, Искаков, 1977
	Голарктика	–	М. к.: май–сентябрь (январь – 20, февраль – 4)	–	Schuh, 2021 (1313 записей)
<i>P. chrysanthemii</i>	Англия	1	Конец июня – октябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Канада	1	Конец июня – начало сентября	Яйцо	Curry, 1963

<i>Plexiodema pinetella</i>	Англия	—	Середина июня – конец июля	—	Southwood, Leston, 1959
	Евразия	—	М. к.: май–июль (апрель – 2, август – 5)	—	Schuh, 2021 (144 записи)
<i>P. stlaniki</i>	Япония	1	Июнь–июль	Яйцо	Yasunaga, 2003
	Азия	—	М. к.: июнь	—	Schuh, 2021 (42 записи)
<i>Psallus ambiguus</i>	Англия	1	Конец мая – август	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Норвегия	1	Середина июня – середина июля	Яйцо	Jonsson, 1985
	Евразия	—	М. к.: июнь–июль (май – 6, август – 4)	—	Schuh, 2021 (163 записи)
<i>Ps. betuleti</i>	Англия	1	Конец мая – август	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Голарктика	—	М. к.: май–сентябрь (январь – 1)	—	Schuh, 2021 (318 записей)
<i>Ps. falleni</i>	Англия	—	Конец июля – сентябрь	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Голарктика	—	М. к.: июль–август (июнь – 4, сентябрь – 6, октябрь – 1)	—	Schuh, 2021 (206 записей)
<i>Ps. lepidus</i>	Англия	2	Июнь – начало сентября	—	Southwood, Leston, 1959
	Голарктика	—	М. к.: июль (январь – 1, март – 1, май – 4, июнь – 4, август – 7)	—	Schuh, 2021 (29 записей)
<i>Ps. luridus</i>	Англия	1	Середина июня – начало августа	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Евразия	—	М. к.: июль–август (июнь – 4, сентябрь – 1)	—	Schuh, 2021 (77 записей)

Таблица 1 (продолжение)

Триба, вид	Страна (регион)	Число поколений в году	Сроки находок имаго в природе, в том числе по данным музейных коллекций (м. к. *)	Зимующая стадия	Источник данных
<i>Pseudatomoscelis seriatus</i>	США (Техас)	4-5	Май-ноябрь	Яйцо	Gaylor, Sterling, 1977
<i>Solenoxiphus artemisiae</i>	Северная Америка	–	М. к.: март-октябрь (январь – 1, февраль – 2, декабрь – 1)	–	Schuh, 2021 (1126 записей)
	Туркмения	2	Май (?), июнь – начало июля	–	Каплин, 1993
	Азия	–	М. к.: май	–	Schuh, 2021 (6 записей)
<i>Tythus rugmaeus</i>	Англия	1	Середина июля – начало сентября	Яйцо	Southwood, Leston, 1959
	Голарктика	–	М. к.: июнь-август (январь – 2, апрель – 1, май – 1, сентябрь – 2)	–	Schuh, 2021 (149 записей)

Примечание. * – сведения о регистрации имаго по данным этикеток в музейных коллекциях приведены в строке после обозначения «М. к.» и даны по онлайн базе данных «The Planetary Biodiversity Inventory (PBI) for Plant Bugs» (Schuh, 2021) по состоянию на 08.05.2021 в следующем формате: период указан для месяцев, в течение которых зарегистрировано 10 и более экземпляров (в каждом), а далее в скобках приведены сведения по месяцам, в течение которых зарегистрировано менее 10 экз. (в каждом). Следует учитывать, что данные за январь могут быть менее точными, чем за остальные месяцы, так как если дата сбора имаго не указана на этикетке, а графа «Collection date» обязательна для заполнения в базе данных, то нередко при внесении сведений в базу вводят техническую дату 01.01. В графе «Источник данных» указано общее количество записей в базе данных по этому виду (на 08.05.2021). ** «←» – нет данных.

эмбриональной стадии, влияние температуры (18 и 23 °С) на индукцию эмбриональной диапаузы у *P. confusus* в условиях эксперимента проявилось слабо. Самки откладывают две категории яиц: недиапаузирующие и диапаузирующие. Из недиапаузирующих яиц при температуре 25 °С и ДД через 15 дней отрождаются личинки. Из диапаузирующих яиц после их реактивации (90 дней в пониженной температуре 6 °С и ДД) в условиях инкубации (25 °С и ДД) личинки начинают отрождаться в среднем через 22.3 ± 0.5 дня (Ramirez-Soria et al., 2019).

Проявилась эта закономерность и в природных условиях юго-востока Испании. Количество активно развивающихся (т. е. недиапаузирующих) яиц было наибольшим в первом поколении *P. confusus*, наименьшим – в третьем поколении, тогда как количество диапаузирующих яиц наоборот возрастало в последнем поколении. При этом было обнаружено три категории самок. Самки первой категории откладывали только активно развивающиеся (недиапаузирующие) яйца, второй категории – только диапаузирующие яйца. Самки третьей категории откладывали как те, так и другие яйца одновременно. Доля самок, откладывающих смешанные кладки, мало различалась в разных поколениях (от 14.3 до 25.0 %). В отличие от этого доли самок, откладывающих активно развивающиеся яйца и диапаузирующие яйца, сильно различались в разных поколениях: самки первой категории преобладали в весеннем поколении (66.7 %), и их доля сильно сокращалась в осеннем, а самок второй категории, наоборот, было мало в весеннем поколении и их доля возрастала в осеннем (85.7 %; рис. 1; Ramirez-Soria et al., 2018).

***Pilophorus perplexus* Douglas et Scott, 1875.**

Распространен в Европе, Северной Африке (о. Мадейра, Алжир, Марокко, Тунис) и Азии (Грузия, Армения, Азербайджан, Иран). Вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999; Schuh, 2021).

Обычно живет на лиственных деревьях и кустарниках (Schuh, 2021).

Изучен на юге Англии, где обычен на дубах (*Quercus* spp.). Имаго встречаются с июля по октябрь, питаются тлями (особенно из подсем. Lachninae), уничтожают яйца и гусениц младших возрастов яблонной плодовой гусеницы, паутиных клещиков и других мелких беспозвоночных. Зимующие яйца откладывают в молодые веточки растений-хозяев. Личинки отрождаются в мае–июне следующего года. Одно поколение в году (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

***Pilophorus typicus* (Distant, 1909).**

Распространен в Юго-Восточной Азии (Kerzhner, Josifov, 1999; Yasunaga et al., 2014, 2021; Schuh, 2021).

Питается на различных травянистых растениях, в том числе овощных культурах – поражает огурцы, баклажаны, красный перец, тыквы и др. Нередко вредит в теплицах. Личинки встречаются на растениях семейств Acanthaceae, Asteraceae, Convolvulaceae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Rutaceae, Solanaceae, Urticaceae. Зоофитофаг, нападает на трипсов, белокрылок, цикадок и паутиных клещей, экологически тесно связан с муравьями (Yasunaga et al., 2021).

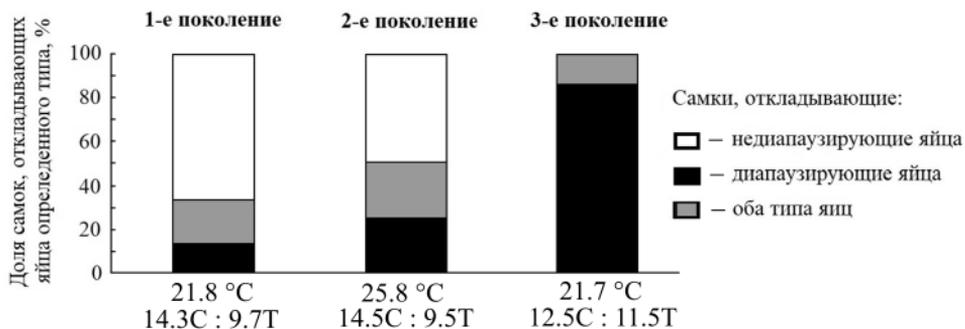


Рис. 1. Доли самок *Pilophorus gallicus* Remane, откладывающих диапаузирующие, недиапаузирующие яйца и оба типа яиц вместе (в одной кладке) в природных условиях в провинции Мурсия (Испания, 38.4° с. ш., 1.1° з. д.; по: Ramirez-Soria et al., 2018).

Под гистограммой приведены усредненные данные о температуре (°C) и длине дня (фотофаза : скотофаза; С : Т) в течение недели, предшествующей датам сбора самок в природе).

На юге Японии (острова Кюсю и Рюкю) *P. typicus* активен почти круглогодично, и в течение года встречаются все стадии развития. В г. Нагасаки (Nagasaki; 32.8° с. ш., 129.9° в. д.), по многолетним наблюдениям, завершает 4 поколения за год (Yasunaga et al., 2021). Имаго в основном регистрируют с мая по декабрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

В связи с перспективностью применения этого вида против *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae), основного вредителя табака в странах Юго-Восточной Азии, *P. typicus* исследован в Японии (г. Нанкоку (Nankoku), о. Сикоку, префектура Коти (Кочи) (Kochi Prefecture), 33.6° с. ш., 133.6° в. д.). В лабораторных условиях с использованием в качестве корма листьев очитка *Sedum rubrotinctum* (Saxifragales: Crassulaceae) и замороженных яиц *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) изучены показатели развития всех стадий от яйца до имаго в широком диапазоне температур от 17.5 до 30.0 °C (Nishikawa et al., 2010). Обнаружено, что длительность развития отдельных стадий сильно зависит от температуры (72.0 ± 4.5 дня от яйца до имаго при 17.5 °C и 20.7 ± 1.1 при 30.0 °C; средние ± SD), но мало различается у особей разных полов (Nishikawa et al., 2010).

В пределах интервала температур 17.5–30.0 °C установлены уравнения регрессии скорости развития (для самок: $1/Y = -0.0337 + 0.0028T$, $r^2 = 0.9953$; и самцов: $1/Y = -0.0340 + 0.0028T$, $r^2 = 0.9854$, где Y – длительность развития, T – температура). Определены нижние температурные пороги и суммы эффективных температур для завершения развития от яйца до имаго (для самок: 12.0 °C и 357.1 гр.-дн.; для самцов: 12.1 °C и 357.1 гр.-дн. соответственно). В результате исследований был сделан вывод о том, что наиболее благоприятны для разведения *P. typicus* температуры, близкие к диапазону 25.0–27.5 °C, однако корм, использованный для разведения клопов в данных экспериментальных условиях, слишком дорог, и для экономической эффективности применения этого вида в качестве агента биометода необходим поиск

альтернативного кормового ресурса для поддержания культуры (Nishikawa et al., 2010).

Триба HALLODAPINI Van Duzee, 1916

Эта сравнительно небольшая всеветно распространенная триба объединяет 64 рода (Cassis, Schuh, 2012). Большинство видов этой трибы связано с муравьями, на которых многие виды похожи.

Род HALLODAPUS Fieber, 1858

Halodapus montandoni Reuter, 1895.

Распространен в Европе, на Кавказе и в Средней Азии, на восток до Монголии и Северо-Западного Китая (Kerzhner, Josifov, 1999; Konstantinov, Vinokurov, 2011).

В Англии встречается на лугах, обычно на голой земле между дерновинами злаков. Клопы этого вида нападают на рыжих лесных муравьев *Myrmica scabrinodis* Nylander (Hymenoptera: Formicidae), с которыми обычно обитают совместно. Полнокрылые особи крайне редки.

Одно поколение в году. Зимуют яйца. Личинки появляются в начале июня, имаго окрыляются в конце июля и обычно доживают до сентября (Southwood, Leston, 1959). Судя по материалам музейных коллекций, имаго массово регистрируют с мая по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Halodapus rufescens (Burmeister, 1835).

Ареал европейско-сибирский (Винокуров и др., 2010).

Типичный обитатель поверхности почвы. Предпочитает открытые, хорошо прогреваемые биотопы; в частности, в Сибири обычен на лугах (Винокуров, Канюкова, 1995). По наблюдениям в Англии, это обитатель вересковых пустошей. Большая часть популяций представлена короткокрылой формой, длинокрылые особи редки (Southwood, Leston, 1959).

В году одно поколение. В Англии имаго окрыляются в начале июля и доживают до сентября. Зимуют яйца (Southwood, Leston, 1959). Имаго регистрировали с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род SYSTELLONOTUS Fieber, 1858

Systellonotus triguttatus (Linnaeus, 1767).

Распространен в Европе, в Азии обнаружен в Армении, Казахстане и Тюменской обл. России (Винокуров, Канюкова, 1995; Kerzhner, Josifov, 1999; Konstantinov, Namyatova, 2008).

В Англии заселяет открытые песчаные участки, заросшие вереском, обычно по соседству с внешне сходными с ними муравьями *Formica fusca* L. или *Lasius niger* (L.). Зоофитофаги. На всех стадиях развития питаются и растительной, и животной пищей, при этом замечено, что клопы никогда не нападают на живых муравьев. В качестве растительной пищи используют сок бутонов, молодых побегов и незрелых плодов ве-

реска и овсяницы овечьей (*Festuca ovina*), сосут также «медвяную росу», могут питаться на галлах на ивах. Животную пищу в основном составляют тли. Самцы всегда полнокрылые, самки, внешне напоминающие муравьев, обычно короткокрылые (Southwood, Leston, 1959).

Зимуют яйца, отложенные в трещины коры (например, ивы ползучей *Salix repens*). Личинки отрождаются весной следующего года. Имаго встречаются с конца мая до середины августа. Одно поколение в году. Имаго массово регистрируют с мая по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Триба PHYLINI Douglas et Scott, 1865

Одна из крупнейших триб подсем. Phylinae, объединяющая более 136 палеарктических родов и более 100 родов из Неарктики (Cassis, Schuh, 2012; Schuh, Weirauch, 2020).

Род ATOMOSCELIS Reuter, 1875

Atomoscelis onusta (Fieber, 1861) (пятнистый слепняк).

Ареал западно-центральнопалеарктический; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Винокуров и др., 2010).

Трофически связан с дикорастущими маревыми (амарантовыми), повреждает многие сельскохозяйственные культуры – свеклу, кукурузу, тыкву, дыни (Асанова, Искаков, 1977; Винокуров, Канюкова, 1995; Schuh, 2021).

Зимуют яйца. В Казахстане развиваются три поколения в году. Длительность преимагинального развития составляет около одного месяца (Асанова, Искаков, 1977). Имаго обычны с марта по октябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род ATRACTOTOMUS Fieber, 1858

Atractotomus magnicornis (Fallén, 1807).

Ареал европейский; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999).

По наблюдениям в Англии, обычно живет на елях (*Picea* spp.), редко селится на других хвойных породах (Southwood, Leston, 1959), известен с многих видов сосен (*Pinus* spp.) (Schuh, 2021).

Зимуют яйца. Личинки достигают имагинальной стадии в конце июня – начале июля. Имаго доживают до сентября. Яйца откладывают на кормовые растения, личинки отрождаются весной следующего года. Одно поколение в году (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (табл. 1; Schuh, 2021).

Atractotomus mali (Meyer-Dür, 1843).

Ареал палеарктический; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999).

Фитозоофаг. Питается паутиными клещами, тлями и их сладкими выделениями, гусеницами и куколками чешуекрылых и другими мелкими насекомыми. В Казахстане

известен как хищник, уничтожающий гусениц яблонной моли в их гнездах (Асанова, Исакаов, 1977). Склонен к каннибализму (Collyer, 1953). Основные кормовые растения – деревья и кустарники сем. розоцветных (Rosaceae), хотя находили и на растениях многих других семейств, в том числе хвойных (Schuh, 2021).

В Европе и на севере Северной Америки (в Канаде) сезонный цикл моновольтинный (Kullenberg, 1944; Jonsson, 1985; Ehanno, 1987). По наблюдениям в Англии, зимуют яйца, имаго встречаются с конца июня по начало августа. Одно поколение в году (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род *CAMPYLOMMA* Reuter, 1878

Campylomma verbasci (Meyer-Dür, 1843) (слепняк коровяковый, mullein plant bug).

Ареал западнопалеарктический: вся Северная Африка, Европа, Закавказье, Турция, Средняя Азия и северо-восток Китая (Konstantinov, Vinokurov, 2011). Только в 1930-х годах обнаружен на Британских островах (Wheeler, Henry, 1992). В Северной Америке – адвентивный вид (Kerzhner, Josifov, 1999).

В Европе коровяковый слепняк рассматривался как нейтральный для сельского хозяйства вид, однако в 1990 г. отмечен его значительный вред в яблонево-садах в Нидерландах, Бельгии и Болгарии (Wheeler, 2000a, 2000b). Фитозоофаг, питается мелкими насекомыми (трипсами, белокрылками, тлями, мелкими гусеницами). В Казахстане в массе размножается на хлопке, где питается паутиными клещиками (Асанова, Исакаов, 1977). Был найден на многих листовных породах деревьев (Schuh, 2021).

На большей части европейского ареала клопы завершают два поколения за год (Southwood, Leston, 1959; Niemczyk, 1978; Torres et al., 1999), в Норвегии (60° с. ш.) – одно поколение (Skanland, 1980; Jonsson, 1983, 1985), в Иране – три (Pourhadji, 2001). Зимуют яйца в состоянии диапаузы (Thistlewood, Smith, 1996). Имаго массово регистрируют с мая по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Для клопов этого вида характерна смена кормовых растений в течение года. Личинки первого (перезимовавшего) поколения питаются на древесной растительности. Окрыляющиеся имаго этого поколения в июне–июле перелетают на травянистые растения, чаще на коровяк (*Verbascum thapsus*), где дают начало второму поколению, полностью развивающемуся на травах. Имаго второго поколения в августе–октябре возвращаются с трав на древесные растения, преимущественно на яблони и груши, где откладывают зимующие яйца в стебли молодых побегов (Southwood, Leston, 1959).

Сезонное развитие *C. verbasci* подробно исследовано в Канаде, поскольку после натурализации этого вида на североамериканском континенте обнаружилась его существенная вредоносная деятельность на плодовых деревьях. Личинки младших возрастов, питаясь на завязывающихся плодах яблонь и груш, наносят уколы, которые впоследствии проявляются в виде темных корковых рубцов. Это снижает качество плодов и их коммерческую стоимость. В то же время, будучи хищниками, личинки *C. verbasci* уничтожают мелких насекомых, однако в общем экономическом балансе вред, причиняемый личинками при питании на яблонях, превосходит их полезность как хищников. В противоположность этому, на грушевых деревьях *C. verbasci* является важнейшим хищником, уничтожающим грушевую медяницу (*Psylla pyri* L.),

поэтому сохранение этого хищного клопа на грушах считается оправданным (Thistlewood, Smith, 1996).

В Канаде (Ричмонд, Британская Колумбия [49.2° с. ш., 123.1° з. д.] и Онтарио, Квебек [46.8° с. ш., 71.2° з. д.]) обычно вид дает два или три поколения за сезон, в редкие годы – даже четыре. Личинки первого поколения выходят из перезимовавших яиц в начале мая, одновременно с началом цветения яблонь и груш. В некоторые годы в течение 3–4 дней отрождается до 50 % личинок. Они живут в соцветиях или в паутинных гнездах, образованных гусеницами. В начале июня большая часть окрыляющихся имаго перелетают на травянистые растения и образуют здесь несколько поколений, из которых имаго последнего в сентябре–октябре возвращаются на фруктовые деревья и откладывают зимующие яйца (Thistlewood et al., 1990; Thistlewood, Smith, 1996).

В лабораторных условиях разными авторами установлена длительность развития личинок *C. verbasci*. Завершение этой стадии требует 23 дня при температуре 21 °С (McMullen, Jong, 1970), 21 день при 22 °С (Smith, Borden, 1991) и 16 дней при температуре 23 °С (Niemczyk, 1978). Питание животной пищей при этом обязательно, хотя пыльца цветущих растений может частично возмещать недостаток белковой пищи (Bartlett, 1996).

На основе результатов лабораторных исследований, полученных при разных константных температурах, предложена модель, позволяющая прогнозировать сроки отрождения личинок из перезимовавших яиц в природных условиях (Judd, McBrien, 1994).

Род CHLAMYDATUS Curtis, 1833

Chlamydatus allii V. G. Putshkov, 1959 (луковый прыгающий клопик).

Ареал евразийский степной (Винокуров и др., 2010).

В европейской части России отмечен на диких видах чеснока (*Allium* spp.), вредит луку-порею (*Allium porrum* L.) (Винокуров и др., 2010).

Зимуют имаго (Асанова, Искаков, 1977). В России имаго регистрировали в июле и сентябре, в остальные месяцы – единично (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Chlamydatus evanescens (Boheman, 1852).

Ареал евразийский (Kerzhner, Josifov, 1999).

Питается на перечнике (*Lepidium* spp.) и реже – на очитке (*Sedum* spp.) (Southwood, Leston, 1959).

В Англии завершает два поколения в году. Имаго летнего поколения окрыляются в июне – начале июля, осеннего – в конце августа – сентябре и даже в октябре. Имаго второго поколения зимуют и активизируются в мае следующего года. Яйца откладывают на листья кормового растения, с цветом молодых листьев которого гармонирует окраска отрождающихся личинок (Southwood, Leston, 1959). Зимовка *Ch. evanescens* на стадии имаго отмечена также в Швеции (Kullenberg, 1944). Имаго обычны в августе (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Chlamydatus pulicarius (Fallén, 1807).

Ареал голарктический (Schuh, Schwartz, 2005; Schuh, 2021).

В Сибири чаще встречается на лугах (Винокуров, Канюкова, 1995). Подобно *Ch. pullus*, *Ch. pulicarius* – многоядный вид (Пучков, 1972; Schuh, 2021). В Казахстане обнаруживается также на кукурузе, свекле, гречихе.

Зимуют яйца. Дает два поколения в году (Асанова, Исакаев, 1977). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Chlamydatus pullus (Reuter, 1870) (черный слепняк).

Ареал голарктический (Schuh, Schwartz, 2005; Винокуров и др., 2010).

Вредит многим полевым и огородным культурам, но более обычен на люцерне, эспарцете и клевере.

В Казахстане большей частью дает два поколения в год, на юге – три поколения. Имаго встречаются с конца мая до поздней осени. Зимуют яйца (Асанова, Исакаев, 1977).

Исследован в Англии, где клопы часто попадают на щавеле (*Rumex* spp.) и горце птичьим (*Polygonum aviculare* L.), но основными кормовыми растениями для них служат клевер ползучий (*Trifolium repens* L.) и люцерна хмелевидная (*Medicago lupulina* L.). В год завершают два поколения. Имаго первого поколения появляются в конце мая – начале июня, второго – в конце июля, и отдельные его особи доживают до конца сентября. Зимуют яйца. Имаго обоих полов всегда полнокрылые (Southwood, Leston, 1959).

Имаго массово регистрируют с мая по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Chlamydatus wilkinsoni (Douglas et Scott, 1866).

Ареал голарктический циркумполярный (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

В Сибири обитает на марях, часто на болотах, в горных тундрах (Винокуров, Канюкова, 1995).

В Англии имаго встречаются с мая до августа. Обычно короткокрылые; длиннокрылые особи обоих полов очень редки (Southwood, Leston, 1959). В разных частях ареала имаго наиболее обычны в июле и августе (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род **COMPSIDOLON** Reuter, 1899

Compsidolon salicellum (Herrich-Schaeffer, 1841).

Ареал европейско-сибирский; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Винокуров и др., 2010).

Живет на ежевике и других травянистых и древесных растениях, в частности на орешнике (*Corylus avellana* (L.) H. Karst.), ивах (*Salix* spp.), ольхе (*Alnus* spp.), яблонях (*Malus* spp.) (Schuh, 2021). Зоофитофаг. Нападает на мелких насекомых и клещей.

В Англии встречается с конца июля по октябрь. Зимуют яйца (Southwood, Leston, 1959).

Род *EUROPIELLA* Reuter, 1909

Europiella artemisiae (Becker, 1864) (полынный слепняк).

Ареал голарктический (Schuh, 2004; Винокуров и др., 2010).

Вредитель огородных и полевых культур. В дикой природе трофически связан только с разными видами полыни (*Artemisia* spp.) (Асанова, Исакаев, 1977).

Зимуют яйца. Поливольтинный вид. В северных областях Казахстана дает одно или два поколения в году, на юге – три или четыре поколения (Асанова, Исакаев, 1977). Исследован в Англии, где тоже дает два поколения за сезон. Имаго первого поколения появляются в конце июня – июле, второго – с конца августа по октябрь (Southwood, Leston, 1959). В разных частях ареала имаго массово регистрируют с апреля по октябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Europiella decolor (Uhler, 1893).

Ареал голарктический (Schuh, 2004; Винокуров и др., 2010).

Основные кормовые растения относятся к родам *Artemisia* и *Chrysothamnus* (Asteraceae), в Палеарктике питается и на растениях сем. Lamiaceae. В отличие от большинства видов подсем. Phylinae, обычен на еще не цветущих растениях (Schuh, 2004).

В Англии имаго окрыляются в конце июня – начале июля и уже в начале августа встречаются редко. Зимуют яйца, личинки отрождаются в мае следующего года. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Данные этикеток музейных коллекций не вполне сочетаются с этими наблюдениями: имаго массово регистрируют с февраля по октябрь, пик встречаемости приходится на июнь–август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род *MEGALOCOLEUS* Reuter, 1890

Megalocoleus molliculus (Fallén, 1807).

Ареал транспалеарктический; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Винокуров и др., 2010). Обычен на тысячелистнике (*Achillea* spp.) и других сложноцветных (Southwood, Leston, 1959; Винокуров, Канюкова, 1995; Matocq, 2004).

Сезонный цикл исследован в Англии, где зимуют яйца, личинки отрождаются в начале июня, а имаго окрыляются в начале июля и встречаются до сентября. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с мая по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Megalocoleus tanacetii (Fallén, 1807).

Ареал европейско-сибирский (Matocq, 2004; Винокуров и др., 2010).

В Англии обычен на почках, цветках и незрелых плодах пижмы (*Tanacetum* spp.; Asteraceae).

Имаго встречаются с середины июля до начала сентября. Самки откладывают зимующие яйца в стебли цветущих растений, обычно вблизи основания щитка из корзинок. Личинки отрождаются летом следующего года. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род MONOSYNAMMA Scott, 1864

Monosynamma bohemanni (Fallén, 1829).

Ареал голарктический (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

В Сибири живет на ивах (*Salix* spp.) (Винокуров, Канюкова, 1995), в Англии также заселяет ивы, но растущие исключительно на береговых песчаных дюнах. Известен также с бобовых, сложноцветных и других травянистых и некоторых древесных растений (Schuh, 2021).

Имаго встречаются с конца июня по начало августа. Зимуют яйца. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род PARAPSALLUS Wagner, 1952

Parapsallus vitellinus (Scholtz, 1847).

Ареал трансевразийский; вид преднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Винокуров и др., 2010). Обычен на хвойных, часто на лиственницах (*Larix* spp.).

В Англии имаго обнаруживаются с конца июня по начало августа. Зимуют яйца. Одно поколение в году (Southwood, Leston, 1959).

Род PHOENICOCORIS Reuter, 1875

Phoenicocoris obscurellus (Fallén, 1829).

Ареал европейско-сибирский: вид широко распространен от запада Европы, включая Британские острова, Португалию и Италию, до Дальнего Востока России (Kerzhner, Josifov, 1999; Schwartz, Stonedahl, 2004; Винокуров и др., 2010).

Обычен на сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), во Франции часто встречается также на можжевельнике обыкновенном (*Juniperus communis* L.) (Schwartz, Stonedahl, 2004).

В Англии первые имаго появляются в середине июня и встречаются до конца августа. Зимуют яйца. В году одно поколение (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род PHYLUS Hahn, 1831

Phylus coryli (Linnaeus, 1758).

Вид широко распространен в Европе, обнаружен в Закавказье и Турции, непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999; Aukema et al., 2013).

Обычно живет на орешнике и питается тлями, листоблошками (Psyllidae) и другими мелкими насекомыми (Southwood, Leston, 1959).

Яйца откладывают в молодые побеги растений вблизи прилистников. Личинки отрождаются в конце мая – начале июня. Первые имаго появляются в конце июня, и лишь немногие из них доживают до середины августа – начала сентября. В году одно поколение (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (табл. 1; Schuh, 2021).

Phylus melanocephalus (Linnaeus 1767).

Европейский вид, в Азии отмечен в Грузии, Армении и Турции (Kerzhner, Josifov, 1999; Aukema et al., 2013).

Обычен на дубах (*Quercus* spp.). Фитозоофаг, питается тлями и другими мелкими насекомыми.

Имаго появляются в первой половине июня и живут до начала августа. Зимующие яйца откладывают вблизи почек на молодых дубах. Личинки отрождаются в середине мая. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют в июне и июле (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род PLAGIOGNATHUS Fieber, 1858

Plagiognathus arbustorum (Fabricius, 1794).

Ареал голарктический (Schuh, 2001; Винокуров и др., 2010). В Англии один из самых распространенных видов сем. Miridae.

Обитает на разных травянистых растениях, особенно часто встречается на крапивах (*Urtica* spp.) (Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021). В Казахстане предпочитает влажные местообитания. Фитозоофаг (Southwood, Leston, 1959). Полифаг. Повреждает посевы гороха, люцерны (Асанова, Исакаев, 1977).

По наблюдениям в Англии, личинки отрождаются в мае, первые имаго окрыляются в начале июля, в Казахстане – с середины июня, к концу сентября они уже погибают. Зимуют яйца. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959; Асанова, Исакаев, 1977). Имаго массово регистрируют с мая по сентябрь (табл. 1; Schuh, 2021).

Plagiognathus chrysanthemi (Wolff, 1804) (малый люцерновый слепняк).

Ареал транспалеарктический; вид непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Schuh, 2001; Винокуров и др., 2010).

При большой численности повреждает посевы люцерны, клевера, эспарцета; второстепенный вредитель бобовых трав (Пучков, 1972; Асанова, Исакаев, 1977). В Канаде сильно вредит бобовым, особенно лядвенцу (*Lotus corniculatus* L.), который обычно

выращивают на семена (Guppy, 1963). В Англии обитает на сухих пустошах, заселяя такие растения, как крестовник (*Senecio* spp.), пупавка (*Anthemis* spp.), тысячелистник (*Achillea* spp.) и другие сложноцветные (Southwood, Leston, 1959).

По наблюдениям в Англии, личинки отрождаются в конце мая. Первые имаго окрыляются в конце июня, отдельные особи доживают до октября. В июле–августе откладывают яйца, которые зимуют. Личинки отрождаются весной следующего года. Моновольтинный вид: и в Англии (Southwood, Leston, 1959), и на севере Северной Америки (Канада: Guppy, 1963) завершает только одно поколение в год.

Род PLESIODEMA Reuter, 1875

Plesiodema pinetella (Zetterstedt, 1828).

Ареал западно-центральнопалеарктический (Schwartz, 2006; Винокуров и др., 2010).

Взрослые клопы встречаются на разнообразных хвойных породах (соснах *Pinus* spp., елях *Picea* spp., лиственницах *Larix* spp.; Schwartz, 2006) с середины июня до конца июля (Southwood, Leston, 1959).

О зимующей стадии точных сведений нет. Для других видов этого рода в качестве зимующей указана стадия яйца (Yasunaga, 2003). Имаго массово регистрируют с мая по июль (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Plesiodema stlaniki Kerzhner, 1979.

Распространен в Сибири и на Дальнем Востоке России (Kerzhner, Josifov, 1999; Винокуров и др., 2010), в Японии (острова Хоккайдо и Хонсю: Yasunaga, 2003).

В Японии обнаружен в альпийском поясе на *Pinus pumila* Regel (Кержнер, 1978, 1979).

Завершает одно поколение в год. Зимуют яйца. Личинки встречаются в июне и июле (см. табл. 1; Yasunaga, 2003; Schuh, 2021).

Род PSALLUS Fieber, 1858

Psallus ambiguus Fallén, 1807.

Ареал европейско-восточномедитерранейский; вид помимо Европы известен также из Грузии, Азербайджана, Турции и Ирана (Kerzhner, Josifov, 1999; Aukema et al., 2013).

Подробно исследован в Англии, где этот вид широко распространен. Обычен на яблонях (*Malus* spp.), боярышнике (*Crataegus* spp.), ивах (*Salix* spp.) и других преимущественно древесных породах. Фитозоофаг. Помимо растительного корма и личинки, и имаго питаются тлями и другими мелкими насекомыми (Southwood, Leston, 1959; Schuh, 2021).

В Англии имаго встречаются с конца мая по август, в Норвегии – с середины июня до середины июля. Яйца откладывают в молодые веточки деревьев, личинки отрождаются в мае следующего года. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959; Jonsson, 1985). Имаго массово регистрируют в июне и июле (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Psallus betuleti (Fallén, 1826).

Ареал голарктический (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

Найден на березовых (Betulaceae), главным образом на березах (*Betula* spp.) и ольхе (*Alnus* spp.) (Кержнер, 1978; Schuh, 2021).

Фитозоофаг, нападает на мелких насекомых, в том числе тлей (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959).

В Англии личинки отрождаются в конце апреля – начале мая. Имаго окрыляются в конце мая – первой половине июня и встречаются до августа (Southwood, Leston, 1959). Близкие сроки появления имаго отмечены и в Нидерландах (Aukema, 2008). Зимуют яйца, отложенные в молодые побеги берез. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с мая по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Psallus falleni Reuter, 1883.

Ареал голарктический (Винокуров и др., 2010).

Встречается на березах (Betulaceae) (Кержнер, 1978; Yasunaga, Vinokurov, 2000; Schuh, 2021).

В Англии имаго особенно многочисленны с конца июля по сентябрь; отдельные личинки встречаются даже в начале августа. Зимуют, вероятно, яйца (Butler, 1923; Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с мая по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Psallus lepidus Fieber, 1858.

Ареал: Европа, Северная Африка; в Азии известен из Армении и Азербайджана. Непреднамеренно завезен в Северную Америку (Wheeler, Henry, 1992; Kerzhner, Josifov, 1999).

В Англии имаго этого вида встречаются на ясенях (*Fraxinus* spp.) с середины июня до начала сентября, личинки попадают даже в августе. По мнению исследователей (Southwood, Leston, 1959), в году, возможно, завершаются два поколения. Имаго массово регистрируют с мая по сентябрь (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Psallus luridus Reuter, 1878.

Ареал европейско-сибирский (Винокуров и др., 2010).

В Англии клопы заселяют молодые деревья лиственницы (*Larix decidua*). Зимуют яйца. Имаго встречаются с середины июня до начала августа. В году одно поколение (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют в июле и августе (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род PSEUDATOMOSCELIS Poppius, 1911

Pseudatomoscelis seriatus (Reuter, 1876) (cotton fleahopper).

Ареал неарктический (Schuh, 2021).

Вредитель хлопка в США. Полифаг, питается более чем на 35 видах растений, предпочитая виды рода *Croton* (Snodgrass et al., 1984).

Поливольтинный вид (Gaylor, Sterling, 1977). Исследовано сезонное развитие популяции клопа в Техасе, США (30.6° с. ш., 96.3° з. д.). С сентября по ноябрь самки концентрируются на цветущих растениях кротона опушенного (*C. capitatus* Michx.) и откладывают диапаузирующие яйца в их стебли. Личинки отрождаются весной – в марте и апреле. Молодые имаго первого поколения мигрируют на разные виды ранневесенних эфемероидов. По мере того, как эти растения теряют привлекательность для клопов, имаго мигрируют на хлопковые поля, где дают несколько поколений. Осенью клопы возвращаются на кротон (Gaylor, Sterling, 1977; Breene et al., 1989).

Наступление факультативной эмбриональной диапаузы *Ps. seriatus* определяется условиями содержания личинок материнского поколения. Наибольшую чувствительность к длине дня проявили личинки младших (до III) возрастов. Фотопериодическая реакция, определяющая откладку диапаузирующих яиц, относится к длиннодневному типу и имеет порог между 12 и 13 ч при 26.7 °С. Когда личинки младших возрастов развивались на фоне дня с фотофазой короче критической, самки откладывали диапаузирующие яйца (рис. 2; Gaylor, Sterling, 1977).

Терминация эмбриональной диапаузы происходит под действием пониженных температур. Наибольшее количество личинок отродилось после хранения диапаузирующих яиц в температуре около +4 °С (Gaylor, Sterling, 1977).

Имаго массово регистрируют с марта по октябрь (табл. 1; Schuh, 2021).

Род **SOLENOXYPHUS** Reuter, 1875

Solenoxyphus artemisiae Putshkov, 1978.

Распространен в Туркмении и Узбекистане (Konstantinov, 2008).

Вид исходно собран и описан В. Г. Пучковым (1978) с *Artemisia badghysi* Krasch. et Lincz. ex Poljakov (Asteraceae). По наблюдениям в восточной части пустыни Кара-Кумы (Каплин, 1993), основными кормовыми растениями являются *Kochia odontoptera* Schrenk, *Londesia eriantha* Fisch. et C. A. Mey., *Salsola sclerantha* (C. A. Mey.) Akhani et Roalson и *S. carinata* C. A. Mey. (Chenopodiaceae).

Развивается в двух поколениях; личинки второго поколения встречаются до конца июня, а имаго этого поколения – в начале июля (Каплин, 1993). Имеющиеся в музейных коллекциях немногочисленные имаго были собраны в мае (см. табл. 1; Schuh, 2021).

Род **TYTTTHUS** Fieber, 1864

Tytthus pygmaeus (Zetterstedt, 1838).

Ареал голарктический (Винокуров и др., 2010; Schuh, 2021).

В Сибири клопы этого вида обитают на осоках в сырых местах (Винокуров, Канюкова, 1995). Такие же сведения приводят для Канады (Kelton, 1980).

Имаго появляются с середины июля и живут обычно до начала сентября. Зимуют яйца. Имаго всегда полнокрылые. Личинки и имаго хищники, питаются яйцами и мел-

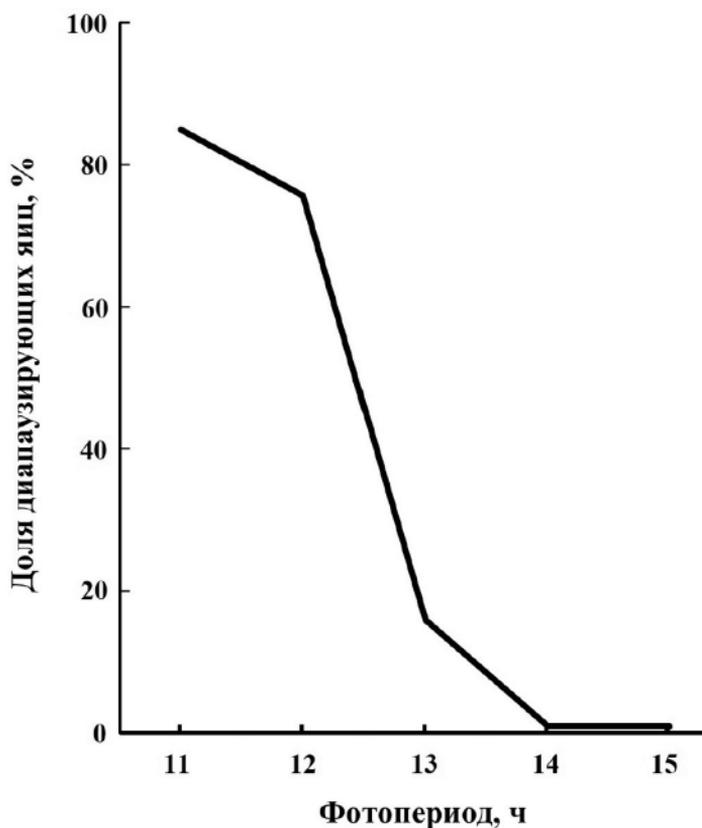


Рис. 2. Фотопериодическая индукция эмбриональной диапаузы у *Pseudatomoscelis seriatus* (Reuter) при 26.7 °С (Техас, США, 30.6° с. ш., 96.3° з. д.; по: Gaylor, Sterling, 1977).

Клопов родительского поколения содержали в условиях константных длины дня и температуры.

кими личинками цикадок (Cicadellidae) (Southwood, Leston, 1959). Имаго массово регистрируют с июня по август (см. табл. 1; Schuh, 2021).

ОБСУЖДЕНИЕ

Накопленные к настоящему времени данные о вольтинизме и фенологии 39 наиболее изученных видов подсем. Phylinae фауны Голарктики показывают, что объектами исследований в основном оказываются виды, имеющие хозяйственное значение – либо полезные в качестве агентов биометода, либо вредители экономически значимых культивируемых растений. Практически не исследованы экофизиологические реакции, контролирующие сезонное развитие клопов (например, скорость преимагинального развития, индукцию и терминацию диапаузы, крыловой диморфизм) даже такого богатого видами подсемейства, как Phylinae.

Из трибы *Pilophorini* изучены пять голарктических видов, три из них – обитатели умеренного пояса. Эти виды завершают в год одно поколение. Они зимуют на стадии яйца, что четко подтверждается фенологическими данными: последними в сезоне появляются взрослые клопы, а первыми весной следующего года отмечаются только личинки, но не имаго. Считать их годичный цикл облигатно моновольтинным пока нет оснований, поскольку облигатность диапаузы не доказана экспериментально и нет данных о сохранении моновольтинности в климатических условиях, допускающих завершение более чем одного поколения в году. Характер сезонного цикла этих видов изучен лишь в регионах с бореальным климатом, где сумма эффективных температур выше порога развития, вероятно, обеспечивает реализацию только одного поколения за летний сезон.

В более теплом климате исследованы сезонные циклы *Pilophorus confusus* (Испания) и *P. typicus* (Япония), характеризующихся поливольтинизмом. В зависимости от внешних условий они завершают большее число поколений (*P. confusus*) или проявляют круглогодичную активность (гомодинамное развитие; *P. typicus*).

Три изученных вида трибы *Halodapini* имеют однотипный сезонный цикл – одно поколение в год также с зимовкой на эмбриональной стадии, однако имеющихся данных пока недостаточно для того, чтобы однозначно характеризовать экофизиологическую основу моновольтинизма для представителей трибы в целом.

Наибольшее видовое богатство свойственно крупнейшей в подсем. *Phylinae* трибе *Phylini*, отдельные роды которой, например, *Psallus* и *Campylomma*, объединяют до 140 видов (Duwal et al., 2012; Konstantinov et al., 2015). Ей присуще и более выраженное разнообразие типов сезонных циклов. Хотя для клопов сем. *Miridae* в целом характерна зимовка на стадии яйца, для двух видов рода *Chlamydatus* трибы *Phylini* указана зимовка имаго; это *Ch. allii* в Казахстане (Асанова, Искаков, 1977) и *Ch. evanescens* в Англии (Southwood, Leston, 1959) и Швеции (Kullenberg, 1944). Среди пяти рассмотренных видов рода *Chlamydatus* у трех сезонный цикл поливольтинный, а для двух других (*Ch. allii* и *Ch. wilkinsoni*) данных о числе поколений и зимующей стадии пока нет.

Из оставшихся 26 видов, приведенных в табл. 1, шесть обладают поливольтинным сезонным циклом и завершают в разных климатических поясах от двух до четырех поколений за год.

У видов этой же трибы мы видим и пример достаточно редкой для полужесткокрылых сезонной адаптации, а именно смены кормовых растений в течение года. Как было отмечено, личинки первого (перезимовавшего на стадии яйца) поколения *Campylomma verbasici* питаются на древесной растительности, а окрыляющиеся имаго этого поколения перелетают на травянистые растения, на которых полностью развивается второе поколение. Имаго второго поколения в конце лета или в начале осени возвращаются с травянистых на древесные растения, где откладывают зимующие яйца в стебли молодых побегов (Southwood, Leston, 1959). Такой цикл развития скорее свойствен равнокрылым хоботным (Homoptera), чем клопам (хотя и известен также у *Lygocoris pabulinus* из трибы *Mirini* подсем. *Mirinae*; Саулич, Мусолин, 2020).

В заключение необходимо отметить, что очень богатое видами подсем. *Phylinae* отличается и значительным разнообразием экофизиологических особенностей (таких, как пищевая специализация, сезонная смена кормовых растений, количество поко-

лений в году, зимующая стадия). Среди филин немало вредителей сельского хозяйства и в том числе видов, чей хозяйственный статус и инвазионный потенциал могут измениться при потеплении климата и трансформации сельскохозяйственных практик.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны Ф. В. Константинову (Санкт-Петербургский государственный университет и Зоологический институт РАН, С.-Петербург) и А. А. Намятовой (Всероссийский институт защиты растений и Зоологический институт РАН, С.-Петербург) за внимательное прочтение рукописи и критические замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Создание базы данных по сезонным адаптациям полужесткокрылых частично поддержано благотворительным «Фондом Инессы» (А. Х. С.). Исследование (анализ данных и подготовка статьи) выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 21-16-00050, <https://rscf.ru/project/21-16-00050/>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асанова Р. Б., Исаков Б. В. 1977. Вредные и полезные полужесткокрылые Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 204 с.
- Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В. 1995. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск: Наука, 238 с.
- Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В., Голуб В. Б. 2010. Каталог полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) Азиатской части России. Новосибирск: Наука, 320 с.
- Каплин В. Г. 1993. Открытоживущие членистоногие семенных растений Гарагумов. Ашгабат: Ылым, 444 с.
- Кержнер И. М. 1978. Полужесткокрылые (Heteroptera) Сахалина и Курильских островов. В кн.: Новые данные о насекомых Сахалина и Курильских островов. Владивосток, с. 31–57. (Труды Биолого-почвенного института, новая серия, т. 50 (153)).
- Кержнер И. М. 1979. Новые полужесткокрылые (Heteroptera) с Дальнего Востока СССР. Ленинград: Зоологический институт АН СССР, с. 14–65. (Труды Зоологического института АН СССР, т. 81).
- Кержнер И. М. 1988. 21. Сем. Miridae. В кн.: А. С. Лелей (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 2. Равнокрылые и полужесткокрылые. Л.: Наука, с. 778–857.
- Пучков В. Г. 1972. Отряд Hemiptera (Hemiptera) – полужесткокрылые. В кн.: О. Л. Крыжановский, Е. М. Данциг (ред.). Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур. Т. 1. Л.: Наука, с. 222–262.
- Пучков В. Г. 1978. Виды рода *Solenoxyphus* Reuter, 1874 (Heteroptera, Miridae) фауны СССР. Доклады Академии наук УССР, сер. Б. 5: 470–473.
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2019. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Vrucosorinae. Энтомологическое обозрение 98 (2): 281–301. <http://dx.doi.org/10.1134/S0367144519020047>
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2020. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Mirinae, триба Mirini. Энтомологическое обозрение 99 (1): 7–38. <http://dx.doi.org/10.31857/S0367144520010013>
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2021. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Mirinae, триба Stenodemini. Энтомологическое обозрение 100 (1): 14–33. <http://dx.doi.org/10.31857/S0367144521010020>
- Aukema B. 2008. *Psallus (Apocremnus) montanus* Josifov, 1973 in The Netherlands (Heteroptera, Miridae). In: S. Grozeva, N. Simov (eds). Advances in Heteroptera Research (Festschrift in Honour of 80th Anniversary of Michail Josifov). Sofia: Pensoft Publishers, p. 9–54.
- Aukema B., Rieger Ch., Rabitsch W. 2013. Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 6. Supplement. Amsterdam: The Netherlands Entomology Society, 629 p.
- Bartlett D. 1996. Feeding and Egg Laying Behaviour in *Campylomma verbasci* Meyer (Hemiptera: Miridae). M. Sc. Thesis. Burnaby, British Columbia, Canada: Simon Fraser University, 100 p. (доступна онлайн: <https://www.google.com/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=&ved=2ahUKewjRueGyqP31AhXrllsKHtQmBUkQFnoECAUQAQ&url=http%3A%2F%2Fsummit.sfu.ca%2Fsystem%2Ffiles%2Fitems%2F6905%2Fb17825969.pdf&usq=AOvVaw0kVv4wnkLmHjYpMV7wD2-6>)

- Breene R. G., Martin W. R., Jr., Dean D. A., Sterling W. L. 1989. Rearing methods for the cotton fleahopper. *Southwestern Entomologist* **14** (3): 249–253.
- Butler E. A. 1923. *A Biology of the British Hemiptera-Heteroptera*. London, Great Britain: Witherby, 682 p.
- Cassis G., Schuh R. T. 2012. Systematics, biodiversity, biogeography, and host associations of the Miridae (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Cimicomorpha). *Annual Review of Entomology* **57**: 377–404.
- Collyer E. 1953. Biology of some predatory insects and mites associated with the fruit tree red spider mite (*Metatetranychus ulmi* (Koch)) in south-eastern England III. Further predators of the mite. *Journal of Horticultural Sciences* **28**: 98–113.
- Duwal R. K., Yasunaga T., Jung S., Lee S. 2012. The plant bug genus *Psallus* (Heteroptera: Miridae) in the Korean Peninsula with descriptions of three new species. *European Journal of Entomology* **109** (4): 603–632. <http://dx.doi.org/10.14411/eje.2012.074>
- Ehanno B. 1987. *Les Hétéroptères Mirides de France: Tome II A: Inventaire et synthèses écologiques*. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, 648 p. (Inventaires de faune et flore; 40).
- Gaylor M. J., Sterling W. L. 1977. Photoperiodic induction and seasonal incidence of embryonic diapause in the cotton fleahopper, *Pseudatomoscelis seriatus*. *Annals of the Entomological Society of America* **70** (6): 893–897. <https://doi.org/10.1093/aesa/70.6.893>
- Guppy J. C. 1963. Observation on the biology of *Plagiognathus chrysanthemi* (Hemiptera: Miridae), a pest of birdsfoot trefoil in Ontario. *Annals of the Entomological Society of America* **56**: 804–809.
- Jonsson N. 1983. The bug fauna (Hem. Heteroptera) on apple trees in south-eastern Norway. *Fauna Norvegica. Ser. B* **30**: 9–13.
- Jonsson N. 1985. Ecological segregation of sympatric heteropterans on apple trees. *Fauna Norvegica. Ser. B* **32**: 7–11.
- Judd G. J. R., McBrien H. L. 1994. Modeling temperature-dependent development and hatch of overwintered eggs of *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae). *Environmental Entomology* **23** (5): 1224–1234. <https://doi.org/10.1093/ee/23.5.1224>
- Kelton L. A. 1980. The plant bugs of the prairie provinces of Canada. Heteroptera: Miridae. Part 8. In: *The Insects and Arachnids of Canada*. Hull, Quebec, Canada: Agriculture Canada Research Branch. Publication 1703, 408 p.
- Kerzhner I. M., Josifov M. 1999. Family Miridae Hahn, 1833. In: B. Aukema, Ch. Rieger (eds). *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 3*. Amsterdam, the Netherlands: The Netherlands Entomological Society, 577 p.
- Konstantinov F. V. 2008. Review of *Solenoxyphus* Reuter, 1875 (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *American Museum Novitates* **3607**: 1–44.
- Konstantinov F. V., Namyatova A. A. 2008. New records of Phylinae (Hemiptera: Heteroptera: Miridae) from the Palaearctic Region. *Zootaxa* **1870**: 24–42. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1870.1.2>
- Konstantinov F. V., Namyatova A. A. 2019. Taxonomic revisions and specimen database in the internet age: dealing with a species rich insect taxon. *Entomological Review* **99** (3): 340–361. <https://doi.org/10.1134/S0013873819030072>
- Konstantinov F. V., Neimorovets V. V., Korzeev A. I. 2015. The genus *Campylomma* Reuter, 1878 (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Phylinae): two new synonyms and discussion of the diagnosis. *Zootaxa* **3974** (2): 203–216. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3974.2.5>
- Konstantinov F. V., Vinokurov N. N. 2011. New species and new records of plant bugs (Hemiptera: Heteroptera) from Northwestern China. *Zootaxa* **2836**: 27–43. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2836.1.2>
- Kullenberg B. 1944. Studien über die Biologie der Capsiden. *Zoologiska Bidrag från Uppsala* **23**: 1–522.
- Matocq A. 2004. Revue des espèces attribuées au genre *Megalocoleus* Reuter, 1890 (Heteroptera: Miridae). *Annales de la Société Entomologique de France (N. S.)* **40** (1): 69–101. <https://doi.org/10.1080/00379271.2004.10697407>
- McMullen R. D., Jong C. 1970. The biology and influence of pesticides on *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae). *The Canadian Entomologist* **102**: 1390–1394.
- Niemczyk E. 1978. *Campylomma verbasci* Meyer-Dür (Heteroptera, Miridae) as a predator of aphids and mites in apple orchards. *Polskie Pismo Entomologiczne* **48**: 221–235.
- Nishikawa H., Shimada T., Nakahira K., Arakawa R. 2010. Thermal effect on the development and reproduction of an indigenous mirid bug, *Pilophorus typicus* Distant (Heteroptera: Miridae), a potential biological control agent in Japan. *Applied Entomology and Zoology* **45** (2): 313–318. <https://doi.org/10.1303/aez.2010.313>
- Pourhadji A. 2001. Biology of *Campylomma verbasci* (Meyer-Dür) (Hemiptera: Miridae) and its injury in apple orchards of West Azerbaijan. *Journal of Entomological Society of Iran* **20** (2): 47–55.

- Ramirez-Soria M. J., López-Gallego E., La-Spina M., Sanchez J. A. 2018. Population dynamics and seasonal variation in the embryonic dormancy of *Pilophorus gallicus* (Hemiptera: Miridae): 'don't put all your eggs in one basket'. *Agricultural and Forest Entomology* **20** (2): 191–200.
<https://doi.org/10.1111/afe.12243>
- Ramirez-Soria M. J., Wäckers F., Sanchez J. A. 2019. When natural enemies go to sleep: diapause induction and termination in the pear psyllid predator *Pilophorus gallicus* (Hemiptera: Miridae). *Pest Management Science* **75** (12): 3293–3301.
<https://doi.org/10.1002/ps.5451>
- Sanchez J. A., Ortin-Angulo M. C. 2012. Abundance and population dynamics of *Cacopsylla pyri* (Hemiptera: Psyllidae) and its potential natural enemies in pear orchards in southern Spain. *Crop Protection* **32**: 24–29.
- Schuh R. T. 1991. Phylogenetic, host and biogeographic analyses of the Pilophorini (Heteroptera: Miridae: Phyllinae). *Cladistics* **7**: 157–189.
- Schuh R. T. 2001. Revision of New World *Plagiognathus* Fieber, with comments on the Palearctic fauna and the description of a new genus (Heteroptera: Miridae: Phyllinae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **266**: 1–267.
[https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2001\)266%3C0001:RONWPF%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2001)266%3C0001:RONWPF%3E2.0.CO;2)
- Schuh R. T. 2004. Revision of *Europiella* Reuter in North America, with the description of a new genus (Heteroptera: Miridae: Phyllinae). *American Museum Novitates* **3463**: 1–58.
- Schuh R. T. 2012. Integrating specimen database and revisionary systematics. *ZooKeys* **209**: 255–267.
- Schuh R. T. [Интернет-ресурс] 2021. On-line Species Pages of Heteroptera (Insecta). [URL: <http://research.amnh.org/pbi/heteropteraspeciespage/>] (Дата обращения: 03 октября 2021 г.)
- Schuh R. T., Schwartz M. D. 1988. A revision of the New World Pilophorini (Heteroptera: Miridae: Phyllinae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **187** (2): 101–201.
- Schuh R. T., Schwartz M. D. 2005. Review of North American *Chlamydatus* Curtis species, with new synonymy and the description of two new species (Heteroptera: Miridae: Phyllinae). *American Museum Novitates* **3471**: 1–55.
- Schuh R. T., Weirauch C. 2020. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History. 2nd edn. Manchester, U. K.: Siri Scientific Press, 768 p. + 32 pl. (Monographs Series, vol. 8).
- Schwartz M. D. 2006. Review of *Plesiodema* Reuter and a description of a new genus to accommodate *Psallus sericeus* Heidemann (Heteroptera: Miridae: Phyllinae). *Russian Entomological Journal* **15** (2): 211–220.
- Schwartz M. D., Stonedahl G. M. 2004. Revision of *Phoenicocoris* Reuter with descriptions of three new species from North America and a new genus from Japan (Heteroptera: Miridae: Phyllinae). *American Museum Novitates* **3464**: 1–55.
[http://dx.doi.org/10.1206/0003-0082\(2004\)464%3C0001:ROPWD%3E2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1206/0003-0082(2004)464%3C0001:ROPWD%3E2.0.CO;2)
- Skandland H. T. 1980. Studies on the arthropod fauna of a Norwegian apple orchard. *Fauna Norvegica. Ser. B* **28**: 25–34.
- Smith R. F., Borden J. H. 1991. Fecundity and development of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer) (Heteroptera: Miridae). *The Canadian Entomologist* **123**: 595–600.
<https://doi.org/10.4039/Ent123595-3>
- Snodgrass G. L., Scott W. P., Smith J. W. 1984. A survey of the host plants and seasonal distribution of the cotton fleahopper (Hemiptera: Miridae) in the delta of Arkansas, Louisiana, and Mississippi. *Journal of the Georgia Entomological Society* **19**: 34–41.
- Southwood T. R. E., Leston D. 1959. *Land and Water Bugs of the British Isles*. London, Great Britain: Frederick Warne and Co., 436 p.
- Thistlewood H. M. A., Borden J. H., McMullen R. D. 1990. Seasonal abundance of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Meyer) (Heteroptera: Miridae), on apple and mullein in the Okanagan Valley. *The Canadian Entomologist* **122** (11–12): 1045–1058.
- Thistlewood H. M. A., Smith R. F. 1996. Management of the mullein bug, *Campylomma verbasci* (Heteroptera: Miridae), in pome fruit orchards of Canada. In: O. Alomar, R. N. Wiedenmann (eds). *Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management*. Lanham, Maryland, U. S. A.: Proceedings of Entomological Society of America, p. 119–140. (Thomas Say Publications in Entomology).
- Torres X., Sarasua M. J., Avilla J. 1999. The role of *Campylomma verbasci* (Herrich-Schäffer) in pear and apple orchards. *Bulletin of Organisation Internationale de Lutte Biologique et Intégrée contre les Animaux et les Plantes Nuisibles, Dijon (France). Section Régionale Ouest Paléarctique, Groupe de Travail* **22** (7): 139–143.
- Wheeler A. G., Jr. 2000a. Plant bugs (Miridae) as plant pests. In: C. W. Schaefer, A. R. Panizzi (eds). *Heteroptera of Economic Importance*. Boca Raton, Florida, U. S. A.: CRC Press, p. 37–83.
- Wheeler A. G., Jr. 2000b. Predacious plant bugs (Miridae). In: C. W. Schaefer, A. R. Panizzi (eds). *Heteroptera of Economic Importance*. Boca Raton, Florida, U. S. A.: CRC Press, pp. 657–693.
- Wheeler A. G., Jr. 2001. *Biology of the Plant Bugs (Hemiptera: Miridae): Pests, Predators, Opportunists*. Ithaca, NY, U. S. A.: Cornell University Press, 507 p.

- Wheeler A. G., Jr., Henry T. J. 1992. A Synthesis of the Holarctic Miridae (Heteroptera): Distribution, Biology, and Origin, with Emphasis on North America. Lanham, Maryland, U. S. A.: Entomological Society of America, 282 p. (Thomas Say Foundation Monographs, vol. 15).
- Wheeler A. G., Jr., Henry T. J., Hoebeke E. R. 2006. Palearctic pant bugs (Hemiptera, Miridae) in Newfoundland, Canada: First North American records for *Phytocoris longipennis* Flor and *Pilophorus cinnamopterus* (Kirschbaum), new records of eight other species, and review of previously reported species. *Denisia* **19**, Zugleich Kataloge der ÖO. Landesmuseen Neue Serie 50: 997–1014.
https://www.zobodat.at/pdf/DENISIA_0019_0997-1014.pdf
- Yasunaga T. 2003. A review of Japanese species of the genus *Plesiodema* Reuter (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *Tijdschrift voor Entomologie* **146**: 371–375.
- Yasunaga T., Duwal R. K., Nakatani Y. 2021. Reclassification of the plant bug genus *Pilophorus* in Japan and key to the genera and species of Japanese Pilophorini (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Phylinae). *Zootaxa* **4942** (1): 1–40.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4942.1.1>
- Yasunaga T., Vinokurov N. N. 2000. The phylinae plant bug genus *Psallus* Fieber in Japan (Heteroptera: Miridae: Phylinae). *Entomological Science* **3** (4): 653–668.
- Yasunaga T., Yamada K., Artchawakom T. 2014. Additional records and descriptions of the ant-mimetic plant bug genus *Pilophorus* from Thailand (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Phylinae: Pilophorini). *Zootaxa* **3795** (1): 1–15.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3795.1.1>

SEASONAL DEVELOPMENT OF PLANT BUGS (HETEROPTERA, MIRIDAE):
 SUBFAMILY PHYLINAE, TRIBES PILOPHORINI,
 HALLODAPINI AND PHYLINI

D. L. Musolin, A. Kh. Saulich

Key words: biological control, day length, diapause, nymphal development, seasonal change of food plants, seasonal development, seasonal polymorphism, photoperiodic response, plant protection, true bugs, voltinism.

S U M M A R Y

The review analyses available literature data characterizing the seasonal development of plant bugs of the subfamily Phylinae distributed in the Holarctic Region. The data set concerns 39 species from three tribes (Pilophorini, Hallodapini, and Phylini). The tribe Pilophorini is represented by five species, three of which complete one generation per year and hibernate at the egg stage. However, there is no reason to believe that their annual cycles are obligatory univoltine, since they have been studied only in regions with a relatively cold climate. Two other species of this tribe (*Pilophorus confusus* and *P. typicus*) are multivoltine in regions with a warmer climate (Spain and Japan, respectively), where they overwinter at the egg stage. The data for 3 species of the tribe Hallodapini suggest they have similar seasonal cycles with 1 generation per year and overwintering at the embryonic stage. The greatest variety of seasonal patterns is known in the tribe Phylini. Thus, out of 5 *Chlamydatus* species included into the review, 2 species overwinter as adults, although overwintering at the egg stage is characteristic of the family Miridae. Three species of this genus have a multivoltine seasonal cycle, and for the other two species (*Ch. allii* and *Cgh. wilkinsoni*), data on voltinism and overwintering stage are not available. Of the remaining 26 species of the tribe Phylini, 3 species have a multivoltine seasonal cycle and complete from 2 to 4 generations per year in different climatic zones. The bivoltine *Campylomma verbasci* from the same tribe has a seasonal adaptation unusual for true bugs – a shift of food plants during the year realized by different generations (after overwintering, the bugs leave woody plants and move to herbaceous ones). In general, the subfamily Phylinae is very species-rich and diverse in their ecological characteristics (such as trophic specialization, voltinism, overwintering stage, seasonal switch of host plants, wing polymorphism, etc.).

УДК 591.3 (595.792)

**О ПРИРОДЕ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
ИНДУКЦИИ ДИАПАУЗЫ ПОТОМСТВА У САМОК
TRICHOGRAMMA TELENGAI SOR.
(HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE)**

© 2022 г. Н. Д. Войнович,* С. Я. Резник**

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: nataliavoinovitch@hotmail.com,

**e-mail: reznik1952@mail.ru (автор, ответственный за переписку)

Поступила в редакцию 20.01.2022 г.

После доработки 26.01.2022 г.

Принята к публикации 26.01.2022 г.

С целью выяснения природы выявленной ранее авторами индивидуальной (внутрилинейной) изменчивости самок *Trichogramma telengai* Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) по доле диапаузирующего потомства была проанализирована изменчивость семей (изосамочных сублиний), выделенных из основной лабораторной линии. В ходе опыта материнское поколение развивалось при температуре 20 °С и длине дня 12 или 18 ч, диапауза потомства индуцировалась развитием при 14 °С в темноте. В общей сложности в 8 повторностях опыта была определена доля диапаузирующего потомства самок двух последовательных поколений 428 сублиний. Индивидуальная (в первом поколении) и межсемейная (во втором поколении) изменчивость были статистически достоверными почти во всех повторностях опыта. При этом корреляция между долями диапаузирующих особей в потомстве, произведенном самками двух последовательных поколений одной сублинии, была очень слабой, в подавляющем большинстве случаев – недостоверной. Эти данные позволяют предполагать, что внутрилинейная изменчивость самок *T. telengai* по доле диапаузирующего потомства обусловлена в первую очередь не генетическими (наследуемыми) факторами, а какими-то формами модификационной (ненаследуемой) изменчивости.

Ключевые слова: диапауза, изменчивость, наследуемость, биометод, *Trichogramma telengai*, Trichogrammatidae.

DOI: 10.31857/S0367144522010038

Индивидуальная (внутрипопуляционная в естественных условиях, внутрилинейная при лабораторном и массовом разведении) изменчивость в той или иной степени затрагивает все морфологические, физиологические и поведенческие признаки насекомых. Ненаследуемая (модификационная) изменчивость – важнейший механизм адаптации к относительно кратковременным изменениям и к пространственной неоднородности окружающей среды. Наследуемая индивидуальная изменчивость – необходимая предпосылка как естественной эволюции, так и селекции новых линий и пород полезных насекомых. Однако при лабораторном и массовом разведении некон-

тролируемая внутрилинейная изменчивость затрудняет проведение исследований и стандартизацию методик, нередко приводя к снижению качества агентов биометода. В связи с этим изучение различных проявлений индивидуальной изменчивости представляет значительный интерес как для фундаментальной, так и для прикладной энтомологии.

В частности, у большинства исследованных в этом отношении насекомых выявлена более или менее значительная внутривидовая изменчивость фотопериодических и температурных реакций, индуцирующих факультативную диапаузу. Диапауза – одна из важнейших эколого-физиологических адаптаций, синхронизирующая сезонные циклы активности насекомых с динамикой факторов окружающей среды. Факультативная диапауза обычно индуцируется до наступления периода неблагоприятных условий сигнальными факторами: фотопериодом (длиной светового дня), температурой, качеством пищи и др. Внутривидовая изменчивость, как межпопуляционная, так и внутривидовая (индивидуальная), которая обеспечивает пластичность реакций, индуцирующих диапаузу, лежит в основе стратегии «распределения риска» и служит основой для микроэволюции сезонно-циклических адаптаций насекомых (Данилевский, 1961; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Саулич, 1999; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007; Tougeron, 2019; Saunders, 2020; Snell-Rood, Ehlman, 2021).

Виды рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) – мельчайшие паразитоиды-яйцееды, естественные враги многих чешуекрылых вредителей сельского и лесного хозяйства, широко используемые для биологической защиты растений (Smith, 1996; Сорокина, 2011). Факультативная зимняя предкулочная диапауза трихограмм регулируется прежде всего температурой, но при околопороговых температурах доля диапаузирующего потомства существенно зависит от фотопериодических условий развития материнского поколения (Заславский, Умарова, 1981; Май Фу Кви, Заславский, 1983; Zaslavski, Umarova, 1990; Boivin, 1994; Резник, 2011). Различные проявления межпопуляционной (межлинейной) изменчивости температурных и фотопериодических реакций, индуцирующих диапаузу, были обнаружены у многих видов трихограмм (Сорокина, 1987; Сорокина, Масленникова, 1987; Сорокина, 2010). Однако специальный анализ внутривидовой (внутрилинейной) изменчивости, насколько нам известно, до нашего предшествующего исследования (Резник, Войнович, 2019) не проводился. В результате этого исследования значительная индивидуальная изменчивость самок по доле диапаузирующего потомства была выявлена в партеногенетической лабораторной линии *Trichogramma telengai* Sor. Изменчивость доли диапаузирующего потомства была статистически достоверной в большинстве вариантов опыта, в том числе и в тех случаях, когда совокупная доля диапаузирующих особей была близка к 90 %. Распределение самок по доле диапаузирующего потомства всегда было унимодальным, свидетельствуя о том, что выявленная индивидуальная изменчивость была не качественной, а количественной (градуальной). Корреляция между долями диапаузирующих особей в потомстве, произведенном одной и той же самкой трихограммы во время последовательного заражения разных порций яиц хозяина, была достоверно положительной, и, следовательно, изменчивость в значительной степени определялась индивидуальными особенностями самок. Открытым, однако, оставался вопрос о природе этой изменчивости: обусловлена она наследуемыми различиями или ненаследуемыми (модификационными) изменениями. Поиску ответа на этот вопрос и посвящено данное исследование.

Схема опыта крайне проста: мы изучали индивидуальную изменчивость по доле диапаузирующего потомства у двух последовательных поколений изосамочных сублиний, выделенных из основной лабораторной линии. Наличие положительной корреляции между двумя поколениями одной сублинии свидетельствовало бы о значительной роли наследуемых различий между самками, отсутствие корреляции – о модификационном характере наблюдаемой изменчивости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе была использована та же партеногенетическая лабораторная линия *T. telengai*, что и в предыдущем исследовании (Резник, Войнович, 2019). До опытов трихограмм на протяжении многих лет разводили на яйцах зерновой моли *Sitotroga cerealella* (Oliv.) (Lepidoptera, Gelechiidae) при константных лабораторных условиях (температура 20 °С, длина дня 18 ч).

В начале каждой повторности опыта яйца зерновой моли, наклеенные клеем ПВА на картонные карточки, предоставляли на 24 ч для заражения самкам лабораторной линии. Сразу после этого карточку с зараженными яйцами делили на две части, которые по одной помещали в большие (длина 10 см, диаметр около 3 см) пробирки и переносили в два фотопериодических режима с длиной дня 12 ч (С : Т = 12 : 12) и 18 ч (С : Т = 18 : 6). Температура в обоих режимах была одинаковой (20 °С). В день массового вылета имаго этого (первого материнского) поколения самок рассаживали по одной в пронумерованные маленькие (длина 50 мм, диаметр около 8 мм) пробирки, на стенки которых в качестве углеводной подкормки были нанесены капли 50%-ного водного раствора меда. В дальнейшем потомство каждой самки первого материнского поколения считали отдельной сублинией. Сразу после рассадки по пробиркам самкам первого материнского поколения предоставляли для заражения пронумерованные карточки с 30–40 яйцами зерновой моли. Заражение длилось 2 ч, после чего самок возвращали в тот же режим, в котором они развивались, а карточки с зараженными яйцами (первое дочернее поколение) переносили в условия, умеренно способствующие индукции диапаузы (темнота, температура 14 °С). Через 2 дня самкам первого материнского поколения на 24 ч предоставляли для заражения пронумерованные карточки со второй порцией яиц зерновой моли (около 50 яиц на карточку). После заражения эти карточки (второе материнское поколение) помещали в отдельные пробирки такого же размера и переносили для развития в тот же режим, в котором развивались родительские самки (длина дня 12 или 18 ч при температуре 20 °С).

В день массового вылета самок второго материнского поколения их оставляли в той же пробирке, в которой они развивались (при этом число самок в пробирке варьировало в зависимости от плодовитости самки первого материнского поколения, обычно составляя от 5 до 15 особей) и на 2 ч предоставляли им для заражения пронумерованные карточки с 400–600 яйцами зерновой моли. После заражения эти карточки (второе дочернее поколение) переносили в условия, умеренно способствующие индукции диапаузы (темнота, температура 14 °С).

Через 30 дней после заражения карточки с трихограммами первого и второго дочернего поколений для ускорения развития и вылета активно развивающихся (не диапаузирующих) особей переносили в камеры с температурой 20 °С и длиной дня 18 ч. Через 15–20 дней (после вылета большей части активно развивающихся особей) все зараженные яйца вскрывали для определения числа активно развивавшегося (имаго и куколки) и диапаузирующего (предкуколки) потомства. Число вылетевших имаго оценивали по числу пустых зараженных яиц с летными отверстиями. Личинок, погибших на разных стадиях развития, не учитывали. Если на карточке первого или второго дочернего поколений в общей сложности было менее 5 выживших (диапаузирующих или активных) особей, данные исключали из дальнейшей обработки. Для итогового анализа использовали только те сублинии, для которых была определена доля диапаузирующих особей в двух последовательных поколениях. Таким образом, в 8 повторностях опыта были получены данные о потомстве самок двух последовательных поколений *T. telengai*, относящихся к 428 сублиниям (в первом материнском поколении каждая сублиния была представлена одной

самкой, во втором материнском поколении – несколькими самками). Учёты количества активно развивавшихся и диапаузирувавших трихограмм в первом и втором дочерних поколениях включали в общей сложности 24 069 особей. Объёмы выборок в разных фотопериодических режимах и разных повторностях опыта приведены на рис. 1 и 2.

Повторности опыта всегда были не синхронными; в них, как правило, использовались особи из разных поколений лабораторной линии. Предшествующие исследования показали, что доля диапаузирующих особей заметно варьирует в последовательных поколениях лабораторных линий разных видов трихограмм даже при разведении в константных условиях (Заславский, Умарова, 1981; Войнович и др., 2013; Резник и др., 2015). По этой причине при анализе результатов опыта данные, полученные в разных повторностях, обрабатывались по отдельности, независимо друг от друга. Для оценки достоверности индивидуальной изменчивости применяли критерий χ^2 , для выявления корреляции – линейную регрессию. Все вычисления производили с помощью программы SYSTAT 10.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Индивидуальная изменчивость самок первого и второго материнских поколений *T. telengai* по доле диапаузирующего потомства была статистически достоверной в подавляющем большинстве повторностей опыта, проведенного в условиях короткого дня (см. рис. 1) и во всех повторностях опыта, проведенного в условиях длинного дня (см. рис. 2). При этом, как хорошо видно на рисунках, при длинном дне наблюдались не только более высокая достоверность, но и более широкий размах изменчивости. Эти данные подтверждают результаты нашего предыдущего исследования (Резник, Войнович, 2019), в котором размах индивидуальной изменчивости также зависел от фототермических условий развития материнского и дочернего поколений трихограмм. В природе увеличение индивидуальной изменчивости тенденции к диапаузе в условиях длинного дня, возможно, способствует реализации стратегии «распределения риска»: при коротком дне, осенью, перед наступлением зимы, диапауза индуцируется у всех или по крайней мере у подавляющего большинства особей, но некоторые особи диапаузируют и при длинном дне, летом, когда динамика среднестатистических климатических показателей позволяет предполагать возможность благополучного развития еще одной или нескольких генераций. Тем самым обеспечивается выживание популяции в случае преждевременного похолодания или других экстремальных отклонений от климатической нормы. Такая индивидуальная изменчивость сезонных циклов активности была выявлена, например, у полосатого амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* (F.) (Coleoptera, Chrysomelidae) (Виноградова, 1988), свойственна она и многим другим видам насекомых (Hopper, 1999; Joschinski, Bonte, 2021).

Результаты опыта свидетельствуют о преимущественно модификационном характере наблюдаемой изменчивости: корреляция между долями диапаузирующего потомства самок из двух поколений одной сублинии в подавляющем большинстве случаев статистически не достоверна (см. рис. 1 и 2). Однако в двух из восьми повторностей опыта, проведенного в условиях длинного дня, в которых индивидуальная изменчивость была выражена сильнее, корреляция была положительной и достоверной (рис. 2, *A* и *B*), причем в повторности 2, *B* достоверность была весьма высокой. По-видимому, наследуемые факторы все-таки играют определенную роль в детерминации индивидуальной изменчивости самок трихограмм по доле диапаузирующего потомства, но эти наследуемые различия могут быть выявлены только при отсутствии значительно более сильного прямого или косвенного влияния на индукцию диапаузы ка-

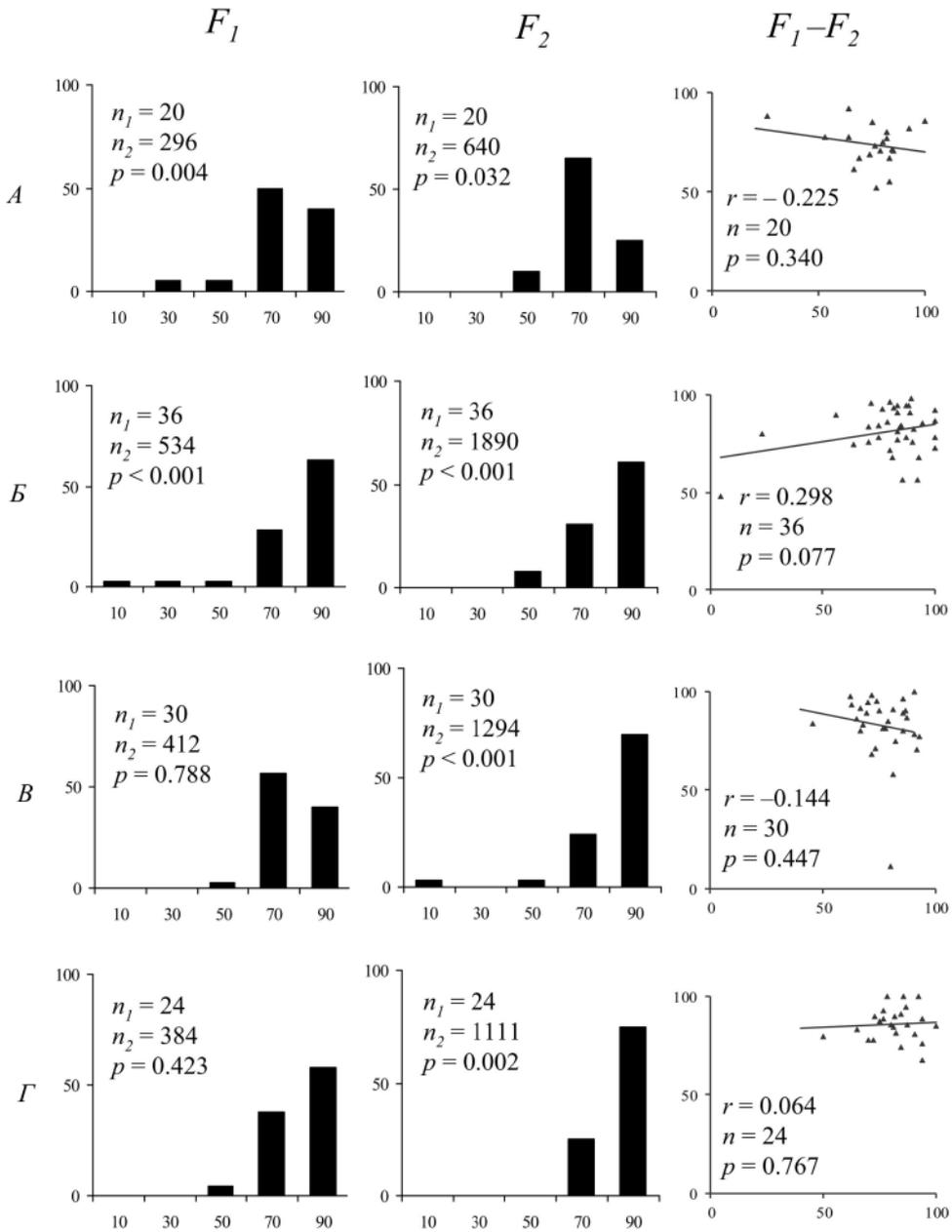
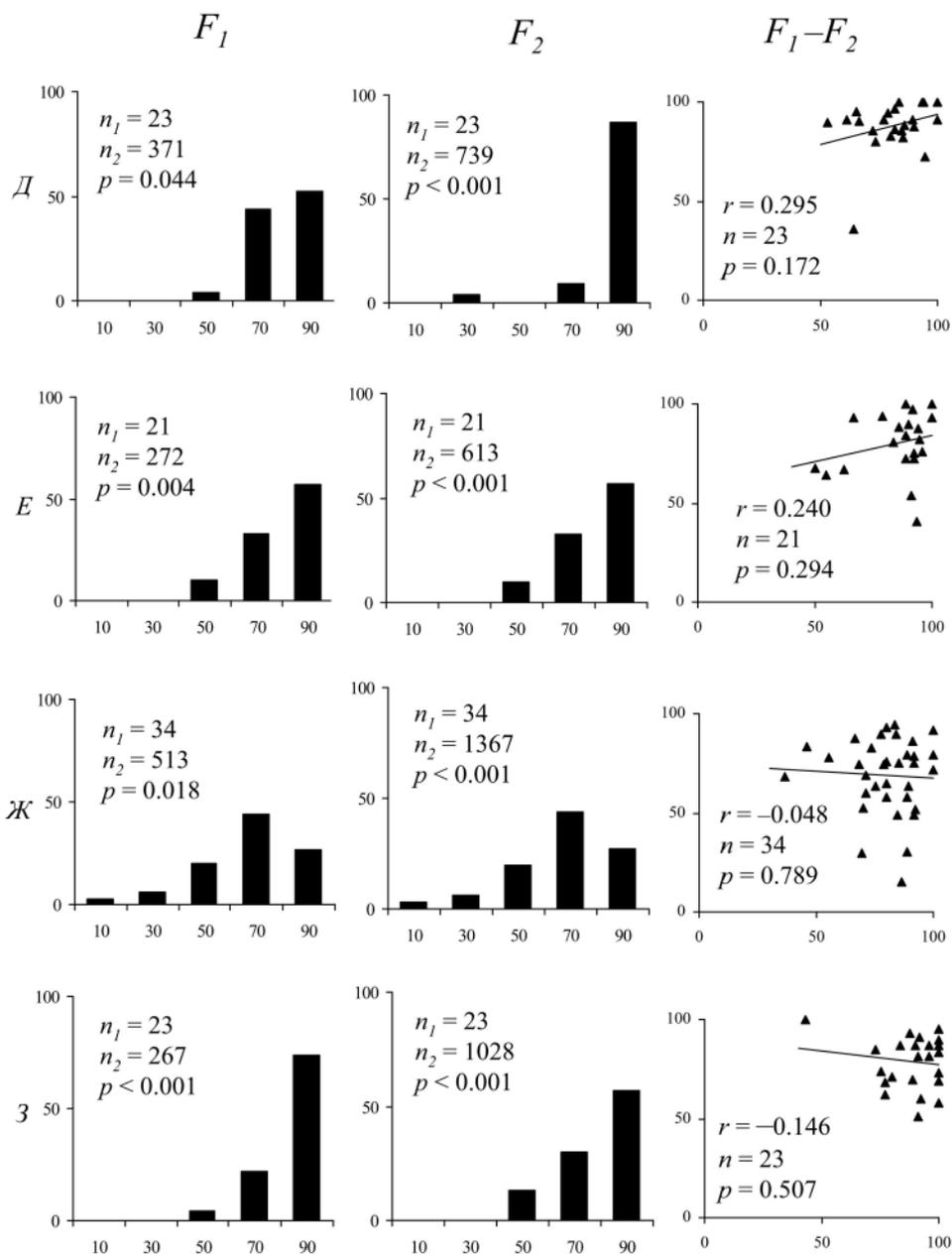


Рис. 1. Индивидуальная изменчивость доли диапаузирующего потомства самок *Trichogramma telengai* Sor., развивавшихся в условиях короткого дня (12 ч).

Столбцы F_1 и F_2 : по горизонтальной оси – доля диапаузирующего потомства (%), указаны середины классов; по вертикальной оси – процентное распределение самок по классам, различающимся долей диапаузирующего потомства. F_1 – первое поколение сублиний (n_1 – число материнских самок, n_2 – число изученных потомков, p – достоверность различий между самками по критерию χ^2). F_2 – второе поколение



сублиний (n_1 – число сублиний, n_2 – число изученных потомков, p – достоверность различий между сублиниями по критерию χ^2). Столбец F_1-F_2 : по горизонтальной оси – доля диапаузирующего потомства самок первого поколения (%), по вертикальной оси – доля диапаузирующего потомства самок второго поколения той же сублинии (%) (r – коэффициент корреляции, n – число сублиний, p – достоверность корреляции), каждый символ соответствует одной сублинии, линия – уравнению линейной регрессии. Строки А-З – повторности опыта.

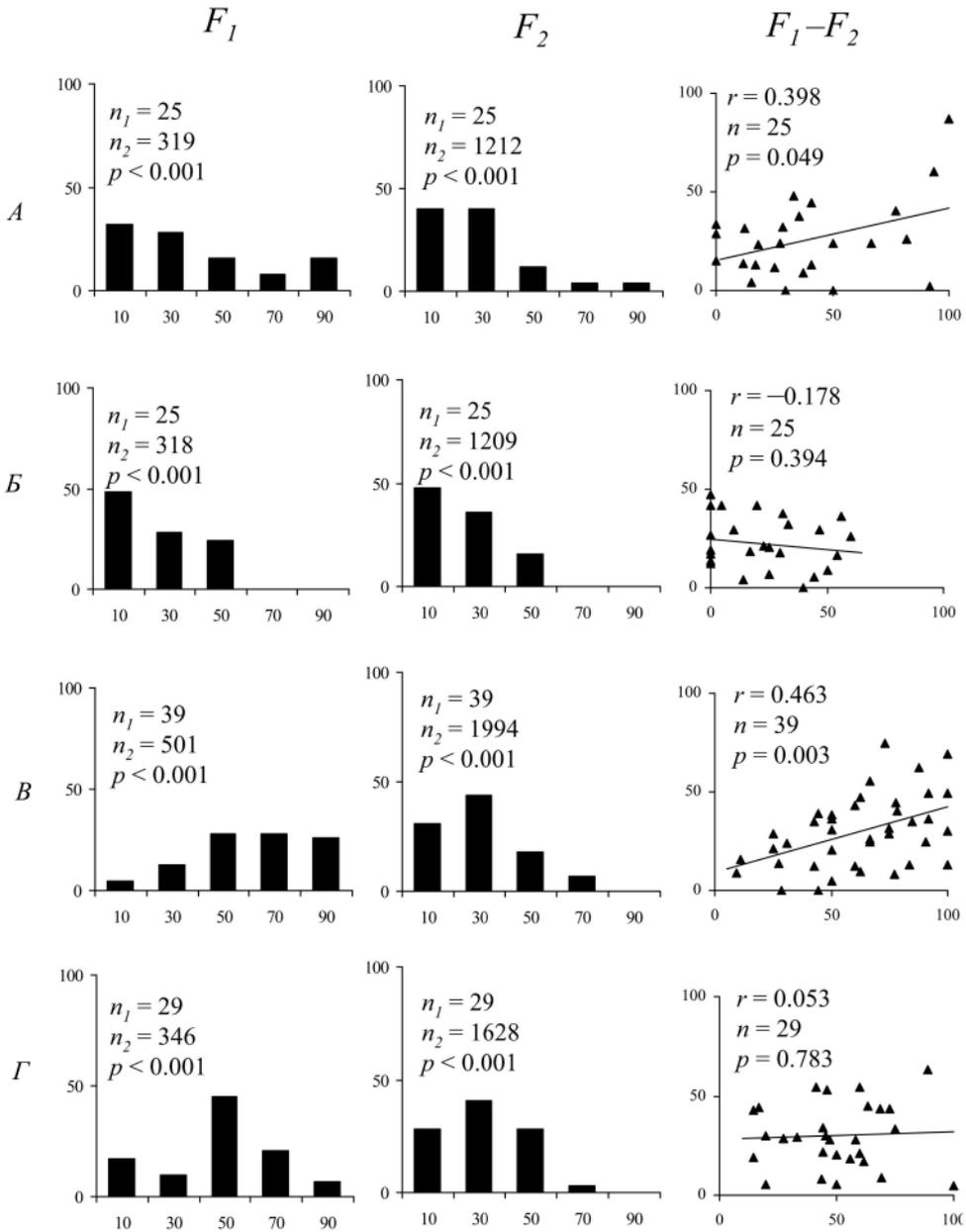


Рис. 2. Индивидуальная изменчивость доли диапаузирующего потомства самок *Trichogramma telengai* Sor., развивавшихся в условиях длинного дня (18 ч).

Обозначения как на рис. 1.

ких-то (не контролируемых в нашем опыте) внешних факторов. Природа этих факторов пока остается неясной. Основные абиотические факторы, способные повлиять на индукцию диапаузы, строго контролировались: длина дня регулировалась с точностью до нескольких минут, отклонения температуры от заданной величины не

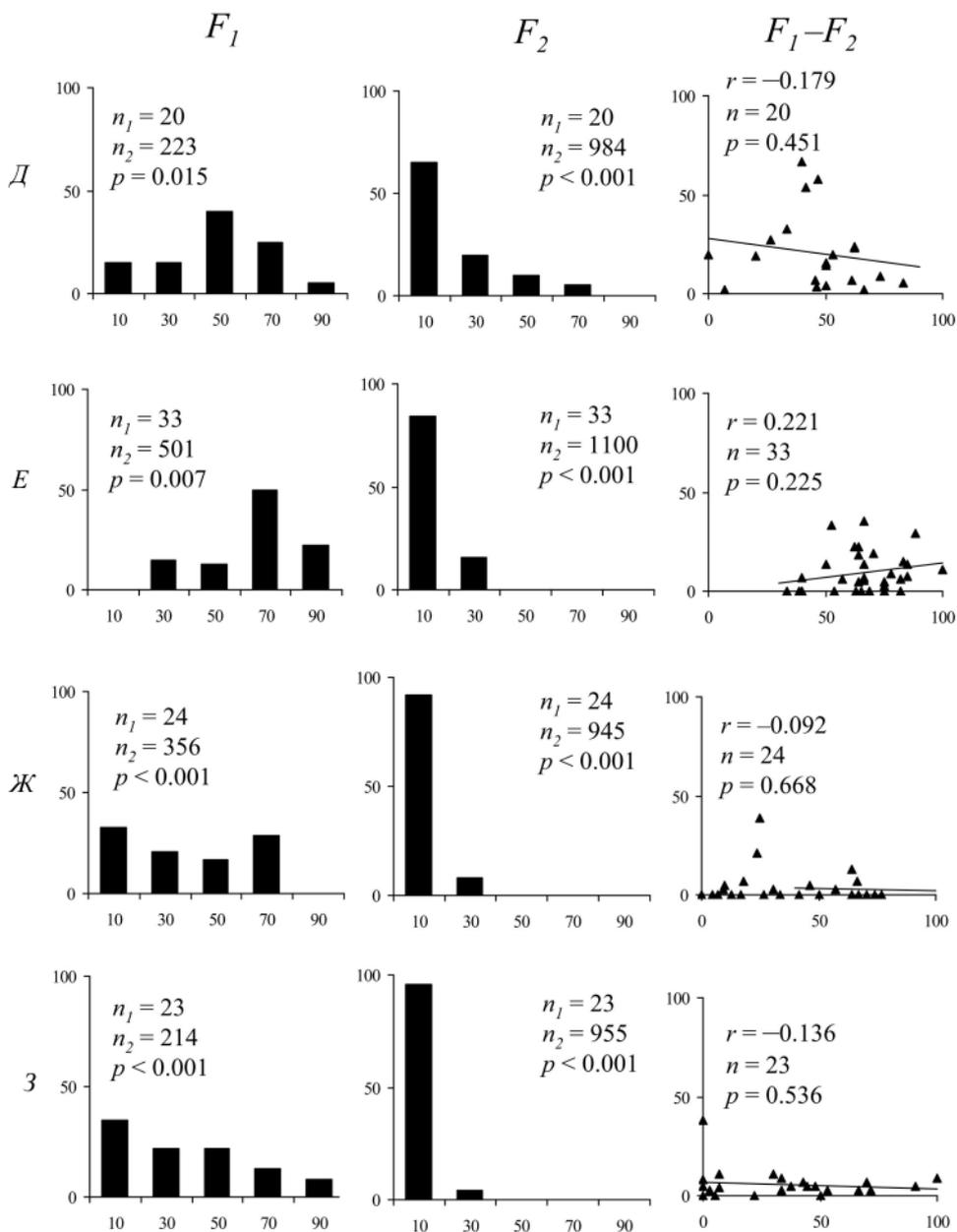


Рис. 2 (продолжение)

превышали 0.2–0.3 °С. Более того, эти отклонения были одинаковы для всех особей, использованных в данной повторности опыта и, следовательно, могли привести к сдвигу средних значений и к различиям между повторностями, но не могли повлиять на различия между особями и сублиниями, всегда сравниваемыми только в пределах одной и той же повторности.

Как уже упоминалось выше, межпопуляционная (в природе) или межлинейная (в лаборатории) изменчивость тенденции к диапаузе была выявлена у многих видов насекомых (Данилевский, 1961; Заславский, 1984; Tauber et al., 1986; Саулич, 1999; Denlinger, 2002; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004; Danks, 2007; Tougeron, 2019; Saunders, 2020). В природе различия между популяциями обычно коррелируют с особенностями локальной сезонной динамики основных факторов окружающей среды (температура, наличие корма и др.), при этом нередко проявляется клинальная изменчивость. Индивидуальная (внутрипопуляционная, внутрилинейная) изменчивость экофизиологических реакций, индуцирующих диапаузу, изучалась гораздо реже, но, несомненно, распространена так же широко, поскольку без индивидуальной изменчивости невозможно и накопление межпопуляционных различий. Заметим, что объектами подавляющего большинства цитированных выше исследований были естественные популяции или лабораторные линии обоеполых насекомых, а в нашей работе была исследована партеногенетическая линия, от которой можно было бы ожидать меньшей внутрилинейной изменчивости. Однако и в этом отношении *T. telengai* ни в коей мере не является исключением. Например, не только межкломальная, но и внутрикломальная изменчивость фотопериодических реакций, регулирующих сезонные циклы, была выявлена у гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera, Aphididae) (Erlykova, 2003).

В природе индивидуальная изменчивость насекомых играет положительную роль, увеличивая пластичность, эволюционный потенциал и устойчивость популяций к изменениям окружающей среды, но внутрилинейная изменчивость агентов биометода не только служит основой для селекции, но и нередко оказывается существенным негативным фактором, затрудняющим стандартизацию разводимого материала, что необходимо учитывать при разработке методик лабораторного и массового разведения (Ной, 1986; Hopper, 1999; Wajnberg, 2004; Routray et al., 2016; Bielza et al., 2020; Leung et al., 2020; Joschinski, Bonte, 2021).

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении экспериментов авторы глубоко признательны Т. Я. Умаровой (Зоологический институт РАН).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа была выполнена в рамках темы государственного задания № 1021051302540-6 «Систематика, морфология, экофизиология и эволюция насекомых».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Е. Б. 1988. Особенности репродукции и формы имагинальной диапаузы у амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae). Энтомологическое обозрение **67** (3): 468–479.
- Войнович Н. Д., Резник С. Я., Вагина Н. П. 2013. Изменчивость «спонтанной» динамики тенденции к диапаузе в ряду поколений *Trichogramma telengai* Sor. Энтомологическое обозрение **92** (3): 465–479. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20205530>
- Данилевский А. С. 1961. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Издательство ЛГУ, 244 с.
- Заславский В. А. 1984. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л.: Наука, 180 с.

- Заславский В. А., Умарова Т. Я. 1981. Фотопериодический и температурный контроль диапаузы у *Trichogramma evanescens* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение **60** (4): 721–731.
- Май Фу Кви, Заславский В. А. 1983. Фотопериодические и температурные реакции *Trichogramma euproctidis* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Зоологический журнал **62** (11): 1676–1680.
- Резник С. Я. 2011. Экологические и эволюционные аспекты фототермической регуляции диапаузы у трихограмм. Журнал эволюционной биохимии и физиологии **47** (6): 434–443.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17047001>
- Резник С. Я., Вагина Н. П., Войнович Н. Д. 2015. Изменения тенденции к диапаузе в последовательных поколениях лабораторных линий трихограмм (Hymenoptera, Trichogrammatidae): эндогенные или экзогенные? Зоологический журнал **94** (4): 446–454.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23299975>
- Резник С. Я., Войнович Н. Д. 2019. Индивидуальная изменчивость индукции диапаузы потомства у самок *Trichogramma telengai* Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение **98** (1): 5–19.
<https://doi.org/10.1134/S0367144519010015>
- Саулич А. Х. 1999. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Издательство СПбГУ, 248 с.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. 2004. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Издательство СПбГУ, 276 с.
- Сорокина А. П. 1987. Биологическое и морфологическое обоснование видовой самостоятельности *Trichogramma telengai* sp. n. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение **66** (1): 32–46.
- Сорокина А. П. 2010. Фототермические реакции, контролирующие диапаузу у трех видов трихограммы (Hymenoptera, Trichogrammatidae) из Ленинградской области. Вестник защиты растений **3**: 51–54.
- Сорокина А. П. 2011. Применение трихограммы: прошлое и настоящее. Защита и карантин растений **10**: 9–12.
<https://cyberleninka.ru/article/n/primenenie-trihogrammy-proshloe-i-nastoyashee>
- Сорокина А. П., Масленикова В. А. 1987. Температурный оптимум формирования диапаузы у видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae). Энтомологическое обозрение **66** (4): 689–699.
- Bielza P., Balanza V., Cifuentes D., Mendoza J. E. 2020. Challenges facing arthropod biological control: identifying traits for genetic improvement of predators in protected crops. Pest Management Science **76** (11): 3517–3526.
<https://doi.org/10.1002/ps.5857>
- Boivin G. 1994. Overwintering strategies of egg parasitoids. In: E. Wajnberg, S. A. Hassan (eds). Biological Control with Egg Parasitoids. Wallingford, UK: CAB International, p. 219–244.
- Danks H. V. 2007. The elements of seasonal adaptations in insects. The Canadian Entomologist **139** (1): 1–44.
<https://doi.org/10.4039/n06-048>
- Denlinger D. L. 2002. Regulation of diapause. Annual Review of Entomology **47**: 93–122.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145137>
- Erlykova N. N. 2003. Inter- and intracloster variability in the photoperiodic response and fecundity in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae). European Journal of Entomology **100** (1): 31–38.
<https://www.eje.cz/pdfs/eje/2003/01/06.pdf>
- Hopper K. R. 1999. Risk-spreading and bet-hedging in insect population biology. Annual Review of Entomology **44**: 535–560.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.44.1.535>
- Hoy M. A. 1986. Use of genetic improvement in biological control. Agriculture, Ecosystems & Environment **15** (2–3): 109–119.
[https://doi.org/10.1016/0167-8809\(86\)90084-8](https://doi.org/10.1016/0167-8809(86)90084-8)
- Joschinski J., Bonte D. 2021. Diapause and bet-hedging strategies in insects: a meta-analysis of reaction norm shapes. Oikos **130** (8): 1240–1250.
<https://doi.org/10.1111/oik.08116>
- Leung K., Ras E., Ferguson K. B. et al. 2020. Next-generation biological control: the need for integrating genetics and genomics. Biological Reviews **95** (6): 1838–1854.
<https://doi.org/10.1111/brv.12641>
- Routray S., Dey D., Baral S., Das A. P., Mahantheshwara B. 2016. Genetic improvement of natural enemies: a review. Agricultural Reviews **37** (4): 325–332.
<http://dx.doi.org/10.18805/ag.v37i4.6463>

- Saunders D. S. 2020. Insect photoperiodism: Seasonal development on a revolving planet. *European Journal of Entomology* **117** (1): 328–342.
<https://doi.org/10.14411/eje.2020.038>
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. 2002. *Insect Clocks*. Amsterdam: Elsevier, 560 p.
- Smith S. M. 1996. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. *Annual Review of Entomology* **41**: 375–406.
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.002111>
- Snell-Rood E. C., Ehlman S. M. 2021. Ecology and evolution of plasticity. In: D. W. Pfennig (ed.). *Phenotypic Plasticity and Evolution*. Boca Raton, US: CRC Press, p. 139–160.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. 1986. *Seasonal Adaptations of Insects*. New York: Oxford University Press, 411 p.
- Tougeron K. 2019. Diapause research in insects: historical review and recent work perspectives. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **167** (1): 27–36.
<https://doi.org/10.1111/eea.12753>
- Wajnberg E. 2004. Measuring genetic variation in natural enemies used for biological control: why and how? In: L. E. Ehler, R. Sforza, T. Mateille (eds). *Genetics, Evolution and Biological Control*. Wallingford: CAB International, p. 19–37.
<http://dx.doi.org/10.1079/9780851997353.0019>
- Zaslavski V. A., Umarova T. Ya. 1990. Environmental and endogenous control of diapause in *Trichogramma* species. *Entomophaga* **35** (1): 23–29.
<https://doi.org/10.1007/BF02374297>

ON THE NATURE OF INDIVIDUAL VARIATION IN THE INDUCTION
 OF PROGENY DIAPSUE IN *TRICHOGRAMMA TELENGAI* SOR.
 (HYMENOPTERA, TRICHOGRAMMATIDAE) FEMALES

N. D. Voinovich, S. Ya. Reznik

Key words: diapause, variation, heritability, biocontrol, *Trichogramma telengai*, Trichogrammatidae.

SUMMARY

With the aim to determine the nature of the previously demonstrated by the authors individual (intra-strain) variation of *Trichogramma telengai* Sor. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) females in the proportion of diapausing progeny, the variability of families (isofemale substrains) separated from the main laboratory strain was investigated. Maternal generations developed at a temperature of 20 °C and day length of 12 and 18 h; progeny diapause was induced by development at 14 °C in the dark. Eight replicates of the experiment were conducted; in total, the proportion of diapausing progeny was determined for two sequential generations of 428 substrains. Individual (in the first generation) and interfamilial (in the second generation) variability was statistically significant in almost all replicates. However, the correlation in the proportion of diapausing progeny between two sequential generations of the same substrain was very weak and in most cases was not statistically significant. These data suggest that the intra-strain variability of *T. telengai* females in the proportion of diapausing progeny is primarily based on uninheritable modifications rather than on some genetic (heritable) factors.

УДК 632.754.1

ПОВРЕЖДЕННОСТЬ ЗЕРНА ПШЕНИЦЫ ВРЕДНОЙ ЧЕРЕПАШКОЙ *EURYGASTER INTEGRICEPS* PUTON (HEMIPTERA, SCUTELLERIDAE): ДИАГНОСТИКА И МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

© 2022 г. А. В. Капусткина, * А. Н. Фролов**

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

Поступила в редакцию 14.02.2022 г.

После доработки 9.03.2022 г.

Принята к публикации 9.03.2022 г.

Клоп вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Put.) – один из наиболее экономически опасных вредителей зерновых культур во многих странах мира. В статье представлен аналитический обзор мировой литературы, посвященной наносимому вредной черепашкой ущербу, и особенно вариабельности поврежденности зерна клопами и методам ее оценки. Хотя все известные в настоящее время методы диагностирования поврежденных клопами-черепашками зерен (в том числе визуальный, рентгенография, инфракрасная микроскопия и экспресс-метод сканирования) не лишены недостатков и требуют усовершенствования, наибольшими точностью и простотой применения при идентификации повреждений, наносимых вредной черепашкой, характеризуются инфракрасная микроскопия и компьютерное сканирование.

Ключевые слова: клоп вредная черепашка, *Eurygaster integriceps*, пшеница, вредоносность, поврежденность зерна, методы определения, устойчивые сорта.

DOI: 10.31857/S036714452201004X

Под названием «хлебные клопы» обычно понимают комплекс из более чем 20 представителей семейств черепашек (Scutelleridae), щитников (Pentatomidae) и слепняков (Miridae), питающихся семенами зерновых злаков. Среди этих насекомых особенно вредоносны виды рода *Eurygaster*, и в первую очередь вредная черепашка *Eurygaster integriceps* Puton – наиболее экономически значимый вредитель зерновых культур в Евразии, в том числе на территории России, государств Восточной Европы, Западной и Средней Азии (Арешников, Старостин, 1992; Алехин, 2002; Moir, Szito, 2005; Popov et al., 2007; Павлюшин и др., 2010, 2015; Davari, Parker, 2018; Нейморовец, 2019). Вредная черепашка недаром отнесена к числу особо опасных вредных объектов (Перечень..., 2010), поскольку в годы массовых размножений клопы способны вызывать чрезвычайные ситуации в зерновых комплексах России, Турции, Ирана, Сирии и других стран (Javahery, 1995; Critchley, 1998; Алехин, 2002; El Bouhssini et al., 2002; Parker et al., 2002; Aja et al., 2004; Ozberk et al., 2005; Trissi et al., 2006; Павлюшин и др., 2010,

2015; Karimzadeh et al., 2011; Salis et al., 2013; Dizlek, Özer, 2017; Stankevych, Borta, 2019). Совершенно не удивительно, что такое пристальное внимание со стороны специалистов по защите растений и сельскохозяйственной энтомологии уделяется черепашке – одних лишь кандидатских диссертаций, посвященных изучению этого вредителя, выполнено на территории бывшего СССР более сотни, а докторских – не менее двух десятков (Фролов, 2019).

В то же время, несмотря на огромное количество работ, посвященных вредной черепашке, очень многие аспекты ее биологии все еще вызывают споры, например, вклад того или иного фактора в динамику численности вредителя. Несмотря на то, что биологии вредителя посвящено множество публикаций, точки зрения относительно роли большинства, если не практически всех факторов различаются кардинально, хотя очевидно, что условия для достижения определенного консенсуса давно созрели (Фролов, 2019). Такое состояние дел обусловлено не только широкой популяционной изменчивостью вредителя и разнообразием экологических и антропогенных условий, в которых он обитает, но и широким разбросом мнений специалистов о влиянии тех или иных факторов на развитие насекомого и даже о характере и степени наносимых им повреждений. Поэтому основной задачей настоящей статьи было рассмотрение основных проблем, связанных с вредной деятельностью клопов, и в первую очередь анализ ситуации, которая сложилась в настоящее время с методическими подходами, используемыми для оценки поврежденности зерна, их достоинств и недостатков, а также по возможности определение путей и способов их совершенствования, что в первую очередь необходимо для создания устойчивых к хлебным клопам сортов зерновых. Другой требующий детального рассмотрения важный вопрос – связь поврежденности зерна с численностью вредителя, а именно каких пределов может достигать поврежденность зерна клопами, как при отсутствии защитных мероприятий, так и при их проведении. Непосредственным поводом для написания данной статьи послужили критические замечания ряда отечественных специалистов, считающих, что статья А. В. Капусткиной и В. А. Хилевского, опубликованная в «Энтомологическом обозрении» в 2020 г., содержит завышенные показатели поврежденности зерна вредной черепашкой. Поскольку вопрос о степени повреждаемости зерновых культур хлебными клопами возникает среди специалистов по защите растений с удручающей регулярностью, требуется детально проанализировать и обобщить огромное количество научной информации об ущербе, наносимом зерну вредной черепашкой.

Известно, что степень поврежденности зерна клопами существенно варьирует в зависимости от самых разных факторов, и в первую очередь от времени, когда происходило питание насекомых на растении. Повреждения, нанесенные перезимовавшими имаго на ранних этапах органогенеза растений, вызывают количественные потери урожая за счет гибели продуктивных стеблей. В результате этого отмечается снижение натурности, количества и массы зерна, но при этом не затрагиваются его хлебопекарные качества. Питание личинок и взрослых особей нового (молодого) поколения происходит на формирующихся, развивающихся и зрелых зерновках. Пищеварительные ферменты вредной черепашки, введенные насекомым в эндосперм, существенно меняют физико-биохимические и молекулярно-генетические свойства зерна, что приводит к резкому ухудшению всех его потребительских качеств. Установлено, что характер влияния пищеварительных ферментов вредной черепашки на качество зерна варьирует в зависимости от очень многих факторов – приемов агротехники, метеоусловий,

сорта пшеницы, численности клопов на посевах, интенсивности повреждения и других (Karababa, Ozan, 1998; Sivri et al., 1999; Рябченко и др., 2000; Hariri et al., 2000; Trissi et al., 2006; Павлюшин и др., 2010, 2015; Salis et al., 2010; Konarev et al., 2011; Sanaey, Mirak, 2012; Özçandır, Özay, 2013; Mutlu et al., 2014; Allameh et al., 2015; Olanca et al., 2016; Dizlek, Özer, 2016, 2017; Stankevych, Borta, 2019; Конарев, 2020). О существенных негативных изменениях биохимического состава и ухудшении технологических и хлебопекарных свойств муки сообщается в случаях, когда клопами в партии зерна повреждено 2–15 % зерен (Critchley, 1998; Hariri et al., 2000; Теняева, 2004; Kinaci, Kinaci, 2004, 2007; Ozderen et al., 2008; Гапонов и др., 2009; Köksel et al., 2009; Емельянов, Критская, 2010; Павлюшин и др., 2010, 2015; Нецветаев и др., 2012; Torbica et al., 2014; Dizlek, Özer, 2016, 2017; Raparport et al., 2019), а при повреждении 6–20 % зерен отмечается снижение посевных качеств семян (Арешников, Старостин, 1992; Sheikh, Al Rahb, 1996; Лесовой, Фещин, 2000; Ozberk et al., 2005; Емельянов, Критская, 2010; Капусткина, 2011; Топчий, 2012; Бурлака, Каплин, 2015; Павлюшин и др., 2015; Капусткина, Нефедова, 2017). Кроме того, Б. Паркер с соавт. (Parker et al., 2011) сообщают, что сильное повреждение клопами-черепашками отрицательно отражается и на фуражных качествах зерна.

Для снижения численности и уменьшения вреда от клопов-черепашек на посевах зерновых культур разработан широкий комплекс защитных мероприятий, включающий выращивание устойчивых сортов, применение химических инсектицидов и биологических препаратов, выпуск энтомофагов, использование половых феромонов и различные агротехнические приемы. При этом, к сожалению, до сих пор во многих хозяйствах отдают безусловное предпочтение химическим средствам защиты растений, которые хотя и способны быстро снизить численность вредной черепашки до экономически приемлемого уровня, однако отличаются целым рядом отрицательных побочных эффектов (возникновение резистентности, гибель полезных организмов, загрязнение окружающей среды и т. д.). В результате этого ежегодно на защиту посевов зерновых культур от клопов-черепашек в мире выделяется от 40 до 60–70 миллионов долларов США (Javahery, 1995; Tafaghodinia, Majdabadi, 2006; Gözüaçık et al., 2010; Рылько, 2011; Павлюшин и др., 2015; Dizlek, Özer, 2016; Tonk et al., 2017), а вредоносность их не обнаруживает тенденции к снижению. При высокой численности вредной черепашки потери урожая могут составлять 20–30 % для ячменя и 50–90 % для пшеницы, а при отсутствии защитных мероприятий экономические потери способны достигать 100 % (Hariri et al., 2000; Kivan, Kilic, 2005; Yazgaç, Kirci, 2017; Вилкова и др., 2018).

На территории России в зависимости от региона, цели выращивания и применяемых защитных мероприятий поврежденность зерна пшеницы вредной черепашкой обычно колеблется в пределах от 0,2–12 до 18–35 %, а в отдельные годы и в исключительных случаях этот показатель может достигать 40–73,4 % (Критская, 2006; Каменченко, Наумова, 2008; Алехин, 2009; Вилкова и др., 2012; Павлюшин и др., 2015; Капусткина, Хилевский, 2020). Широкие пределы варьирования поврежденности зерна пшеницы клопами-черепашками вызывают дискуссии о точности выявленной степени поврежденности партий зерна между различными исследователями, специалистами районных пунктов оценки качества зерна, зернового производства и хлебопекарных предприятий. В особенности часто сомнению подвергаются высокие показатели поврежденности зерна пшеницы. Это связано с тем, что для производителей зерна его качество имеет первостепенное значение, так как оно влияет на цену

и окупаемость затрат на производство. Наличие в партии пшеницы 2–4 % зерен, поврежденных клопом-черепашкой, автоматически относит ее 3-му классу, а при наличии 5–7 % – переводит в категорию непродовольственной. Помимо этого, наличие более 1 % поврежденных зерен в продаваемых за границу партиях значительно снижает экспортную цену (Алехин, 2009; Рылько, 2011; Кошкин, 2020).

Очевидно, что необходимым, хотя и не достаточным условием подтверждения объективности информации, получаемой при использовании того или иного диагностического подхода при анализе поврежденности зерна вредной черепашкой, является наличие устойчивой и статистически достоверной связи между степенью поврежденности зерна и численностью вредителя на посевах пшеницы. Так, в исследованиях Р. Джанхилала с соавт. (Canhilal et al., 2005), выполненных в Турции, была показана связь между численностью личинок и имаго нового поколения на посевах и поврежденностью зерна, хотя связать процент белоколосости растений с плотностью перезимовавших клопов авторам не удалось. С другой стороны, в проведенной в Иране работе Н. Санайя и Т. Мирака (Sanaey, Mirak, 2012) достоверная положительная связь поврежденности растений с плотностью перезимовавших клопов в расчете на 1 м² была убедительно доказана. А. В. Капусткина и В. А. Хилевский (2020), использовавшие визуальный учет численности вредителя, инфракрасную микроскопию и компьютерное сканирование для оценки поврежденности зерна, продемонстрировали наличие тесной положительной связи поврежденности зерна с численностью личинок клопов на посевах озимой пшеницы в Ростовской обл. Установленные в этой работе показатели поврежденности зерна не должны вызывать особых сомнений, поскольку численность клопа вредной черепашки в этом регионе даже в годы депрессии оставалась на весьма высоком уровне, а следовательно, и вредоносность насекомого также сохранялась высокой.

Тем не менее, рассмотрим вопрос о зависимости поврежденности зерна от численности клопов более внимательно. Уровень поврежденности зерна можно рассчитать путем сопоставления количества зерен, поврежденных одной особью в течение ее онтогенеза, с количеством сформировавшихся зерен на единицу площади. Сравнение оценок плотности насекомых и степени поврежденности зерен показало, что одна личинка вредной черепашки за период своего развития способна повредить от 40–55 (Boyasoglu, 1998; Kinaci, Kinaci, 2007) до 100–270 зерновок (Алехин, 2002; Емельянов, Критская, 2010). Доля поврежденных зерен на 1 м² в этом случае составит около 0.5–3.7 %, а потери урожая в зависимости от зоны возделывания – 0.3–3.3 ц/га (Емельянов, 1992; Bahrami et al., 2003; Нейморовец и др., 2016). При численности 10 личинок и имаго нового поколения на 1 м² посева поврежденность зерен достигает 7 %, а в контролируемых условиях при плотности 3–38.7 особи на 1 м² варьирует от 0.5 до 9.7 %. При этом потери урожая колеблются от 60–380 до 1531 кг (Canhilal et al., 2005; Canhilal, 2016)! Столь впечатляющая вариабельность поврежденности зерна и потерь урожая объясняется влиянием экологических условий и разной устойчивостью высейных сортов к вредной черепашке.

Для выявления ожидаемого уровня вредоносности энтомологического объекта весьма полезно оценить потребность вредящей стадии в корме, которая естественным образом связана с массой тела насекомого (Зубков, 1995). Зная среднюю массу ушедшего на зимовку имаго клопа нового поколения и показатели элементов продуктивности (количество зерен в колосе, массу одного зерна и т. д.), с помощью правила Р. Линде-

мана можно охарактеризовать примерные потери массы зерна пшеницы при развитии 1 особи вредной черепашки. Известно, что при массе тела клопа, равной 120–140 мг, перезимовка насекомого должна пройти успешно, а при массе 90–100 мг большая часть клопов погибнет. Накопленная масса тела, а также развитие жирового тела существенно влияют и на способность клопов к размножению (Moir, Szito, 2005; Павлюшин и др., 2010; Иванцова, 2013). Конечно, размерные и весовые показатели элементов продуктивности пшеницы варьируют весьма значительно в зависимости от вида, сорта, применяемых агротехнических мероприятий и условий произрастания растений. Поэтому масса одной зерновки весьма изменчива, причем вариация наблюдается даже в пределах одного колоса: самые легкие зерна чаще встречаются в верхней части колоса, а более крупные формируются в средней и нижней его частях. В качестве базовой величины логично использовать значения элементов продуктивности модельного сорта мягкой озимой пшеницы, например, предложенные А. П. Самофаловым с соавт. (Самофалов и др., 2018).

Согласно правилу Р. Линдемана, за весь период развития одна особь клопа вредной черепашки для успешного его завершения должна потребить примерно 1200–1400 мг корма, что соответствует массе 26–30 целиком съеденных полновесных зерен пшеницы. Однако клопы, характеризующиеся внекишечным пищеварением, постоянно меняют места питания, причем уровень потерь массы зерен при повреждении вредной черепашкой зависит как от фазы созревания, так и от стадии развития насекомого. В итоге средние значения потерь массы одной зерновки могут в зависимости от условий варьировать от 2.7 до 10.6 мг (Володичев, 1977). Получается, что одна особь вредной черепашки способна повредить от 109 до 518 зерен пшеницы, что составляет 0.5–2.8 % от общего количества зерновок на 1 м² посева. Таким образом, при численности клопов, варьирующей от 4 до 22 особей на 1 м² посева пшеницы, поврежденность зерна без применения инсектицидов может колебаться в очень широких пределах – от 2 до 61.9 %, что отлично согласуется с фактическими данными, представленными в статье А. В. Капусткиной и В. А. Хилевского (2020).

Что касается порой наблюдаемого высокого процента поврежденности зерна клопами на обработанных инсектицидами посевах пшеницы (Капусткина, Хилевский, 2020), то здесь следует отметить, что, во-первых, применение химических препаратов хотя и снижает ожидаемые в будущем потери урожая растений и численность фитофага на посевах, но не обеспечивает сохранности всех свойств зерна, ведь нанесенный ранее вред никуда не исчезает. Во-вторых, и после обработки на посевах пшеницы остается часть популяции вредной черепашки (тем более значительная, чем выше уровень резистентности насекомых к пестициду), которая продолжает развиваться на растениях вплоть до уборки, питаясь формирующимся зерном. На посевах, где эффективность применяемого препарата недостаточно высока, численность и вредоносность клопа могут сохраняться на весьма значительном уровне. В цитированной выше статье (Капусткина, Хилевский, 2020) подчеркивалось, что эффективность применявшихся инсектицидов бывала нестабильной и зависела от многих факторов (сроков применения, метеоусловий и т. д.). Так или иначе, вывод очевиден: использованные А. В. Капусткиной и В. А. Хилевским (2020) методы инфракрасной микроскопии и компьютерного сканирования продемонстрировали свою объективность при оценке степени поврежденности зерна вредной черепашкой, в связи с чем заслуживают широкого практического применения, в первую очередь там, где точность оценки поврежденности критически важна.

Пока на практике наиболее широко распространенным методом выявления зерна, поврежденного клопом-черепашкой, остается визуальный с использованием лупы или стереоскопических микроскопов (Алехин, 2002; Köksel et al., 2002; ГОСТ 30483–97, 2009; Дерев, 2009; Dizlek, Islamoglu, 2010; Бурлака, Каплин, 2015; Tonk et al., 2017; Aydoğan, Ünlü, 2020, и др.). Данный подход позволяет проводить оценку поврежденности зерна вредной черепашкой в момент уборки урожая. Суть этого подхода заключается в идентификации на поверхности зерен светло-желтых, четко очерченных, часто вдавленных пятен с темной «точкой» как индикаторов мест прокола стилетами клопа. Область повреждения при этом характеризуется рыхлой и мучнистой консистенцией, а при надавливании легко крошится. Кроме того, внешний вид зоны повреждения зерновки различен в зависимости от того, в какой период ее развития питалась вредная черепашка и каков при этом был возраст насекомого, причем места питания клопов на полустекловидных и мучнистых зерновках выявить довольно сложно. Поврежденные зерна часто сохраняют обычные размер и форму, в результате чего их невозможно отделить при очистке. Не зная всех этих особенностей, легко провести неправильную диагностику поврежденности черепашкой зерна пшеницы, т. е. здоровые, мучнистые и желтобокие зерновки можно отнести к категории поврежденных и наоборот. Исходя из сказанного, основной недостаток визуального подхода – его субъективность, низкая достоверность при диагностировании и сложность в оценке степени вреда, нанесенного зерну вредной черепашкой. В целом же, при использовании данного метода происходит, как правило, значительная недооценка процента поврежденности зерна клопами. Поэтому для более достоверной оценки поврежденности зерна зерновых культур вредной черепашкой предложены разные инструментальные методы.

Среди наиболее точных инструментальных подходов следует в первую очередь упомянуть мягколучевую микрофокусную рентгенографию (Архипов, Потрахов, 2008; Архипов и др., 2013; Прияткин и др., 2018; Назарова, Залетова, 2019). Рентгеновские снимки, полученные с помощью рентгенодиагностической установки ПРДУ-02 или ее аналогов, позволяют высоко достоверно, независимо от зоны питания вредной черепашки и визуальных признаков, выявлять поврежденные ею зерна, а также обнаруживать скрытую заселенность зерновок вредителями запасов и идентифицировать структурные дефекты. Правда, из-за того, что зерновки на приемнике излучения располагаются в одной плоскости, визуализация интенсивности повреждений и дефектов структуры семян, особенно при слабых повреждениях, не достигает 100%-ной точности (Demyanchuk et al., 2011; Прияткин и др., 2018).

Другой интроскопический метод диагностики поврежденности зерна черепашкой – микроскопия с использованием инфракрасных лучей (Вилкова и др., 1976; Павлюшин и др., 2010, 2015; ГОСТ 33538–2015, 2018; Armstrong et al., 2019). Принцип данного подхода основан на том, что инфракрасный свет, проходя сквозь зерно, задерживается в местах поврежденного стилетами клопов эндосперма, затемняя их и делая видимыми. Достоинства инфракрасной визуализации – возможность достоверно идентифицировать желтобокое зерно, выявить различные физиологические дефекты, объективно определить по специфике области повреждения зерна видовую принадлежность питавшегося насекомого и оценить интенсивность повреждения им зерновок (Павлюшин и др., 2010, 2015; Вилкова и др., 2018; ГОСТ 33538–2015, 2018). Помимо диагностирования мест повреждений хлебными клопами спектроскопические методы, основанные на использовании инфракрасного света ближнего и среднего диапазонов в

сочетании с мультиспектральной визуализацией, позволяют провести анализ качества зерна, определить его сортовую принадлежность и даже выявить среди зерен пораженные грибной инфекцией (Vrešak et al., 2016). Недостатками данного подхода считаются неразработанность алгоритмов компьютерной обработки полученных данных и низкая производительность работы, так как для оценки поврежденности зерна клопами необходимо тщательно осматривать под инфракрасными лучами каждое зерно в пробе по отдельности.

На базе инфракрасной микроскопии в ВИЗР был разработан экспресс-метод диагностики и анализа зерновых партий с использованием цветного планшетного сканера (Вилкова и др., 2006, 2018; Павлюшин и др., 2010, 2015; ГОСТ 33538–2015, 2018). По сравнению с предыдущим методом этот способ менее трудоемок, более прост и экономически выгоден в эксплуатации, что связано с возможностью проанализировать одновременно несколько проб зерна. Сканирующий эффект и цветовая трансформация в зависимости от плотности структуры эндосперма в местах питания насекомых делает отчетливо видимыми локализацию и глубину повреждения ими зерновок, что позволяет объективно проводить диагностику поврежденности зерна. Из недостатков метода можно отметить отсутствие программного обеспечения для автоматического анализа пробы зерна (длины, формы, цвета, различных дефектов и т. д.), а также влияние эффекта плоскости расположения зерна в пробе на степень визуализации интенсивности повреждений и дефектов структуры семян, особенно при слабых повреждениях.

Помимо названных, для оценки поврежденности зерна клопом вредной черепашкой применяют и другие методы: нингидриновый (Янишевская, Шерман, 1989), газоразрядной визуализации (Архипов и др., 2017; Прияткин и др., 2018), метод моделирования нагрузки поврежденности (Емельянов, 1992; Емельянов, Критская, 2010), лазерной фотометрии, компьютерной микрографии (Arkhipov et al., 2015; Прияткин и др., 2018), искусственных нейронных сетей (Babalik et al., 2007; Basati et al., 2018). Используются для диагностики также различные биохимические подходы (Konarev et al., 2011; Конарев и др., 2014; Vaccino et al., 2017) и методы оценки хлебопекарных качеств поврежденного зерна (метод фаринографа Brabende, метод экстенсиметра Шопена, модифицированный SDS-седиментационный тест и др.) (Every, 1992; Бебякин и др., 2001; Нецветаев и др., 2012; Шаболкина и др., 2012). Однако названные методы, несмотря на все их достоинства, требуют хорошо оснащенной лаборатории с дорогостоящим оборудованием, штата высококвалифицированных специалистов, сложной подготовки зерновых проб для анализа, специализированных химических реактивов и разработки специальных алгоритмов компьютерной обработки данных анализа зерна. В связи с этим, ряд подходов к выявлению поврежденного клопами-черепашками зерна не нашел практического применения.

Краткая характеристика методических приемов выявления повреждений, причиняемых клопами-черепашками рода *Eurygaster*, дана в обзоре В. В. Нейморовца с соавт. (Нейморовец и др., 2016), основной вывод которого гласит, что используемые ныне методы все еще нуждаются в доработке с целью повышения точности учета повреждений и интерпретации полученных результатов. Проведенный нами анализ также свидетельствует, что пока еще не предложено идеального метода диагностирования поврежденности зерна вредной черепашкой. Применяемые подходы существенно различаются способами выявления поврежденности и разрешающей способностью (Вил-

кова и др., 1976, 2006; Володичев, 1978; Емельянов, 1992; Павлюшин и др., 2010, 2015; Dizlek, Islamoglu, 2010, 2015; Arkhipov et al., 2015; Dizlek, Özer, 2016; Прияткин и др., 2018, и др.), однако на практике в большинстве случаев оценка поврежденности зерна клопами-черепашками либо осуществляется традиционным визуальным методом, либо партии проверяют лишь на соответствие основным качественным характеристикам зерна и на скрытую зараженность вредителями запасов.

При этом очевидно, что использование визуального подхода, обеспечивающего получение в целом заниженных оценок поврежденности зерна вредной черепашкой в партиях зерновых культур, выгодно производителям пшеницы, особенно на фоне роста экспортных цен, так как высокие показатели поврежденности могут существенно снизить рыночную цену партии, а следовательно, привести к значительным убыткам как производителей пшеницы, так экспортеров.

Задача провести как можно более объективное диагностирование степени поврежденности зерна вредной черепашкой представляется весьма важной, если не в коммерческих, то в научных целях. Так, использование в селекции более совершенных подходов для оценки поврежденности зерна вредной черепашкой облегчит и ускорит работу, направленную на поиски доноров и источников для создания устойчивых к вредителю сортов. Известно, что возделывание таких сортов – один из наиболее эффективных и экономически оправданных подходов в защите зерновых культур от вредной черепашки, позволяющий существенно сократить применение пестицидов (Шапиро, 1985). Это особенно важно сейчас, когда в глобальном масштабе решаются задачи, направленные на повышение урожайности сельскохозяйственных культур при ограничении негативного воздействия на окружающую среду. К сожалению, насыщенность посевов устойчивыми сортами сельскохозяйственных культур пока еще не превышает 10 % (Javahery et al., 2000; Kinaci, Kinaci, 2007; El Bouhssini et al., 2009; Павлюшин и др., 2010, 2015; Paul et al., 2019), а в зерновом производстве она еще ниже. Недаром в утвержденной Правительством (Распоряжение..., 2019) стратегии развития зернового комплекса Российской Федерации особое место отводится вопросам селекции и семеноводства зерновых культур.

Вопросам устойчивости зерновых культур к повреждениям клопами вредной черепашки в мире уделяется все больше внимания. Опубликовано множество научных работ, посвященных выявлению и изучению механизмов иммунитета пшеницы к клопам-черепашкам, оценке существующих сортов и поискам доноров и источников устойчивости в мировых коллекциях. В частности, скрининг зерновых культур на устойчивость к вредителю позволил выделить из генного банка ICARDA (The International Center for Agricultural Research in the Dry Areas) 1 сорт твердой пшеницы, 8 сортов мягкой пшеницы и 1 вид дикого сородича *Aegilops umbellulata* Zhuk с «хорошим уровнем устойчивости» к повреждениям перезимовавшими клопами (Ali et al., 2009; El Bouhssini et al., 2009). Многолетние исследования, выполненные отечественными учеными, позволили обосновать методологию создания устойчивых к вредителям форм растений, изучить и выявить механизмы иммуногенетических барьеров растений, а также предложить модель сорта пшеницы, устойчивого к вредной черепашке и другим хлебным клопам (Вилкова и др., 2004; Павлюшин и др., 2015).

В ряде работ сообщается о связи поврежденности зерна с некоторыми морфологическими признаками растений пшеницы. Так, отмечалось, что остистые, опушенные, высокорослые сорта с плотным колосом и красным зерном сильнее повреждаются

вредной черепашкой по сравнению с безостыми, неопушенными, белозерными, низкорослыми сортами с рыхлым колосом (Сусидко, Федько, 1997; Rezabeigi, 2007; Najafi Mirak, 2012; Бурлака, Каплин, 2015). Впрочем, другие исследователи придерживаются противоположного мнения. Так, в публикациях А. В. Капусткиной (2011) и В. А. Павлюшина с соавт. (Павлюшин и др., 2015) сообщалось, что безостый неопушенный рыхлый колос с ланцетовидными колосковыми чешуями сильнее повреждался насекомыми, чем остистый опушенный плотный колос с широкими колосковыми чешуями. Е. Кинаджи и Дж. Кинаджи (Kinaci, Kinaci, 2004) обнаружили также, что сорта зерновых культур с белым зерном сильнее повреждались клопами-черепашками, чем краснозерные сорта. Кроме того, было установлено, что устойчивые к вредной черепашке сорта характеризуются высоким содержанием в эндосперме фракций крупных крахмальных зерен (более 50 %). И наоборот, сорта, в эндосперме которых преобладает фракция мелких крахмальных зерен, сильнее повреждаются клопами (Шапино, Нефедова, 1985; Rezabeigi et al., 2007; Najafi Mirak, 2012; Павлюшин и др., 2015). С другой стороны, Т. Наджафи Мирак с соавторами (Najafi Mirak et al., 2008) не наблюдали существенной корреляции между устойчивостью пшеницы к повреждениям личинками вредной черепашки и морфофизиологическими признаками растений. Существует мнение, что зерно твердой пшеницы повреждается вредной черепашкой в меньшей степени, чем зерно мягкой (Paulian, Popov, 1980; Özkan et al., 1999; Rezabeigi, 2007), однако другие авторы придерживаются противоположного мнения (Kinaci et al., 1998; Kinaci, Kinaci, 2007). В целом считается, что сорта озимой пшеницы более устойчивы к повреждениям клопами-черепашками, нежели яровые (Sanaeu, Mirak, 2012). Высеv ранних сортов зерновых культур также позволяет снизить ущерб от повреждений клопов, сокращая численность насекомых (Павлюшин и др., 2010, 2015; Sanaeu, Mirak, 2012). Однако изучая устойчивость пшеницы к клопам-черепашкам, В. Дурич с соавт. (Đurić et al., 2014) показали, что раннеспелый сорт повреждался сильнее поздних или среднеспелых сортов.

Таким образом, становится очевидно, что морфологические маркеры не обеспечивают надежного и эффективного отбора устойчивых к хлебным клопам форм зерновых культур. Поэтому в последнее время все больше внимания уделяется селекции, в том числе зерновых культур (Хлесткина и др., 2016), на основе использования молекулярных маркеров (Хлесткина, 2013). Указанная стратегия уже позволила обнаружить источники устойчивости к клопам среди первичных синтетических гексаплоидных пшениц, а также идентифицировать первый главный локус, связанный с устойчивостью мягкой пшеницы в фазу кущения к повреждениям перезимовавшими клопами-черепашками (El Bouhssini et al., 2009, 2013, 2021; Emebiri et al., 2017). Дальнейшая работа в этом направлении позволит не только выявлять ценные источники устойчивости пшеницы к данному виду, но и создавать на их основе устойчивые сорта. Кроме того, следует упомянуть о работах по созданию устойчивых к клопам-черепашкам сортов с использованием методов геномной инженерии (Гапоненко, 2006; Fadeev, Gaponenko, 2007).

Как уже говорилось выше, различия в степени и интенсивности поврежденности зерновок хлебными клопами во многом зависят от сорта и вида зерновой культуры, устойчивости к вредным насекомым, экологических условий зоны произрастания (Kinaci, Kinaci, 2007; Najafi Mirak et al., 2008; El Bouhssini et al., 2009; Hossaini et al., 2009; Đurić et al., 2014; Raparport et al., 2019). Важно отметить, что многие современные сорта пшеницы могут сохранять удовлетворительное качество зерна даже при вы-

сокой поврежденности клопом вредной черепашкой. Толерантная реакция пшеницы на негативное воздействие пищеварительных ферментов, возможно, связана со способностью частично восстанавливать поврежденную структуру высокомолекулярных белков (Каменченко и др., 2010; Шаболкина и др., 2012; Фоменко и др., 2015).

В целом, несмотря на большие усилия мирового научного сообщества в решении проблемы устойчивости зерновых культур к повреждениям вредной черепашкой, успехи в создании таких сортов пока еще довольно скромны. Особенно остро проблема создания устойчивых к вредной черепашке сортов зерновых культур стоит в нашей стране, которая является крупнейшим экспортером зерна пшеницы. При этом потребность российского рынка в семенах устойчивой к клопу пшеницы составляет примерно 1.5 миллиона тонн ежегодно. Пока работы в области устойчивости к клопу-черепашке главным образом сводятся к отбору толерантных генотипов, способных сохранять хорошие реологические показатели клейковины и высокие технологические показатели конечной продукции при повреждении клопами зерна (Шапиро, 1985; Жученко, 2004; Павлюшин и др., 2008, 2015; Крупнов, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рост и расширение производства зернового комплекса – одна из центральных задач сельского хозяйства России, от решения которой в значительной степени зависит продовольственная безопасность страны. На решение этой задачи направлена стратегия развития зернового комплекса РФ (Распоряжение Правительства РФ, 2019), предусматривающая усиление контроля за качеством зерновой продукции. Безусловно, одним из наиболее важных факторов, влияющих на качество зерна пшеницы, являются повреждения, наносимые клопами *Eurygaster integriceps* (Cul et al., 2006; Павлюшин и др., 2010, 2015). Вредная черепашка при благоприятных условиях развития способна нанести весьма существенный вред зерновым культурам – поврежденность ею зерна пшеницы может достигать 20 % и более, обнаруживая высоко достоверную связь с плотностью популяции вредителя (Капусткина, Хилевский, 2020).

Меняющиеся климатические условия, технологии выращивания и защиты растений, сортовой состав пшеницы по регионам и уровень их устойчивости к клопам оказывают, без сомнения, сильное влияние на развитие вредной черепашки и на наносимый ею ущерб (Moir, Szito, 2005; Павлюшин и др., 2015; Emebiri et al., 2017). Для снижения численности насекомого наиболее широко используются химические инсектициды, бесконтрольное применение которых приводит к серьезным негативным экологическим последствиям. Наилучший путь для минимизации применения химических средств защиты растений на посевах пшеницы – возделывание сортов, устойчивых к повреждению клопами. К сожалению, несмотря на огромный накопленный в данной области опыт и наличие современных технологий, усилия селекционеров, направленные на создание устойчивых к клопам сортов, пока еще оказываются совершенно недостаточными.

Оценку качества зерна селекционеры и производители проводят по минимальному количеству показателей, характеризующих его свойства (ГОСТ Р 52325–2005, 2009; ГОСТ 9353–2016, 2019), что очевидно не отвечает текущим условиям быстро развивающегося агропроизводства.

Для получения качественных урожаев зерновых культур важно продолжить усовершенствование запатентованных методов определения поврежденности зерна клопами и устранение выявляющихся у них недостатков. Новые методы должны быть максимально универсальными, с минимизированным мобильным комплектом оборудования, позволяющим проводить оценку зерна в полевых условиях, с разработанными алгоритмами компьютерной обработки данных.

Так или иначе, в настоящее время среди известных интроскопических лабораторных подходов к идентификации повреждений, наносимых вредной черепашкой, оптимальным сочетанием точности и минимизации затрат на проведение работ характеризуются методы инфракрасной микроскопии и компьютерного сканирования, разработанные в ФГБНУ ВИЗР.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехин В. Т. 2002. Вредная черепашка. Защита и карантин растений **4**: 65–90.
- Алехин В. Т. 2009. Вредная черепашка и проблемы получения качественного зерна. Защита и карантин растений **5**: 6–7.
- Арешников Б. А., Старостин С. П. 1992. Вредная черепашка. М.: Агропромиздат, 63 с.
- Архипов М. В., Великанов Л. П., Желудков А. Г., Гусакова Л. П., Алферова Д. В., Потрахов Н. Н., Прияткин Н. С. 2013. Возможности биофизических методов в агрофизике и растениеводстве. Биотехносфера **6** (30): 40–43.
- Архипов М. В., Потрахов Н. Н. 2008. Микрофокусная рентгенография растений. СПб.: Технолит, 194 с.
- Архипов М. В., Прияткин Н. С., Гусакова Л. П., Потрахов Н. Н., Кропотов Г. И. 2017. Неразрушающий контроль качества семян: возможности и перспективы. Труды Кубанского государственного аграрного университета **66**: 20–27.
doi: 10.21515/1999-1703-66-20-27
- Бебякин В. М., Кулеватова Т. Б., Крупнова О. В. 2001. Новая методика тестирования зерна яровой мягкой пшеницы, поврежденного вредной черепашкой. Агро XXI **10**: 16–17.
- Бурлака Г. А., Каплин В. Г. 2015. Биоэкологическое обоснование защиты зерновых злаков от хлебных клопов (надсемейства Pentatomoidea) в лесостепи Среднего Поволжья: монография. Кинель: РИЦ СГСХА, 145 с.
- Вилкова Н. А., Капусткина А. В., Конарев Ал. В., Фролов А. Н. 2018. Проблемы диагностики поврежденности зерна пшеницы хлебными клопами. Защита и карантин растений **9**: 3–8.
- Вилкова Н. А., Нефедова Л. И., Асякин Б. П., Фасулати С. Р., Конарев Ал. В., Юсупов Т. М. 2004. Научно обоснованные параметры конструирования устойчивых к вредителям сортов сельскохозяйственных культур. СПб.: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений РАСХН, 76 с.
- Вилкова Н. А., Нефедова Л. И., Капусткина А. В. 2012. Поврежденность зерна пшеницы вредной черепашкой (*Eurygaster integriceps* Put.) в основных зонах возделывания. Вестник защиты растений **1**: 19–24.
- Вилкова Н. А., Нефедова Л. И., Худяков С. В. 2006. Способ диагностики поврежденности зерна пшеницы сосущими вредителями. Патент на изобретение № RU 2278502 C2, 27.06.2006. Заявка № 2004121732/13, 15.07.2004.
- Вилкова Н. А., Шапиро И. Д., Боршова Т. А. 1976. Использование инфракрасной микроскопии для диагностики повреждения и устойчивости зерновок к клопам. В кн.: Ю. Н. Фадеев (отв. ред.). Методы исследований патологических изменений растений. М.: Колос, с. 216–219.
- Володичев М. А. 1977. Вредоносность личинок клопа-черепашки. Защита растений **3**: 10–11.
- Володичев М. А. 1978. Рекомендации по определению потерь урожая от основных вредителей зерновых культур. М.: Россельхозиздат, 35 с.
- Гапоненко А. К. 2006. Способ создания растений пшеницы, устойчивой к клопу вредной черепашке (*Eurygaster integriceps* Puton). Патент на изобретение № RU 2277586 C2, 10.06.2006. Заявка № 2004138858/13, 30.12.2004.
- Гапонов С. Н., Васильчук Н. С., Шутарева Г. И. 2009. Влияние вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) на качество зерна твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.). Аграрный вестник Юго-Востока **2**: 23–26.

- ГОСТ 30483–97. 2009. «Зерно. Методы определения общего и фракционного содержания сорной и зерновой примесей; содержания мелких зерен и крупности; содержания зерен пшеницы, поврежденных клопом-черепашкой; содержания металломагнитной примеси». М.: Стандартинформ, 19 с.
- ГОСТ 33538–2015. 2018. Защита растений. Методы выявления и учета поврежденных зерен злаковых культур клопами-черепашками. М.: Стандартинформ, 10 с.
- ГОСТ 9353–2016. 2019. Пшеница. Технические условия. М.: Стандартинформ, 11 с.
- ГОСТ Р 52325–2005. 2009. Семена сельскохозяйственных растений. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. М.: Стандартинформ, 20 с.
- Деров А. Н. 2009. Вредоносность вредной черепашки на сортах озимой пшеницы. Зерновое хозяйство России **5**: 26–33.
- Емельянов Н. А. 1992. Экологические основы регуляции численности и вредоносности вредной черепашки в Юго-Восточном регионе Европейской части страны. Диссертация на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук. Саратов: Саратовский сельскохозяйственный институт им. Н. И. Вавилова, 688 с.
- Емельянов Н. А., Критская Е. Е. 2010. Вредная черепашка в Поволжье. Саратов: Саратовский государственный аграрный университет им. Н. И. Вавилова, 380 с.
- Жученко А. А. 2004. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика) в 2 томах. Т. 1. М.: Агрорус, 690 с.
- Зубков А. Ф. 1995. Агробиоценологическая фитосанитарная диагностика. СПб., Пушкин: ВИЗР, 386 с.
- Иванцова Е. А. 2013. Биоэкология клопа вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Put.) в условиях Нижнего Поволжья. Вестник Волгоградского государственного университета. Серия 11. Естественные науки **2** (6): 45–52.
<https://doi.org/10.15688/jvolsu11.2013.2.6>
- Каменченко С. Е., Лебедев В. Б., Наумова Т. В. 2010. Вредоносность клопа вредная черепашка (*Eurygaster integriceps*) и качество зерна. Аграрный вестник Юго-Востока **1** (4): 36–37.
- Каменченко С. Е., Наумова Т. В. 2008. Вредная черепашка и качество зерна пшеницы. Защита и карантин растений **9**: 30–32.
- Капусткина А. В. 2011. Проявление вредоносности вредной черепашки при повреждении семенного зерна пшеницы. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб.–Пушкин: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений РАН, 20 с.
- Капусткина А. В., Нефедова Л. И. 2017. Жизнеспособность семян при повреждении пшеницы вредной черепашкой. Вестник защиты растений **2** (92): 22–28.
- Капусткина А. В., Хилевский В. А. 2020. Динамика численности и вредоносности вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutelleridae) в посевах зерновых культур степной зоны Предкавказья. Энтомологическое обозрение **99** (1): 71–78.
<https://doi.org/10.31857/S0367144520010062>
- Конарев Ал. В. 2020. Пищеварительные гидролазы хлебных клопов: свойства, значение и возможные пути ограничения их активности. Вестник защиты растений **103** (2): 65–86.
<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-2-13279>
- Конарев Ал. В., Долгих В. В., Сендерский И. В., Нефедова Л. И., Конарев А. В., Губарева Н. К. 2014. Свойства нативных и рекомбинантных протеиназ слюнных желез клопа вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* Put.), гидролизующих клейковину пшеницы. Вестник защиты растений **2**: 3–16.
- Кошкин Е. И. 2020. Патофизиология сельскохозяйственных культур. М.: РГ-Пресс, 304 с.
- Критская Е. Е. 2006. Агробиологическое обоснование использования поврежденного вредной черепашкой зерна яровой пшеницы на семена. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Саратов: Саратовский государственный аграрный университет им. Н. И. Вавилова, 23 с.
- Крупнов В. А. 2011. Селекция пшеницы на устойчивость к вредным клопам (*Eurygaster* spp.): нет ли риска? Вавиловский журнал генетики и селекции **15** (3): 572–578.
- Лесовой О. М., Фещин Д. М. 2000. Вредная черепашка в Украине. Защита и карантин растений **6**: 18–21.
- Назарова Н. Е., Залетова Т. В. 2019. Современные методы диагностики качества и обеззараживания зерна. В кн.: Е. А. Мелешкина (ред.). Материалы Международной научно-практической конференции «Инновационные процессы в пищевых технологиях: наука и практика», Москва, 19–20 февраля 2019 года. М.: Федеральный научный центр пищевых систем им. В. М. Горбатова, с. 261–267.
- Нейморовец В. В. 2019. Распространение видов рода *Eurygaster* (Heteroptera: Scutelleridae) на территории России. Вестник защиты растений **4** (102): 36–48.
<http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-4-102-36-48>

- Нейморевец В. В., Конарев Ал. В., Нефедова Л. И., Гричанов И. Я. 2016. Методы выявления повреждений колоса и зерен злаковых культур клопами-черепашками рода *Eurygaster* (обзор). Защита и карантин растений **2**: 28–36.
- Нецветаев В. П., Рыжкова Т. А., Болховитина Е. А. 2012. Выявление зависимости хлебопекарного качества зерна мягкой пшеницы от воздействия клопа вредная черепашка. Современные проблемы науки и образования **6**: 545.
- Павлюшин В. А., Вилкова Н. А., Сухорученко Г. И., Нефедова Л. И. 2010. Вредная черепашка: распространение, вредоносность, методы контроля. Защита и карантин растений **1** (Приложение): 53–84.
- Павлюшин В. А., Вилкова Н. А., Сухорученко Г. И., Нефедова Л. И., Капусткина А. В. 2015. Вредная черепашка и другие хлебные клопы. СПб.: ВИЗР, 280 с.
- Павлюшин В. А., Фасулати С. Р., Вилкова Н. А., Сухорученко Г. И., Нефедова Л. И. 2008. Антропогенная трансформация агроэкосистем и ее фитосанитарные последствия. СПб.: ВИЗР, 120 с.
- Перечень особо опасных для продукции растительного происхождения вредных организмов. 2010. Вестник защиты растений **4**: 73–74.
- Прияткин Н. С., Архипов М. В., Гусакова Л. П., Потрахов Н. Н., Кропотов Г. И., Цибизов И. А., Винеров И. А. 2018. Интроскопические методы исследования качества семенного материала: состояние проблемы и перспективы использования. Агрофизика **2**: 29–39.
<https://doi.org/10.25695/AGRPH.2018.02.05>
- Распоряжение Правительства РФ от 10 августа 2019 г. № 1796-р. Долгосрочная стратегия развития зернового комплекса Российской Федерации до 2035 года.
[URL: <http://static.government.ru/media/files/y1IpA0ZfdMCfATNBKGff1cXEQ142yAx.pdf>].
- Рылько Д. 2011. Вред от черепашки. Агроинвестор **5**: 26–27.
- Рябенко Н. А., Лошак А. И., Домашнева Е. В., Сидоренко Н. А. 2000. Молекулярно-генетические особенности вредоносности вредителей на зерновых культурах. Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук **4**: 23–25.
- Самофалов А. П., Подгорный С. В., Скрипка О. В. 2018. Оптимальные параметры элементов продуктивности модельного сорта мягкой озимой пшеницы интенсивного типа для условий юга Ростовской области. Зерновое хозяйство России **6**: 64–68.
<https://doi.org/10.31367/2079-8725-2018-60-6-64-68>
- Сусидко П. И., Федько И. А. 1997. Устойчивость озимой пшеницы к вредной черепашке. Защита растений **1**: 23–24.
- Теняева О. Л. 2004. Глиадиновый комплекс зерна озимой пшеницы, устойчивой к вредной черепашке (*Eurygaster integriceps* Put.). Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук. Саратов: Саратовский государственный аграрный университет им. Н. И. Вавилова, 28 с.
- Топчій Т. В. 2012. Хлібні клопи. Видовий склад та сезонна динаміка чисельності у соргових посівах озимої пшениці. Карантин і захист рослин **6**: 2–5.
- Фоменко М. А., Грабовец А. И., Мельникова О. В. 2015. Особенности селекции озимой мягкой пшеницы по нейтрализации воздействия фермента клопа вредная черепашка на качество зерна. Известия Оренбургского государственного аграрного университета **2** (52): 35–38.
- Фролов А. Н. 2019. Закономерности динамики численности вредителей и фитосанитарный прогноз. Вестник защиты растений **3** (101): 4–33.
[http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-3\(101\)-4-33](http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-3(101)-4-33)
- Хлесткина Е. К. 2013. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции. Вавиловский журнал генетики и селекции **17** (4/2): 1044–1054.
- Хлесткина Е. К., Пшеничникова Т. А., Усенко Н. И., Отмахова Ю. С. 2016. Перспективные возможности использования молекулярно-генетических подходов для управления технологическими свойствами зерна пшеницы в контексте цепочки «зерно – мука – хлеб». Вавиловский журнал генетики и селекции **20** (4): 511–527.
<https://doi.org/10.18699/VJ15.140>
- Шаболкина Е. Н., Сычёва О. М., Сюков В. В. 2012. Использование модифицированных методик оценки качества зерна пшеницы на фоне поражения клопом-черепашкой. Вавиловский журнал генетики и селекции **16** (4–2): 965–969.
- Шапиро И. Д. 1985. Иммуниет полевых культур к насекомым и клещам. Л.: Зоологический институт АН СССР, 321 с.
- Шапиро И. Д., Нефедова Л. И. 1985. Строение эндосперма – как критерий устойчивости пшеницы к вредной черепашке (*Eurygaster integriceps* Put.). В кн.: И. Д. Шапиро, Н. А. Вилкова (ред.). Устойчивость сель-

скохозийственных растений к вредителям и проблемы защиты растений. Л.: Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений ВАСХНИЛ, с. 28–34 (Сборник научных трудов Всесоюзного научно-исследовательского института защиты растений).

- Янишевская Л. В., Шерман Л. В. 1989. Способ определения поврежденности семян зерновых культур клопами. Авторское свидетельство на изобретение SU 1459642 A1, 23.02.1989. Заявка № 3917564/30-15, 02.07.1985.
- Aja S., Perez G., Rosell C. M. 2004. Wheat damage by *Aelia* spp. and *Eurygaster* spp: effects on gluten and water-soluble compounds released by gluten hydrolysis. *Journal of Cereal Science* **39** (2): 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2003.10.001>
- Ali L., El Bouhssini M., Al-Salti M. N., Valkoun J., Nachit M., Abdallah O., Singh M. 2009. Evaluation of some wheat and its wild relative accessions for resistance to Sunn pest (*Eurygaster integriceps* Put.). *Arab Journal of Plant Protection* **27** (1): 73–78.
- Allameh A., Kadivar M., Shahedi M. 2015. The effect of bug damage on physicochemical, electrophoretic and quality factors of wheat gluten. *Journal of Food Biosciences and Technology* **5** (1): 13–22.
- Arkhipov M. V., Priyatkin N. S., Gusakova L. P., Kulkov A. M. 2015. Visualization of internal structural defects of wheat seeds using micro CT. In: *Micro-CT User Meeting. Abstract Book*. Bruges, Belgium: Bruker micro-CT, p. 177–179.
- Armstrong P., Maghirang E., Ozulu M. 2019. Determining damage levels in wheat caused by Sunn pest (*Eurygaster integriceps*) using visible and near-infrared spectroscopy. *Journal of Cereal Science* **86**: 102–107. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2019.02.003>
- Aydoğan S., Ünlü L. 2020. Determination of damage rate of Sunn pest (*Eurygaster* spp.) and wheat sting bug (*Aelia* spp.) in some bread wheat varieties in Konya, Turkey. *Selcuk Journal of Agriculture and Food Sciences* **34** (3): 193–199. <https://doi.org/10.15316/SJAFS.2020.216>
- Babalik A., Baykan O. K., Botsali F. M. 2007. Recognition of Sun-pest infected wheat kernels using artificial neural networks. In: *2007 IEEE 15th Signal Processing and Communications Applications*. Eskisehir, Turkey: IEEE (Institute of Electrical and Electronic Engineers), p. 1–4. <https://doi.org/10.1109/SIU.2007.4298865>
- Bahrami N., Radjabi G. H., Rezabeygi M., Kamali K. 2003. Study on economic injury level of sunn pest (*Eurygaster integriceps* Put.) on wheat in rainfed regions of Kermanshah province. *Applied Entomology and Phytopathology* **70** (2): 29–45.
- Basati Z., Rasekh M., Abbaspour-Gilandeh Y. 2018. Using different classification models in wheat grading utilizing visual features. *International Agrophysics* **32** (2): 225–235. <https://doi.org/10.1515/intag-2017-0008>
- Boyacıoğlu H. 1998. Böcek zarar görmüş buğdaylar: problemin tarihçesi, etki alanı, etki mekanizması ve zararın tahminlenmesinde kullanılan yöntemler. *Un Mamülleri Dünyası (İstanbul)* **7** (1): 34–47.
- Canhilal R. 2016. Economic threshold in the management of the sunn pest. *Scientific Papers. Series A. Agronomy* **59**: 241–246.
- Canhilal R., Kutuk H., Kanat A. D., İslamoğlu M., El-Haramein F., El Bouhssini M. 2005. Economic threshold for the sunn pest, *Eurygaster integriceps* Put. (Hemiptera: Scutelleridae), on wheat in southeastern Turkey. *Journal of Agricultural and Urban Entomology* **22** (3–4): 191–201.
- Critchley B. R. 1998. Literature review of sunn pest *Eurygaster integriceps* Put. (Hemiptera, Scutelleridae). *Crop Protection* **17** (4): 271–287. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(98\)00022-2](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(98)00022-2)
- Cul A., Akbay C., Direk M. 2006. Sunn pest control policies and effect of sunn pest damage on wheat quality and price in Turkey. *Quality and Quantity* **40** (3): 469–480. <https://doi.org/10.1007/s11135-005-1096-3>
- Davari A., Parker B. L. 2018. A review of research on Sunn Pest {*Eurygaster integriceps* Puton (Hemiptera: Scutelleridae)} management published 2004–2016. *Journal of Asia-Pacific Entomology* **21** (1): 352–360. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2018.01.016>
- Demyanchuk A. M., Velikanov L. P., Arkhipov M. V., Grundas S. 2011. X-ray method to evaluate grain quality. In: J. Gliński, J. Horabik, J. Lipiec (eds). *Encyclopedia of Agrophysics. Encyclopedia of Earth Sciences Series*. Dordrecht: Springer, p. 1005–1009. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3585-1_199
- Dizlek H., İslamoğlu M. 2010. Buğday kitesindeki süne emgi oranının belirlenmesinde ülkemizde kullanılan yöntemlerin karşılaştırılması. *Ziraat Fakültesi Dergisi, Uludağ Üniversitesi* **24** (1): 81–90.

- Dizlek H., İslamoğlu M. 2015. Effects of Sunn Pest (*Eurygaster maura* L., Heteroptera; Scutelleridae) sucking number on physical and physicochemical characteristics of wheat varieties. *Journal of Applied Botany and Food Quality* **88**: 10–15.
<https://doi.org/10.5073/JABFQ.2015.088.003>
- Dizlek H., Özer M. S. 2016. The effects of sunn pest (*Eurygaster integriceps*) damage ratios on bread making quality of wheat with and without additives. *Quality Assurance and Safety of Crops and Foods* **9** (1): 79–91.
<https://doi.org/10.3920/QAS2015.0806>
- Dizlek H., Özer M. S. 2017. Improvement bread characteristics of high level sunn pest (*Eurygaster integriceps*) damaged wheat by using transglutaminase and some additives. *Journal of Cereal Science* **77**: 90–96.
<https://doi.org/10.1016/j.jcs.2017.08.003>
- Đurić V., Mladenov N., Hristov N., Kondić-Špika A., Aćin V., Racić M. 2014. The effect of Sunn pest infested grains on wheat quality in different field conditions. *Romanian Agricultural Research* **31**: 323–330.
- El Bouhssini M., Amri A., Lhaloui S. 2021. Plant resistance to cereal and food legume insect pests in North Africa, West and Central Asia: challenges and achievements. *Current Opinion in Insect Science* **45**: 35–41.
<https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.11.009>
- El Bouhssini M., Canhilal R., Aw-Hassan A. 2002. Integrated management of sunn pest: a safe alternative to chemical control. *ICARDA Caravan* **16**: 37–38.
- El Bouhssini M., Ogbonnaya F. C., Chen M., Lhaloui S., Rihawi F., Dabbous A. 2013. Sources of resistance in primary synthetic hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) to insect pests: Hessian fly, Russian wheat aphid and Sunn pest in the fertile crescent. *Genetic Resources and Crop Evolution* **60**: 621–627.
<https://doi.org/10.1007/s10722-012-9861-3>
- El Bouhssini M., Street K., Joubi A., Ibrahim Z., Rihawi F. 2009. Sources of wheat resistance to Sunn pest, *Eurygaster integriceps* Puton, in Syria. *Genetic Resources and Crop Evolution* **56**: 1065–1069.
<https://doi.org/10.1007/s10722-009-9427-1>
- Emebiri L. C., Tan M.-K., El-Bouhssini M., Wildman-O., Jighly A., Tadesse W., Ogbonnaya F. C. 2017. QTL mapping identifies a major locus for resistance in wheat to Sunn pest (*Eurygaster integriceps*) feeding at the vegetative growth stage. *Theoretical and Applied Genetics* **130**: 309–318.
<https://doi.org/10.1007/s00122-016-2812-1>
- Every D. 1992. Relationship of bread baking quality to levels of visible wheat-bug damage and insect proteinase activity in wheat. *Journal of Cereal Science* **16** (2): 183–193.
[https://doi.org/10.1016/S0733-5210\(09\)80150-1](https://doi.org/10.1016/S0733-5210(09)80150-1)
- Fadeev V. S., Gaponenko A. K. 2007. Development of an efficient wheat genetic transformation system for the creation of transgenic wheat resistant to Sunn Pest. In: B. L. Parker, M. Skinner, M. El Bouhssini, S. G. Kumari (eds). *Sunn Pest Management: A Decade of Progress 1994–2004*. Beirut: The Arab Society for Plant Protection, p. 381–389.
- Gözüaçık C., Karaca V., Duman M., Mutlu Ç., Kara K., Melan K. 2010. Güneydoğu Anadolu bölgesi'nde süne, *Eurygaster integriceps* Put. (Hemiptera: Scutelleridae)'nin ergin parazitoidleri ve etkinlikleri. *Harran Üniversitesi Ziraat Fakültesi Dergisi* **14** (1): 1–8.
- Hariri G., Williams P. C., Jaby El-Haramein F. 2000. Influence of pentatomid insects on the physical dough properties and two-layered flat bread baking quality of Syrian wheat. *Journal of Cereal Science* **31** (2): 111–118.
<http://dx.doi.org/10.1006/jcsc.1999.0294>
- Hossaini S. F., Haghparast R., Bandani N., Haghi Y. 2009. Study of genetic variation of resistance to Sunn pest using SPT index. *Asian Journal of Plant Science* **8**: 380–384.
- Javahery M. 1995. A Technical Review of Sunn Pests (Heteroptera: Pentatomoidea) with Special References to *Eurygaster integriceps* Puton. Cairo, Egypt: Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Regional Office for the Near East (RNE), 80 p.
- Javahery M., Schaefer C. W., Lattin J. D. 2000. Chapter 14. Shield bugs (Scutelleridae). In: C. W. Schaefer, A. R. Panizzi (eds). *Heteroptera of Economic Importance*. CRC Press, p. 475–504.
- Karababa E., Ozan A. N. 1998. Effect of wheat bug (*Eurygaster integriceps*) damage on quality of a wheat variety grown in Turkey. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **77** (3): 399–403.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0010\(199807\)77:3%3C399::AID-JSFA48%3E3.0.CO;2-8](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0010(199807)77:3%3C399::AID-JSFA48%3E3.0.CO;2-8)
- Karimzadeh R., Hejazi M., Helali H., Iranipour S., Mohammadi S. A. 2011. Assessing the impact of site-specific spraying on control of *Eurygaster integriceps* (Hemiptera: Scutelleridae) damage and natural enemies. *Precision Agriculture* **12**: 576–593.
<https://doi.org/10.1007/s11119-010-9202-5>
- Kinaci E., Kinaci G. 2007. Genotypic variations in yield and quality of wheat damaged by sunn pest (*Eurygaster* spp.). *Pakistan Journal of Botany* **39** (2): 397–403.

- Kinaci E., Kinaci G. 2004. Quality and yield losses due to sunn pest (Hemiptera: Scutelleridae) in different wheat types in Turkey. *Field Crops Research* **89** (2–3): 187–195.
<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.02.008>
- Kinaci E., Kinaci G., Yildirim A. F., Atli A. 1998. Sunn pest problems in Central Anatolia and the role of wheat varieties in integrated control. *Euphytica* **100**: 63–67.
<https://doi.org/10.1023/A:1018399721574>
- Kivan M., Kilic N. 2005. Effects of storage at low-temperature of various heteropteran host eggs on the egg parasitoid, *Trissolcus semistriatus*. *BioControl* **50**: 589–600.
<https://doi.org/10.1007/s10526-004-3122-0>
- Köksel H., Atli A., Dag A., Sivri D. 2002. Commercial milling of suni bug (*Eurygaster* spp.) damaged wheat. *Food/Nahrung* **46** (1): 25–27.
[https://doi.org/10.1002/1521-3803\(20020101\)46:1%3C25::AID-FOOD25%3E3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/1521-3803(20020101)46:1%3C25::AID-FOOD25%3E3.0.CO;2-S)
- Köksel H., Ozderen T., Olanca B., Özay D. D. 2009. Effects of Suni bug (*Eurygaster* spp.) damage on milling properties and semolina quality of durum wheats (*Triticum durum* L.). *Cereal Chemistry* **86** (2): 181–186.
<http://doi.org/10.1094/cchem-86-2-0181>
- Konarev A. V., Beaudoin F., Marsh J., Vilkova N. A., Nefedova L. I., Sivri D., Köksel H., Shewry P. R., Lovegrove A. 2011. Characterization of a glutenin-specific serine proteinase of sunn bug *Eurygaster integriceps* Put. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **59** (6): 2462–2470.
<https://doi.org/10.1021/jf103867g>
- Moir M., Szito A. [Интернет-документ] 2005. Sunn pest, *Eurygaster integriceps* (Puton, 1881) (Hemiptera: Scutelleridae) pest datasheet/pest risk review for the grains industry. Plant Health Australia. [URL: https://www.researchgate.net/publication/308255843_Sunn_pest_Eurygaster_integriceps_Puton_1881_Hemiptera_Scutelleridae_Pest_Risk_Review].
- Mutlu Ç., Canhilal R., Karaca V., Duman M., Gözüaçık C., Kan M. 2014. Güneydoğu Anadolu Bölgesi'nde Süne (*Eurygaster integriceps* Put.) (Hemiptera: Scutelleridae)'nin ekonomik zarar eşliğinin revizyonu. *Türkiye Entomoloji Bülteni* **4** (3): 157–169.
<http://doi.org/10.16969/teb.80534>
- Najafi Mirak T. 2012. Evaluation of resistance to Sunn pest (*Eurygaster integriceps* Put.) in wheat and triticale genotypes. *Crop Breeding Journal* **2** (1): 43–48.
<https://dx.doi.org/10.22092/cbj.2012.100416>
- Najafi Mirak T., Azemaieshfarid P., Yazdansepas A., Khaloobageri M. 2008. Genetic response of bread and durum wheat and triticale to Sunn pest, *Eurygaster integriceps* Put. In: R. Appels, R. Eastwood, E. Lagudah, P. Langridge, M. Mackay, L. McIntyre, P. Sharp (eds). *The 11th International Wheat Genetics Symposium Proceedings*. Vol. 3. Sydney: Sydney University Press, 792–794.
[URL: <https://ses.library.usyd.edu.au/bitstream/handle/2123/3236/P141.pdf?sequence=1&isAllowed=y>]
- Olanca B., Köksel H., Ozderen N. T., Ozay D. S. 2016. Determination of wheat bug (*Eurygaster* spp.) damage in durum wheat (*Triticum durum* L.) by electrophoresis and rapid visco analyser. *Journal of Cereal Science* **72**: 69–74.
<https://doi.org/10.1016/j.jcs.2016.10.001>
- Ozberk I., Atli A., Pfeiffer W., Ozberk F., Coskun Y. 2005. The effect of sunn pest (*Eurygaster integriceps*) damage on durum wheat: impact in the marketplace. *Crop Protection* **24** (3): 267–274.
<https://doi.org/10.1016/j.cropro.2004.07.013>
- Özçandır S., Özay D.S. 2013. The effects of bug (*Eurygaster* spp. and *Aelia* spp.) damaged flours on quality characteristics of cakes, cookies and breads. In: Z. He, D. Wang (eds). *Proceedings of 11th International Gluten Workshop*, Beijing, China, 12–15 August 2012. Mexico, D. F.: International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT), p. 143–147.
- Ozderen T., Olanca B., Sanal T., Ozay D. S., Köksel H. 2008. Effects of suni-bug (*Eurygaster* spp.) damage on semolina properties and spaghetti quality characteristics of durum wheats (*Triticum durum* L.). *Journal of Cereal Science* **48** (2): 464–470.
<https://doi.org/10.1016/j.jcs.2007.11.004>
- Özkan M., Koçak E., Babaroğlu E. N., Gökdoğan A., Altun V. 2000. Orta Anadolu Bölgesi'nde hububatta süne ve kıvımlı'nın neden olduğu sorunlar ve çözüm yolları. In: H. Ekiz (ed). *Orta Anadolu'da Hububat Tarımının Sorunları ve Çözüm Yolları Sempozyumu Konya*, 8–11 Haziran 1999. Konya: Bahri Dağdaş Milletlerarası Kışlık Hububat Araştırma Merkezi Müdürlüğü, p. 462–472.

- Parker B. L., Amir-Maafi M., Skinner M., Kim J. S., El Bouhssini M. 2011. Distribution of Sunn Pest, *Eurygaster integriceps* Puton (Hemiptera: Scutelleridae), in overwintering sites. *Journal of Asia-Pacific Entomology* **14** (1): 83–88.
<https://doi.org/10.1016/j.aspen.2010.10.005>
- Parker B. L., Costa S. D., Skinner M., El Bouhssini M. 2002. Sampling sunn pest (*Eurygaster integriceps* Puton) in overwintering sites in Northern Syria. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* **26** (3): 109–117.
- Paul C., Techen A. K., Robinson J. S., Helming K. 2019. Rebound effects in agricultural land and soil management: review and analytical framework. *Journal of Cleaner Production* **227**: 1054–1067.
<https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2019.04.115>
- Paulian F., Popov C. 1980. Sunn pest or cereal bug. In: E. Haffiger (ed.). *Wheat. Documenta Ciba-Geigy: technical monograph*. Basel, Switzerland: Ciba-Geigy Ltd, p. 69–74.
- Popov C., Barbulescu A., Mureşanu F., Vasilescu S., Gogu F., Dobrin I. 2007. Sunn pest management in Romania. In: B. L. Parker, M. Skinner, M. El Bouhssini, S. G. Kumari (eds). *Sunn Pest Management: A Decade of Progress 1994–2004*. Beirut: The Arab Society for Plant Protection, p. 45–60.
- Rapaport A., Quinn E., Harush A., Kostyukovsky M., Bonfil D. J. 2019. Damage of Sunn pest *Eurygaster integriceps* Puton to wheat quality in Israel. *JSM Plant Biology and Research* **3**: 3.
- Rezabeigi M. 2007. Comparison of resistance to sunn pest in bread and durum wheat. In: B. L. Parker, M. Skinner, M. El Bouhssini, S. G. Kumari (eds). *Sunn Pest Management: A Decade of Progress 1994–2004*. Beirut: The Arab Society for Plant Protection, p. 369–374.
- Rezabeigi M., Radjabi Gh., Nouri Ganbalani G. 2007. The effect of starch granule size of grain's endosperm on the resistance of wheat cultivars to Sunn pest (*Eurygaster integriceps* Puton). In: B. L. Parker, M. Skinner, M. El Bouhssini, S. G. Kumari (eds). *Sunn Pest Management: A Decade of Progress 1994–2004*. Beirut: The Arab Society for Plant Protection, p. 391–397.
- Salis L., Goula M., Izquierdo J., Gordún E. 2013. Population density and distribution of wheat bugs infesting durum wheat in Sardinia, Italy. *Journal of Insect Science* **13** (1): 50.
<https://doi.org/10.1673/031.013.5001>
- Salis L., Goula M., Valero J., Gordún E. 2010. Prolamin proteins alteration in durum wheat by species of the genus *Eurygaster* and *Aelia* (Insecta, Hemiptera). *Spanish Journal of Agricultural Research* **8** (1): 82–90.
<https://doi.org/10.5424/sjar/2010081-1146>
- Sanaey N., Mirak T. N. 2012. Wheat resistance to the adult insect of Sunn pest, *Eurygaster integriceps* Put. *American Journal of Agricultural and Biological Sciences* **7** (1): 56–60.
<https://doi.org/10.3844/ajabssp.2012.56.60>
- Sheikh K., Al Rahbi M. 1996. The Syrian Arab Republic. In: R. H. Miller, J. G. Morse (eds). *Sunn Pests and Their Control in the Near East*. (FAO Plant Production and Protection Papers – 138). Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, p.121–132.
- Sivri D., Sapirstein H. D., Köksel H., Bushuk W. 1999. Effects of wheat bug (*Eurygaster maura*) protease on glutenin proteins. *Cereal Chemistry* **76** (5): 816–820.
<https://doi.org/10.1094/CCHEM.1999.76.5.816>
- Stankevych G., Borta A. 2019. Research of quantitative and qualitative characteristics of gluten of wheat grains damaged by the wheat bug. *Grain Products and Mixed Fodder's* **19** (3): 7–12.
<https://doi.org/10.15673/gpmf.v19i3.1506>
- Tafaghodinia B., Majdabadi M. 2006. Temperature based model to forecasting attack time of the Sunn Pest (*Eurygaster integriceps* Put.) in wheat fields of Iran. In: *Proceedings of the 2006 WSEAS International Conference on Mathematical Biology and Ecology (MABE '06)*, Miami, Florida, USA (January 18–20, 2006), p. 1–3.
- Tonk F. A., Kaya E., İştıpliler D., İlker E., Turanlı F., Tosun M., Yılmaz E., Ersin F., Takak E. S., Çakır M. 2017. Identification of resistance to *Eurygaster integriceps* Put. on some bread wheat genotypes. *Journal of Applied Botany and Food Quality* **90**: 52–57.
<https://doi.org/10.5073/JABFQ.2017.090.008>
- Torbica A. M., Mastilović J. S., Pojić M. M., Kevrešan Ž. S. 2014. Effects of wheat bug (*Eurygaster* spp. and *Aelia* spp.) infestation in preharvest period on wheat technological quality and gluten composition. *The Scientific World Journal* **2014**: 148025.
<https://doi.org/10.1155/2014/148025>
- Trissi A. N., El Bouhssini M., İbrahim J., Abdulhai M., Parker B. L., Reid W., El-Haramein F. J. 2006. Effect of egg parasitoid density on the population suppression of Sunn Pest, *Eurygaster integriceps* (Hemiptera):

- Scutelleridae), and its resulting impact on bread wheat grain quality. *Journal of Pest Science* **79** (2): 83–87. <https://doi.org/10.1007/s10340-005-0116-3>
- Vaccino P., Ingegno B. L., Pansa M. G., Coppa T., Tavella L. 2017. Common wheat and cereal bug interactions: kernel quality depletion and immunodetection of damage. *The Journal of Agricultural Science* **155** (2): 193–204. <https://doi.org/10.1017/S0021859616000162>
- Vrešak M., Olesen M. H., Gislum R., Bavec F., Jørgensen J. R. 2016. The use of image-spectroscopy technology as a diagnostic method for seed health testing and variety identification. *PLoS One* **11** (3): e0152011. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152011>
- Yazgaç B. G., Kırıcı M. 2017. Embedded system application for sunn pest detection. In: *IEEE 2017 6th International Conference on Agro-Geoinformatics*. Fairfax, VA, USA, 7–10 Aug. 2017. IEEE, p. 1–6. <https://doi.org/10.1109/Agro-Geoinformatics.2017.8047027>

WHEAT GRAIN DAMAGE BY *EURYGASTER INTEGRICEPS* PUTON
(HEMIPTERA, SCUTELLERIDAE): DIAGNOSTICS
AND DETECTION METHODS

A. V. Kapustkina, A. N. Frolov

Key words: sunn pest, *Eurygaster integriceps*, wheat, harmfulness, grain damage, methods of determination, resistant varieties.

S U M M A R Y

The Sunn pest (*Eurygaster integriceps* Put.) is one of the most economically dangerous insect pests of grain crops in many countries all over the world. The paper presents an analytical review of the world literature devoted to the harmful activity of the Sunn pest and its biological background, in particular, variation in grain damage by the pest and methods of its assessment. Although all currently known methods of Sunn pest grain damage diagnostics (including visual, radiography, infrared microscopy and express scanning method) have disadvantages and require improvement, up to date, infrared microscopy and computer scanning methods provide the highest possible accuracy combined with the greatest ease of use in identifying damage caused by the Sunn pest.

УДК 595.754

ФЕНОЛОГИЯ КЛОПА-КРАЕВИКА *MOLIPTERYX FULIGINOSA* (UHLER) (HETEROPTERA, COREIDAE) НА ЮГЕ ДАЛЬНОГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2022 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 в редакцию 13.06.2021 г.

После доработки 12.07.2021 г.

Принята к публикации 12.07.2021 г.

На основе шестилетнего мониторинга в естественных и приближенных к естественным условиям изучено сезонное развитие *Molipteryx fuliginosa* (Uhler) в Приморском крае, включая сроки откладки и развития яйца и личиночных стадий до выхода имаго. Жизненный цикл *M. fuliginosa* относится к моновольгинному типу. Яйца откладываются беспорядочно на различные предметы, отмечена откладка яиц на землю. Длительность эмбриональной стадии колеблется от 12 до 36 дней в зависимости от температуры воздуха. Развитие личинок после выхода из яйца до вылета имаго продолжается от 55 до 83 дней. Продолжительность преимагинального развития с момента откладки яйца до окрыления имаго составляет от 80 до 117 дней. Установлены оптимальные условия и сроки сезонного развития клопа в природе.

Ключевые слова: клопы, *Molipteryx fuliginosa*, сезонное развитие, фенология, яйцо, личинки, зимовка, Приморский край, Heteroptera, Coreidae.

DOI: 10.31857/S0367144522010051

В фауне России род *Molipteryx* Kiritshenko, 1916 представлен единственным видом *M. fuliginosa* (Uhler, 1860), 4 другие вида этого рода обитают на юго-востоке Палеарктики и в Ориентальной области. До 90-х гг. XX века *M. fuliginosa* был известен только из Северо-Восточного Китая, с Корейского п-ова и из Японии, но в 1987 и 1992 гг. первые единичные особи были обнаружены на юге Дальнего Востока России (Kerzhner, Kanyukova, 1998; Kanyukova, Vinokurov, 2009). Он стал единственным видом рода *Molipteryx*, расширившим свой ареал на север до широты 49°26'26" N – юга Хабаровского края – и сумевшим адаптироваться к новым климатическим условиям. В последние годы клоп прижился на юге Дальнего Востока России, дает вспышки численности и вредит малине (Канюкова, 2012), снижая ее урожайность. Этот самый крупный представитель сем. Coreidae в нашей фауне стал удобным объ-

ектом для изучения процесса внедрения и адаптации еще одного чужеродного вида в России (Маркова и др., 2021).

Нами были обобщены и проанализированы сведения о распространении *M. fuliginosa* на российском Дальнем Востоке и первичные данные по его биотопическому распределению на юге Приморского края (Канюкова, 2012; Канюкова, Остапенко, 2013; Markova et al., 2016; Маркова и др., 2016, 2021). В стационарных садках, расположенных на приусадебном участке в условиях, приближенных к естественным, изучена морфология преимагинальных фаз клопа, получены сведения о репродуктивном поведении самок и их плодовитости (Маркова и др., 2017а, 2017б).

Первые данные о цикле развития *M. fuliginosa* были получены в Южной Корее, где в лабораторных условиях его наблюдали в течение одного летнего сезона (Park, 1996). В местных климатических условиях установлены сроки появления имаго весной и ухода на зимовку имаго следующего поколения. Собранных в природе имаго содержали в инсектарии при постоянной температуре воздуха +25 °С, относительной влажности 65 % и фотопериоде 12 : 12. Установлены число откладываемых яиц, сроки развития личинок и кривая выживаемости *M. fuliginosa*; из отложенных 90 яиц получены 4 имаго, что привело автора к заключению о низкой выживаемости преимагинальных стадий клопа. Прослежены сезонная динамика, поведение на малине при выборе объекта питания. Сделан вывод, что клоп имеет одно поколение в году. Места зимовки обнаружены не были.

В настоящей работе впервые представлены результаты многолетнего мониторинга фенологии развития эмбриональной и личиночной стадий и лёта имаго *M. fuliginosa* в климатических условиях юга российского Дальнего Востока.

В тексте приняты сокращения: n – число экземпляров, m – среднее значение, ЛI–ЛV – личинки I–V возрастов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились с мая по октябрь 2014–2020 гг. на полевых стационарах и в поездках по Приморскому краю. Пункты стационарных исследований указаны в табл. 1.

Клопы содержались в полевых условиях в стационарных садках из сетчатой ткани, снабженной застежкой-молнией. Садками оборачивали куст живого растения, обеспечивающий достаточное питание и свободу передвижения насекомых (Маркова и др., 2017а, 2017б, 2018). Проводились сравнительные наблюдения в садках и естественных ценозах с момента яйцекладки до выхода личинок I возраста, созревания и линьки последующих стадий вплоть до имаго. Для выяснения сроков ухода в диапаузу и условий зимовки имаго нового поколения содержали в садках в осенне-зимний период с сохранением влияния на них всех атмосферных условий (рис. 1). Для обобщения многолетних данных по фенологии *M. fuliginosa* на Дальнем Востоке привлечен также коллекционный и фотоматериал 2016–2020 гг.

***Molipteryx fuliginosa* (Uhler, 1860).**

М а т е р и а л. **Россия.** *Хабаровский край.* Нанайский р-н: Анойский национальный парк, бассейн р. Пихца, кордон Пихур, 24.V.2019 (Н. М. Яворская), 2 экз. Хабаровский р-н: пос. Хехцир, приусадебный участок, 21.VI.2020 (А. Ю. Олейников), 2 экз.; с. Осиновая Речка, садоводческое некоммерческое товарищество «Лидер», 21.VII.2020 (Д. А. Тихонов), 2 экз. *Приморский край.* Пожарский р-н: пгт. Лучегорск, приусадебный участок, 31.VIII.2020 (Н. А. Коляда), 1 экз. Красноармейский р-н: с. Рошино, приусадебный участок, травостой, 26.VI.2018 (А. Д. Гребенюк),

Таблица 1. Координаты пунктов стационарных исследований в Приморском крае (2014–2020 гг.)

Пункт исследований	Координаты
Ханкайский р-н	
с. Первомайское	044°00'05" N, 131°58'54" E
Спасский р-н	
с. Спасское	44°36'52" N, 132°47'49" E
Чугуевский р-н	
с. Чугуевка	44°10'00" N, 133°51'30" E
с. Новомихайловка	44°14'01" N, 133°51'59" E
Уссурийский городской округ	
с. Каймановка	43°37'49" N, 132°13'49" E
Уссурийский заповедник	43°40'00" N, 132°30'00" E

4 экз. Тернейский р-н: Сихотэ-Алинский заповедник, окр. пос. Терней, пойма р. Серебрянка, 26.VI.2015 (М. Е. Сергеев), 1 экз. Дальнегорский городской округ: окр. г. Дальнегорск, проселочная дорога, 23–24.VI.2018 (Д. М. Черняк), 1 экз. Ханкайский р-н: с. Первомайское, приусадебный участок, травостой, VI–VIII.2017–2019 (А. В. Ховрина), 15 имаго, 14 личинок III–V возрастов; с. Камень-Рыболов, приусадебный участок, 20.VI и 22.VIII.2018 (Ю. С. Заварзина), 4 экз.; с. Турий Рог, сорное придорожное разнотравье, 10.VI.2017 и 01.VII.2018 (К. А. Остапенко), 2 экз.; долина р. Комиссаровка, с. Дворянка, придорожное крупнотравье, 01 и 15.VI.2017 (К. А. Остапенко), 4 экз. Спасский р-н: окр. с. Евсеевка, пойменный лес, травостой под пологом леса, 12.V.2018 (А. К. Мрикоп), 2 экз.; с. Чкаловское, приусадебный участок, 20.VII.2018 (Н. В. Репши), 1 экз.; с. Спасское, приусадебный участок, на земле, 22.V.2020 (А. К. Мрикоп), 1 экз. Яковлевский р-н: с. Минеральное, кустарниковая растительность, 20.VII.2017 (С. В. Верига), 2 экз.; с. Яковлевка, приусадебный участок, 16–25.VII.2020 (С. А. Макаревич), 7 имаго, 3 личинки III возраста. Черниговский р-н: с. Синий Гай, приусадебный участок, 22.VIII.2020 (Н. А. Коляда), 1 экз.; пос. Сибирцево, приусадебный участок, 26.V.2018 (Ю. Н. Глущенко), 1 экз. Анучинский р-н: г. Синегорка, травостой под пологом леса, 01.VI.2015 (С. В. Верига), 1 экз.; ключ Большой, пойма, подрост ильма долинного *Ulmus propinqua*, 10.VI.2017 (К. А. Остапенко), 1 экз. Арсеньевский городской округ: г. Арсеньев, приусадебные участки, сорная придорожная растительность, кустарниковые заросли, V–VIII.2014, 2016–2018 (К. А. Остапенко, С. В. Верига), 10 экз.; 25.VII.2020 (А. Е. Ковалева), 4 имаго, 2 личинки III возраста. Октябрьский р-н: пос. Чернятино, гора Синеловка, разнотравье на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий, 09.VII.2017, 03.VII.2018 (К. А. Остапенко), 3 экз. Чугуевский р-н: с. Кокшаровка, приусадебный участок, 08.VII.2020 (А. К. Мрикоп), 4 экз.; с. Чугуевка, приусадебный участок, 30.V и 14.VI.2020 (А. К. Мрикоп), 4 экз.; с. Новомихайловка, приусадебный участок, V–VIII.2018–2020 (З. А. Лимачко), 14 имаго, 14 личинок II–V возрастов. Уссурийский городской округ: с. Пушкино, травостой под пологом леса, 29.V.2018 (Ю. Н. Глущенко), 1 экз.; окраина г. Уссурийск, зверосовхоз (приусадебный участок), 13.VI и 20.VI.2018; 04–20.IX.2019 (Т. О. Маркова, Е. Н. Боловцов), 12 экз.; с. Горнотаежное, приусадебные участки, кустарники, разнотравье, сорная растительность, V–VIII.2016–2018 (К. А. Остапенко, М. М. Омелько), 12 имаго, 1 личинка IV возраста; приусадебный участок, 16.IX.2019 (Н. А. Коляда), 1 экз.; питомник, 05.VIII.2020 (А. В. Куприн), 1 личинка IV возраста; с. Заречное, плодовый питомник, 23.VI.2020 (С. А. Макаревич), 1 экз.; с. Каменушка, пойменный лес, обочина поля, 24.VIII.2016; 30.V–28.VIII.2017; 10.VI–25.VIII.2018; 30.V–08.VIII.2019; 15.VIII и 30.IX.2020 (Т. О. Маркова, М. В. Маслов), 17 имаго, 13 личинок IV–V возрастов; с. Каймановка, опушка леса, обочина лесной дороги, приусадебный



Рис. 1. Стационарный садок в зимних условиях.

участок, 30.V–30.IX.2016–2020 (Т. О. Маркова, М.В. Маслов), 79 имаго, 46 личинок II–V возрастов; Уссурийский заповедник, травостой под пологом леса, обочина лесной дороги, лесная поляна, V–IX.2016–2019 (М. В. Маслов, Л. А. Федина), 20 имаго, 2 личинки IV возраста, 3 личинки V возраста. Шкотовский р-н: Уссурийский заповедник, придорожная растительность, кустарниковые заросли, V–X.2016–2019 (М. В. Маслов, Л. А. Федина), 4 экз.; с. Анисимовка, ключ Смольный, заросшие лесные дороги, высокотравье, 12.VII.2016 (К. А. Остапенко), 2 экз. Партизанский р-н: с. Сергеевка, приусадебный участок, травостой, 10.V.2016 (Е. А. Новая), 1 экз.; с. Николаевка, приусадебный участок, 20.VIII.2019; 30.V.2020 (С. Е. Егоренчев), 5 экз.; дер. Васильевка, 23–29.VIII.2020 (И. Д. Солодкий), 1 имаго, 4 личинки V возраста. Владивостокский городской округ: окр. г. Владивосток, ст. Спутник, 11.V.2016 (К. А. Остапенко), 1 экз.; среднее течение р. Богатая, под пологом долинного леса, приусадебные участки, VII.2017–2018 (С. В. Верига), 5 экз. Находкинский городской округ: г. Находка, садоводческое некоммерческое товарищество «Находка», 21.VII и 06.VIII.2020 (М. В. Аналеева), 2 экз. Хасанский р-н: о. Фуругельма, луговое разнотравье, 17–22.VIII.2018 (М. Е. Сергеев), 4 личинки IV и V возрастов; п-ов Гамова, бухта Витязь, луговое разнотравье, 12–14.VIII.2019 (М. Е. Сергеев), 2 экз.; 13.IX.2019 (А. М. Ни-

колаева), 4 имаго, 6 личинок V возраста; 20–22.VII и 28.VII.2020 (Ю. А. Чистяков), 4 имаго, 1 личинка III возраста.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полный жизненный цикл клопов (период активной жизнедеятельности и диапаузы) включает три стадии: эмбриональную, личиночную и имагинальную. Жизненный цикл *M. fuliginosa* относится к моновольтинному типу (Саулич, Мусолин, 2007), он укладывается в один год (с осени до следующего лета). По нашим многолетним наблюдениям, в Приморском крае имаго *M. fuliginosa* после зимней диапаузы встречаются с начала мая (табл. 2). Первыми появляются самки (02–04.V.2017); с конца 1-й декады мая в агроценозах наблюдаются массовые случаи спаривания, в этот период клопы образуют скопления из 10 и большего числа имаго на излюбленных кормовых растениях из сем. Rosaceae – малине и ежевике – в период бутонизации. Здесь собираются особи обоих полов, копуляция прерывается для питания и вновь возобновляется, продолжительность дополнительного питания перед откладкой яиц составляет от 2 ч. до 3 сут.

Первые яйцекладки в стационарных садках получены нами в конце 1-й декады мая, а в лесных стациях первые самки и их яйцекладки отмечены несколько позже, с середины мая, самцы – со 2-й декады июня. Копуляция и яйцекладка растянуты – их можно наблюдать до конца 1-й декады августа.

Кладка происходит вразброс, яйца помещаются на субстрат беспорядочно. Среднее число яиц, отложенных одной самкой в стационарных садках, составляет 28.4 (n = 25). Ранее нами были приведены данные о локализации яиц *M. fuliginosa* на растениях в естественных условиях и в стационарных садках (Маркова и др., 2017б). Наблюдения 2016–2020 гг. позволили привести новые данные о местах откладки яиц, в том числе на поверхности почвы под растениями (табл. 3; рис. 2).

Таблица 2. Фенология *Molipteryx fuliginosa* (Uhler) (по декадам) в естественных условиях и стационарных садках на территории Приморского края (2014–2020 гг.)

Стадия или физиологический период	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	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+

Таблица 3. Места откладки яиц *Molipteryx fuliginosa* (Uhler)

Биотоп	Локализация яиц		Число яиц
Приусадебный участок в сельской местности	<i>Lonicera edulis</i> Turcz. ex Freyn	Верхняя сторона листа	2
	<i>Trifolium repens</i> L.	Нижняя сторона листа	5
		Стебель	2
Стационарный садок	Фрагменты коры на почве	Нижняя поверхность	2
		Сухие листья и стебли злаков	Верхняя сторона
	Поверхность почвы		2
	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	Верхняя сторона листа	1
		Нижняя сторона листа	1
		Стебель	1
	<i>Solanum tuberosum</i> L.	Верхняя сторона листа	8
		Нижняя сторона листа	2
		Стебель	1
Всего			30

Molipteryx fuliginosa – полифаг; из перечисленных выше растений жимолость съедобная *Lonicera edulis* (сем. Caprifoliaceae) и клевер ползучий *Trifolium repens* (сем. Fabaceae) ранее в качестве кормовых для *M. fuliginosa* не были известны, но, очевидно, используются самкой в качестве субстрата для размещения яиц. Кладка на стебле картофеля *Solanum tuberosum* (сем. Solanaceae) была обнаружена ранее в естественных



Рис. 2. Места откладки яиц *Molipteryx fuliginosa* (Uhler).

1 – фрагмент коры, 2 – стебель *Ambrosia artemisiifolia*.



Рис. 3. Личинки *Molipteryx fuliginosa* (Uhler) II и V возрастов.

условиях, а в садке яйца откладывались на листовые пластины. В естественных условиях на амброзии *Ambrosia artemisiifolia* (сем. Asteraceae) личиночные стадии *M. fuliginosa* до настоящего времени не обнаружены, однако в садке клопы размещали яйца на этом растении (см. рис. 2).

В стационарных садках, расположенных в природных условиях, нами определена длительность эмбрионального развития *M. fuliginosa*, которая колеблется от 12 до 36 ($m = 23.6$; $n = 343$) дней. Личинки *M. fuliginosa* до превращения в имаго проходят пять возрастов (Маркова и др., 2017а) (рис. 3). Продолжительность развития каждого личиночного возраста увеличивается в процессе онтогенеза и составляет соответственно 5–7 ($m = 6.0$) (I), 13–16 ($m = 14.5$) (II), 7–8 ($m = 7.5$) (III), 11–23 ($m = 16.6$) (IV) и 19–38 ($m = 27.9$) (V) дней ($n = 68$). Общая продолжительность развития от момента выхода личинки из яйца до окрыления имаго – от 55 до 83 дней, от откладки яйца до окрыления имаго проходит от 80 до 117 дней.

Имаго перезимовавшего поколения отмирают в течение июля (самок со 2-й декады, самцов – с конца месяца). В середине июля 2015 г. на почве в стационарном участке с. Каймановка обнаружены погибшие самки, не закончившие яйцекладку. Отдельные перезимовавшие особи *M. fuliginosa* доживают до середины августа.

По данным, полученным в стационарных садках, расположенных в природных условиях, для полноценного развития клопа оптимальный период яйцекладки – с конца 1-й декады мая до конца 2-й декады июня. При этих сроках личинки I возраста появляются с начала 2-й декады июня, II возраста – с конца 2-й – начала 3-й декады июня, III возраста – с начала 1-й декады июля, IV – с конца 1-й – начала 2-й декады июля, V возраста – с начала 3-й декады июля (см. табл. 2). Имаго нового поколения окрыляются с середины августа до середины сентября, при этом с конца 1-й декады сентября

отмечено появление необычно мелких особей с ослабленной склеротизацией покровов и с не полностью развитыми крыльями. Массовый вылет имаго нового поколения в природе наблюдается с конца августа до начала сентября (по нашим данным, 30.VIII–02.IX.2016, 20–21.VIII.2017, 21.VIII–01.IX.2020). Активное преддиапаузное питание и накопление клопами жирового тела для успешной зимовки продолжают до конца августа. Отдельные имаго нового поколения в хорошую погоду отмечались на кормовых растениях до начала октября.

Для *M. fuliginosa* выявлена облигатная имагинальная диапауза (Маркова и др., 2017а, 2017б), которая формируется в конце сезона вегетации и сопровождается прекращением репродукции и проявлением миграционного синдрома – имаго покидают прежние места обитания. Не успевшие окрылиться личинки продолжают питаться, но с понижением ночных температур воздуха постепенно отмирают, не закончив развитие. С конца августа наблюдается уменьшение численности клопов в агроценозах и перемещение в другие (в том числе лесные) станции. Благодаря содержанию имаго в стационарных садках с сохранением влияния на них всех атмосферных факторов в осенне-зимний период выяснено, что *M. fuliginosa* зимуют близ поверхности и в верхних слоях почвы под листовым опадом и сухими растительными остатками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлены особенности сезонного развития *M. fuliginosa* в климатических условиях юга Дальнего Востока России. Для успешного завершения цикла развития *M. fuliginosa* оптимальны следующие условия.

1. Яйцекладка в период с конца 1-й декады мая до конца 2-й декады июня общей продолжительностью 40–43 дня. Среднее число отложенных самкой яиц составляет 28.4 ($n = 25$). Продолжительность эмбриональной стадии *M. fuliginosa* – от 12 до 36 ($m = 23.6$) дней.

2. Появление личинок I возраста наблюдается с начала 2-й декады июня, II возраста – с конца 2-й – начала 3-й декады июня, III возраста – с начала 1-й декады июля, IV – с конца 1-й – начала 2-й декады июля, V возраста – с начала 3-й декады июля. Продолжительность развития личинок *M. fuliginosa* с каждым возрастом увеличивается.

3. Общая продолжительность развития от яйцекладки до окрыления имаго составляет от 80 до 117 дней. Массовое окрыление имаго нового поколения наблюдается с конца августа до начала сентября. Зимовка имаго происходит на поверхности почвы под листовым опадом и сухими растительными остатками.

Продолжительность жизни имаго в природе после зимовки составляет в среднем 91 день, перезимовавшее поколение отмирает в течение июля.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Д. Л. Мусолину (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова), Н. Н. Винокурову (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск) за ценные советы и замечания при подготовке рукописи, а также Л. А. Фединой (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток), А. К. Мрикот, А. В. Ховриной (ДВФУ, Школа педагогики, Уссурийск), З. И. Лимачко (Средняя общеобразовательная школа

№ 7 с. Новомихайловка Чугуевского р-на) за помощь в проведении стационарных исследований. Авторы глубоко благодарны также Н. М. Яворской («Заповедное Приамурье», Хабаровск), А. Ю. Олейникову (Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск); Н. А. Коляде, А. В. Куприну, М. М. Омелько, М. Е. Сергееву, Д. М. Черняк, Ю. А. Чистякову (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток), А. М. Николаевой (Окский государственный заповедник), К. А. Остапенко (ДВФУ, Зоологический музей, Владивосток), Ю. Н. Глущенко, Н. В. Репш, Е. Н. Боловцову, А. Д. Гребенюк, С. Е. Егоренчеву, Ю. С. Заварзиной, Е. А. Новой (ДВФУ, Школа педагогики, Уссурийск), С. А. Макаревичу (личное подсобное хозяйство «Макаревич», плодовый питомник, с. Заречное), М. В. Аналеевой, С. В. Вериге, А. В. Ковалевой, И. Д. Солодкому за предоставление сведений из Красноармейского, Тернейского, Ханкайского, Спасского, Яковлевского, Черниговского, Анучинского, Октябрьского, Чугуевского, Шкотовского, Партизанского, Хасанского районов; Дальнегорского, Арсеньевского, Уссурийского, Владивостокского и Находкинского районов и городских округов Приморского края.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винокуров Н. Н., Канюкова Е. В., Остапенко К. А. 2016. Материалы по фауне цикадовых (Homoptera, Cicadina) и полужесткокрылых (Heteroptera) насекомых Сихотэ-Алинского государственного природного биосферного заповедника. Амурский зоологический журнал **8** (4): 233–249.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30322575>
- Канюкова Е. В. 2012. Клоп-краевик *Molipteryx fuliginosa* (Heteroptera: Coreidae) – новый вредитель малины на юге Дальнего Востока России. Амурский зоологический журнал **4** (4): 331–332.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18775679>
- Канюкова Е. В., Остапенко К. А. 2013. Новые и малоизвестные полужесткокрылые (Heteroptera) из Приморского края. Амурский зоологический журнал **5** (4): 405–407.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21020727>
- Маркова Т. О., Канюкова Е. В., Маслов М. В. 2019. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) с амброзии (*Ambrosia artemisiifolia* L.) на юге Приморского края. Евразийский энтомологический журнал **18** (1): 16–20.
<http://dx.doi.org/10.15298/euroasentj.18.1.03>
- Маркова Т. О., Канюкова Е. В., Маслов М. В. 2021. Динамика расселения клопа-краевика *Molipteryx fuliginosa* (Uhler) (Heteroptera, Coreidae) на Дальнем Востоке России. Российский журнал биологических инвазий **14** (2): 70–80.
<https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-2-70-80>
- Маркова Т. О., Канюкова Е. В., Маслов М. В., Репш Н. В. 2017а. Преимагинальные фазы *Molipteryx fuliginosa* (Uhler) (Heteroptera, Coreidae) с юга Дальнего Востока России. Энтомологическое обозрение **96** (3): 418–428.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=30459975>
- [Markova T. O., Kanyukova E. V., Maslov M. V., Repsh N. V. 2017a. Immature stages of *Molipteryx fuliginosa* (Uhler) (Heteroptera, Coreidae) in the South of the Russian Far East. Entomological Review **97** (6): 723–729.
<https://doi.org/10.1134/S0013873817060021>].
- Маркова Т. О., Маслов М. В. 2020. Амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia* L.) (Asteraceae) в питании клопов-краевиков (Heteroptera: Coreidae) на юге Приморского края. Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова **31**: 165–173.
<https://doi.org/10.25221/kurentzov.31.14>
- Маркова Т. О., Маслов М. В., Канюкова Е. В., Репш Н. В. 2017б. Репродуктивное поведение клопов *Molipteryx fuliginosa* (Uhler) (Heteroptera, Coreidae) на юге Дальнего Востока России. Энтомологическое обозрение **96** (4): 725–736.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=30738748>
- [Markova T. O., Maslov M. V., Kanyukova E. V., Repsh N. V. 2017b. Reproductive behaviour of the bug *Molipteryx fuliginosa* Uhler (Heteroptera, Coreidae) in the South of the Russian Far East. Entomological Review **97** (9): 1227–1233.
<https://doi.org/10.1134/S0013873817090044>].

- Маркова Т. О., Маслов М. В., Репш Н. В. 2016. К экологии клопа-краевика *Molipteryx fuliginosa* (Heteroptera, Coreidae) в Уссурийском районе Приморского края. Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова **27**: 80–84.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26190037>
- Маркова Т. О., Маслов М. В., Репш Н. В. 2018. Модификации садков для исследования насекомых. Евразийский энтомологический журнал **17** (5): 345–348.
<https://doi.org/10.15298/euroasentj.17.5.06>
- Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. 2007. Времена года: разнообразие сезонных адаптаций и экологических механизмов контроля сезонного развития полужесткокрылых (Heteroptera) в умеренном климате. В кн.: А. А. Стекольников (ред.). Стратегии адаптаций наземных членистоногих к неблагоприятным условиям среды. Сборник статей, посвященный памяти профессора Виктора Петровича Тыщенко. СПб., с. 25–106. (Труды Биологического НИИ СПбГУ, вып. 53).
- Aistova E. V., Bezborodov V. G., Markova T. O., Maslov M. V., Fedina L. A. 2019. The formation of the consortia relations of *Molipteryx fuliginosa* (Uhler, 1860) (Hemiptera, Coreidae) with *Ambrosia artemisiifolia* in the Primorskii Krai of Russia. *Ecologica Montenegrina* **21**: 90–99.
<http://dx.doi.org/10.6084/m9.figshare.9917987>
- Kanyukova E. V., Vinokurov N. N. 2009. New data to the fauna of superfamilies Lygaeoidea, Pyrrhocoroidea and Coreioidea (Heteroptera) of the Asian part of Russia. В кн.: А. И. Таскаев [и др.] (отв. ред.). Проблемы изучения и охраны животного мира на севере: Материалы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 16–20 ноября 2009 г.). Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, с. 57–59.
- Kerzhner I. M., Kanyukova E. V. 1998. First record of *Molipteryx fuliginosa* Uhler from Russia (Heteroptera: Coreidae). *Zoosystematica Rossica* **7** (1): 84.
- Markova T. O., Maslov M. V., Repsh N. V., Ogorodnikov E. G. 2016. New data on distribution of *Molipteryx fuliginosa* (Heteroptera: Coreidae) in Russia. *Far Eastern Entomologist* **316**: 26–28.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26533238>
- Park S. O. 1996. Development of the leaf-footed bug, *Molipteryx fuliginosa* (Heteroptera: Coreidae). *Korean Journal of Ecology* **19** (6): 575–582.

PHENOLOGY OF MOLIPTERYX FULIGINOSA (UHLER) (HETEROPTERA, COREIDAE) IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

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

Key words: bugs, *Molipteryx fuliginosa*, seasonal development, phenology, egg, larvae, wintering, Primorskiy Territory, Heteroptera, Coreidae.

SUMMARY

Seasonal development of *Molipteryx fuliginosa* (Uhler) in Primorskii Territory, including the time of oviposition and development of all stages before the emergence of adults, was studied during a six-year monitoring in natural and seminatural conditions. *Molipteryx fuliginosa* has a univoltine seasonal type. Eggs are laid randomly on various substrates, including the ground. The duration of the embryonic stage ranges from 12 to 36 days, depending on the air temperature. The development of larvae after hatching until the emergence of adults lasts from 55 to 83 days. The duration of immature development from the moment of oviposition to the emergence of adult is 80 to 117 days. The optimal conditions and timing of the seasonal development of the bug in nature have been identified.

УДК 595.798:591.563 (470.67)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ГНЕЗДА ОДИНОЧНОЙ ОСЫ *KATAMENES SICHELI* (DE SAUSSURE, 1852) (HYMENOPTERA, VESPIDAE: EUMENINAE) В ДАГЕСТАНЕ

© 2022 г. А. В. Фатерыга,^{1*} С. П. Иванов^{2**}

¹ Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН – филиал Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН
ул. Науки, 24, пгт Курортное, Феодосия, 298188 Россия

*e-mail: fater_84@list.ru

² Институт биохимических технологий, экологии и фармации Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского
пр. Академика Вернадского, 4, Симферополь, 295007 Россия

**e-mail: spi2006@list.ru

Поступила в редакцию 3.02.2022 г.

После доработки 27.02.2022 г.

Принята к публикации 27.02.2022 г.

Проведено наблюдение за гнездованием самки *Katamenes sichelii* (de Saussure, 1852) с хронометражем ее активности. Гнездо располагалось на обнажении скалы. Стенки ячейки оса строила из мелких камешков, которые скрепляла замазкой из сухой глины, смоченной отрываемой жидкостью. Свод и горловина ячейки были изготовлены только из замазки без камешков. После откладки яйца самка охотилась на гусениц одного вида сем. Erebidae (Lepidoptera). В ячейке обнаружены три гусеницы. Оса запечатала горловину ячейки порцией земляной замазки, после чего накрыла ее камешком и облицовала запечатанную ячейку дополнительными камешками. Во время провиантирования второй ячейки гнезда оса, вероятно, погибла. Питание имаго отмечено на цветках двух видов растений; кроме того, самка также предположительно питалась пойманными гусеницами. Биология гнездования *K. sichelii* обсуждается в сравнении с другими видами рода.

Ключевые слова: осы-эвменины, гнездостроительная активность, строение гнезд, трофические связи.

DOI: 10.31857/S0367144522010063

Katamenes Meade-Waldo, 1910 – небольшой род ос-эвменин, распространенный преимущественно в Палеарктике, где насчитывается 13 или 14 видов. Из этих видов два отмечены также в Афротропической области, а 4 других вида – в Индии. Еще один вид, *Katamenes macrocephalus* (de Saussure, 1852), встречается только в Афротропической области (Carpenter et al., 2010; Antropov, Fateryga, 2017; Girish Kumar et al., 2019). Гнездование представителей рода изучено довольно слабо. Большинство публикаций посвящено европейскому виду *K. arbustorum* (Panzer, 1799) (Fabre, 1882; Chrétien, 1896; Fahringer, 1922; Deleurance, 1946; de Germond, 1952; Grandi, 1961; Blüthgen,

1965). Более или менее подробные сведения имеются также о гнездовой биологии *K. flavigularis* (Blüthgen, 1951), изученного в Крыму (Фатерыга, Иванов, 2009). Помимо этого опубликованы отрывочные данные о находках гнезд *K. dimidiatus* (Brullé, 1832) (Амолин, 2000; Фатерыга, Жидков, 2012) и близкого к нему таксономически проблемного вида *K. tauricus* (de Saussure, 1855) (Абашеев, 2016). Кроме того, Лукас (Lucas, 1883) приводит краткую информацию о гнездовании предположительно *K. algirus* (Schulz, 1905), ошибочно определенного им как *K. dimidiatus*. Согласно указанным источникам, все изученные виды рода *Katamenes* строят свободные гнезда на поверхности камней. В качестве строительного материала они используют мелкие камешки и очень прочную земляную замазку, которую изготавливают из смеси сухой земли с отрывающейся жидкостью (вода с добавлением слюны). Ячейки гнезд имеют куполообразную форму, при этом их боковые стенки строятся из камешков и замазки, а свод и узкая воронкообразная горловина – только из замазки без камешков. Дном ячейки служит поверхность камня.

Как и все осы-эвменины, самки рода *Katamenes* откладывают яйцо в пустую ячейку до провиантирования. *Katamenes arbustorum* был первым видом этого подсемейства, у которого было обнаружено (Fabre, 1882), что яйцо прикрепляется к своду ячейки с помощью нити (застывший секрет придаточных половых желез). Самки *Katamenes* провиантируют ячейки парализованными гусеницами; среди добычи известны представители семейств Lycaenidae, Noctuidae, Hesperidae, Pieridae, Tortricidae, Geometridae и Pterophoridae (Lepidoptera) (Chrétien, 1896; Blüthgen, 1961; Амолин, Ефетов, 2001; Фатерыга, Иванов, 2009). После завершения провиантирования самка запечатывает горловину ячейки земляной замазкой. *Katamenes arbustorum* накрывает запечатанную горловину камешком (Fabre, 1882; de Germond, 1952; Blüthgen, 1961), чего не делают *K. flavigularis* (Фатерыга, Иванов, 2009) и, судя по опубликованной фотографии гнезда, *K. tauricus* (Абашеев, 2016). Некоторые виды сверху покрывают запечатанную ячейку дополнительным слоем земляной замазки (Blüthgen, 1965; Фатерыга, Иванов, 2009).

У всех видов этого рода несколько ячеек могут быть построены рядом, вплотную друг к другу (всегда в один слой, но никогда одна на другой). Такие ячейки имеют частично общие боковые стенки. Предположительно для всех видов характерно также общее покрытие гнезда, которое строится после запечатывания последней ячейки (Deleurance, 1946; de Germond, 1952; Grandi, 1961; Blüthgen, 1965; Фатерыга, Иванов, 2009; Абашеев, 2016). Оно изготавливается из камешков и земляной замазки, зачастую менее прочной, чем та, что используется при строительстве ячеек. В начале строительства такого покрытия используются камешки, скрепляемые небольшим количеством замазки, а в конце – только замазка. Гнездо с готовым общим покрытием снаружи выглядит как комок грязи, прилепленный к камню, однако это покрытие при желании можно отделить от ячеек с помощью ножа, поскольку его нижние слои обычно рыхлые и непрочные (см.: Фатерыга, Иванов, 2009).

Katamenes sichelii (de Saussure, 1852) широко распространен в Палеарктической области. Вид известен из Испании, Италии, Албании, Греции, России, Армении, Азербайджана, Турции, Иордании, Израиля, Египта, Саудовской Аравии, Объединенных Арабских Эмиратов, Ирака, Ирана, Казахстана, Узбекистана, Туркмении, Киргизии, Афганистана, Индии, Монголии и Китая (Giordani Soika, 1970; Курзенко, 1977; Gusenleitner, 2013; Antropov, Fateryga, 2017; Fateryga, Mokrousov, 2019). Распростра-

нение вида в России охватывает юг европейской части страны (от Волгоградской обл. до Калмыкии), Северный Кавказ (Дагестан) и Южный Урал (Fatoryga, Mokrousov, 2019). В составе вида выделяют до девяти подвидов, большая часть которых описана А. Джордани Сойкой (Giordani Soika, 1958, 1966, 1970 и др.). Различия между ними состоят главным образом в степени развития красного рисунка. Авторы считают такой подход к внутривидовой систематике нецелесообразным (см. также: Carpenter, 1987; Fatoryga et al., 2021), особенно учитывая, что особи с разной окраской могут обитать в одном и том же месте (Giordani Soika, 1970).

Биология *K. sichelii* до сих пор оставалась неизвестной. Цель настоящей публикации – представить первые сведения о гнездовании этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Гнездо *K. sichelii* было обнаружено 18 июня 2021 г. на северных отрогах хр. Нарат-Тюбе, приблизительно в 5 км на юго-восток от с. Коркмаскала Кумторкалинского р-на Республики Дагестан (42°58'51" с. ш., 47°14'40" в. д.). Место гнездования представляло собой склон балки, переходящей выше в небольшое скалистое ущелье. По дну балки протекал почти полностью пересыхающий летом ручей. Растительность в данном месте была переходной между выбитой овцами полевой степью, покрывающей равнину к северу, и зарослями кустарников, переходящими дальше к югу в дубовое редколесье на склонах хребта (рис. 1, 1). Самка осы была замечена в 16:30 (здесь и далее в статье приведено солнечное время, по которому полдень совпадает с максимальной высотой солнца над горизонтом). Она обследовала склон балки, протянувшийся вдоль грунтовой дороги, в поисках подходящего места для устройства гнезда. Практически сразу же оса приступила к строительству. За осой были начаты непрерывные наблюдения, продлившиеся до 19:30 и продолженные на следующий день с 8:30 до 17:15.

В процессе наблюдений один человек постоянно следил за гнездом, сообщая все действия осы второму наблюдателю, который фиксировал текущее время и записывал все действия осы в блокнот. Для удобства хронометража использовали электронные автомобильные часы, одновременно показывающие часы, минуты и секунды и заранее настроенные на солнечное время на данной долготе. Все действия осы документировали с точностью до секунды лишь на второй



Рис. 1. Местообитание *Katamenes sichelii* (de Saussure, 1852) в Дагестане.

1 – общий вид балки, 2 – местоположение гнезда (показано стрелкой).

день наблюдений, в первый день отмечали только начало и конец строительства ячейки и откладку яйца. На второй день фиксировали также продолжительность сбора и доставки к гнезду каждой порции строительного материала, его укладки, охоты и доставки добычи, ее укладки в ячейку, а также полетов за водой. Деятельность осы также фиксировали с помощью фотосъемки с использованием фотоаппарата Canon EOS RP с макрообъективом Sigma AF 105 mm f/2.8 (масштаб съемки до 1:1) и макровспышкой Yongnuo YN-14EX. Повторный осмотр гнезда произвели спустя 10 дней, 29 июня.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гнездо *K. sichelii* располагалось на небольшом скальном обнажении под прикрытием ветвей цветущего кустарника *Atraphaxis replicata* Lam. (Polygonaceae) (рис. 1, 2). Как уже было отмечено выше, самка начала строить его в 16:30. Выбрав место для закладки первой ячейки (небольшое углубление в камне), оса взлетела и приземлилась примерно в 30 см от него. Здесь она размочила небольшой участок поверхности сухой плотной глины каплей отрыгнутой жидкости и начала замешивать земляную замазку с помощью ротовых органов (рис. 2, 1). Порцию строительного материала оса удерживала между мандибулами спереди, галейми сверху и лабиальными пальцами сзади; максиллярные пальпы при этом не использовались и были направлены вверх вдоль задней поверхности головы (рис. 2, 2). В процессе формирования комочка земляной замазки самка также слегка придерживала его передними голенями. После этого оса взлетела и приземлилась примерно в 50 см от места изготовления замазки и в 40 см от места строительства гнезда. Здесь она принялась искать камешек, быстро перемещаясь по поверхности грунта. Подходящий камешек оса прижала снизу к удерживаемому в ротовых органах комочку замазки и взлетела. При этом она ничем не придерживала сам камешек, он держался лишь за счет сцепления с замазкой (рис. 2, 4). После приземления на месте строительства ячейки самка поставила камешек на ребро и, слегка придерживая его передними голенями, стала укладывать замазку, распределяя ее по поверхности камешка, обращенной внутрь будущей ячейки, при этом заделывая также щель между камешком и субстратом. Затем оса принесла и уложила в виде полукруга еще несколько порций замазки с камешками (рис. 2, 3). При укладке каждого нового камешка она замазывала щели не только между ним и субстратом, но и между ним и соседним камешком, уложенным перед этим. Далее оса стала укладывать камешки сверху на уже уложенные ранее, увеличивая тем самым высоту стенки ячейки. Готовая стенка из нескольких рядов камешков имела форму полукольца и напоминала кирпичную кладку (рис. 2, 5). Со стороны разрыва кольца камешки не были уложены, поскольку там стенку ячейки заменяла почти вертикальная поверхность камня. Каждый раз самка добывала земляную замазку и камешки в одних и тех же местах. Периодически, после доставки каждых 8–12 порций замазки или замазки с камешками, оса улетала на 5–10 мин. для пополнения запасов воды в сторону балки. На ее дне местами сохранялись участки влажной земли, из которых самка могла высасывать воду (такое поведение других самок *K. sichelii* один из авторов наблюдал выше по течению ручья в этой же балке в 2019 г.).

После строительства стенок ячейки самка перешла к изготовлению ее свода и горловины, для чего стала приносить порции замазки без камешков (рис. 2, 6). Каждый комочек замазки она укладывала в свод, двигаясь по кругу и удерживая замазку между мандибулами и галейми. При этом оса контролировала процесс укладки изнутри с помощью антенн, а снаружи – с помощью лабиальных пальп и передних голеней



Рис. 2. Гнездование *Katamenes sichelii* (de Saussure, 1852).

1, 2 – самка, размачивающая глинистый субстрат отрыгиваемой жидкостью для формирования порции земляной замазки; 3, 5 – самка, укладывающая камешки в стенку ячейки, закрепляя их изнутри земляной замазкой; 4 – самка, вернувшаяся к гнезду с порцией земляной замазки и камешком; 6 – самка, укладывающая порцию земляной замазки, формируя из нее свод ячейки.

(рис. 3, 1). В итоге была построена воронкообразная горловина (рис. 3, 2). Строительство ячейки было завершено в 18:15. Затем, не дожидаясь высыхания замазки, оса ввела в горловину вершинные сегменты метасомы для откладки яйца (рис. 3, 3), которая длилась 1.5 мин. После этого она сразу же улетела на охоту. В 19:05 (через 50 мин.) самка вернулась к гнезду, но без добычи и на несколько секунд присела на ячейку. Затем оса посетила для питания несколько цветков *Atraphaxis replicata* и снова улетела. После этого самка не появлялась у гнезда до конца наблюдений (19:30).

На следующий день наблюдения были начаты в 8:30. Через час оса подлетела с гусеницей и уложила ее в ячейку (рис. 3, 4), после чего вскоре запечатала горловину порцией замазки (рис. 3, 5). Очевидно, самка уже успела доставить какое-то количество гусениц утром до начала наблюдений (последующее вскрытие ячейки позволило установить, что этих гусениц было две). Затем в 9:45 оса приступила к облицовке запечатанной ячейки дополнительными камешками, каждый из которых укладывался на порцию замазки, при этом первый камешек был уложен непосредственно на запечатанную горловину (рис. 3, 6). Еще 14 камешков были уложены по всей поверхности стенок и свода ячейки (рис. 4, 1). Приемы облицовки ячейки были в общих чертах сходны с теми, что использовались при строительстве стенок: самка также приносила порции замазки с прилепленными к ним снизу камешками (рис. 4, 2). Единственное отличие заключалось в том, что эти камешки оса укладывала на порции замазки плашмя (см. рис. 4, 1).

В 10:15 облицовка запечатанной ячейки камешками была закончена и оса приступила к закладке второй ячейки. В отличие от первой, ее строительство началось не с укладки камешков, а с последовательной доставки четырех порций замазки, которая была использована для выравнивания поверхности камня – дна будущей ячейки (рис. 4, 3). Затем самка приступила к укладке камешков, применяя те же приемы, что и при строительстве первой ячейки (рис. 4, 4). Всего оса принесла во время строительства второй ячейки 23 камешка с замазкой, а затем еще восемь порций замазки без камешков, использованных для строительства свода и горловины. При этом она четыре раза летала за водой. После последнего полета за водой (во время строительства горловины ячейки) оса вернулась из балки сразу с порцией замазки. Возможно, она изготовила ее из готовой грязи, имеющейся в балке, вместо обычного использования сухой глины, смешанной с отрыгиваемой жидкостью.

Таким образом, стенки второй ячейки, как и первой, были построены из камешков и земляной замазки, а свод и воронкообразная горловина – из чистой замазки (рис. 4, 5). Строительство ячейки было окончено в 12:00, после чего оса перешла к откладке яйца, продлившейся 1 мин. 35 с. Затем она улетела на охоту, вернувшись с которой, дважды принесла и уложила в ячейку двух гусениц. Последнюю она доставила в 13:20 и больше не появлялась. В 17:15 было решено, что самка погибла, после чего первая ячейка была вскрыта. Внутри находились яйцо, подвешенное к своду на короткой нити, и три гусеницы одного вида сем. *Erebidae* (*Lepidoptera*) (рис. 4, 6). Размеры яйца составили 3.5×1.0 мм. Одну из гусениц зафиксировали, а остальных поместили во вторую ячейку, аккуратно запечатав ее горловину увлажненной глиной. Однако через 10 дней (29 июня) было обнаружено, что эту ячейку вскрыл неизвестный хищник, уничтожив провизию и потомство осы.

Хронометраж отдельных актов гнездостроительной и охотничьей активности самки *K. sichelii* (табл. 1) позволил установить, что на сбор и доставку порции замазки с ка-

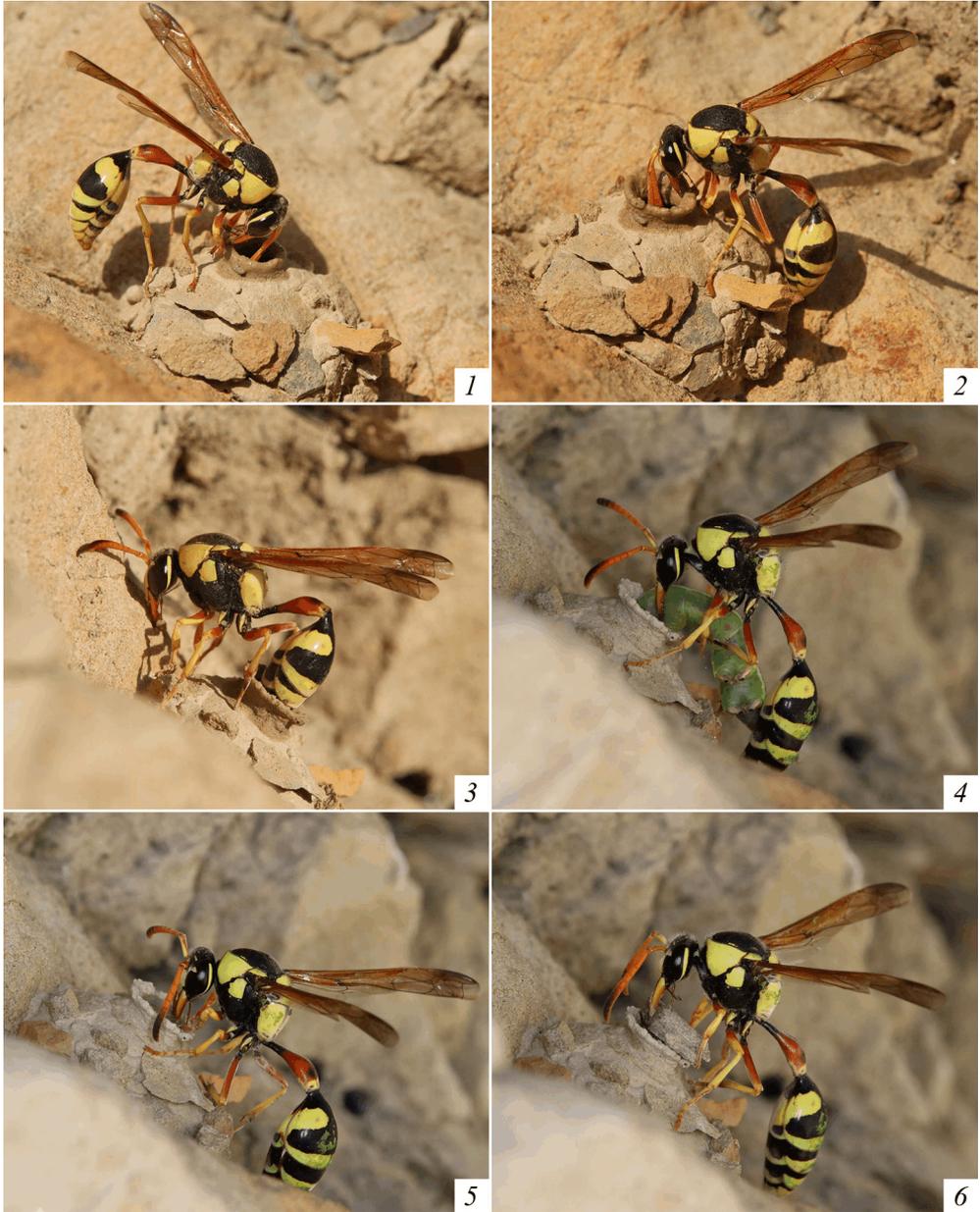


Рис. 3. Гнездование *Katamenes sichelii* (de Saussure, 1852).

1, 2 – самка, формирующая из земляной замазки горловину ячейки; 3 – самка, откладывающая яйцо;
 4 – самка, укладывающая гусеницу в ячейку; 5 – самка, запечатывающая горловину
 ячейки порцией земляной замазки; 6 – самка, накрывающая запечатанную горловину
 ячейки камешком.

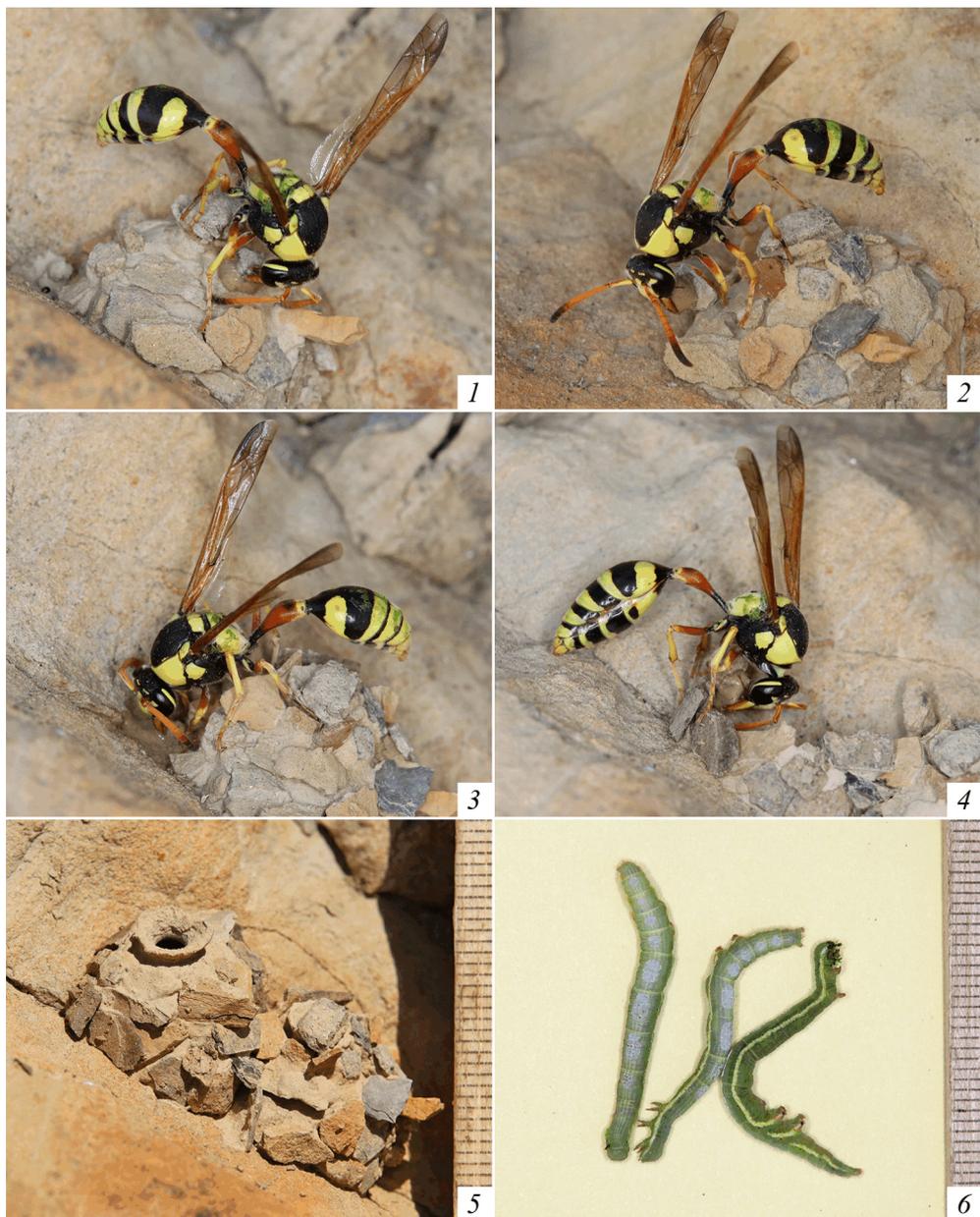


Рис. 4. Гнездование *Katamenes sichelii* (de Saussure, 1852).

1, 2 – самка, облицовывающая запечатанную ячейку дополнительными камешками; 3 – самка, укладывающая замазку в основание второй ячейки; 4 – самка, укладывающая камешек в стенку второй ячейки, закрепляя его изнутри земляной замазкой; 5 – две ячейки гнезда: первая запечатанная и облицованная дополнительными камешками (справа) и вторая открытая, брошенная на стадии провиантирования (слева); 6 – гусеницы, извлеченные из первой ячейки.

Таблица 1. Продолжительность (мин) отдельных актов гнездостроительной и охотничьей активности самки *Katamenes sichelii* (de Saussure)

Вид активности	<i>n</i>	<i>min–max</i>	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$
Сбор и доставка порции замазки с камешком	38	0.55–1.65	1.01 ± 0.09
Укладка камешка с порцией замазки в стенку ячейки	23	0.35–1.15	0.80 ± 0.08
Сбор и доставка порции замазки без камешка	12	0.35–1.42	0.75 ± 0.19
Укладка порции замазки без камешка в свод и горловину ячейки	7	0.20–1.50	0.94 ± 0.34
Полет за водой	5	5.30–9.32	7.62 ± 1.40
Строительство всей ячейки	2	102.02–105.00	103.51 ± 2.92
Откладка яйца	2	1.50–1.58	1.54 ± 0.08
Охота и доставка гусеницы	2	37.42–42.10	39.76 ± 4.59
Укладка гусеницы в ячейку	3	0.20–0.80	0.44 ± 0.36
Укладка камешка с порцией замазки в облицовку запечатанной ячейки	15	0.25–1.32	0.51 ± 0.16
Облицовка всей запечатанной ячейки	1	30.48	–

Примечание. *n* – число наблюдений; *min* – минимальное значение, *max* – максимальное значение, $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ – среднее значение и погрешность, а все вместе доверительный интервал ($p = 0.05$).

мешком оса тратит больше времени, чем на сбор порции замазки без камешка. При этом укладка обоих типов грузов при строительстве ячейки требует приблизительно одинакового времени. В то же время, укладка камешка с порцией замазки при дополнительной облицовке запечатанной ячейки происходит быстрее, чем при строительстве стенок ячейки. Строительство обеих ячеек заняло приблизительно одинаковое время, как и откладка обоих яиц, а облицовка запечатанной ячейки выполнена существенно быстрее, чем ее строительство.

На пропоедеуме и тергумах метасомы наблюдаемой самки были заметны зеленые пятна (см. рис. 3, 4–6 и рис. 4, 1–4). Их происхождение может быть связано с попытками гусениц, на которых охотилась оса, обороняться от нее путем отрыгивания содержимого кишечника. Возможно также, что самка использовала часть пойманных гусениц для собственного питания, как и другие виды ос-эвменин (Ferton, 1895; Rau, 1945; Iwata, 1953; Chilcutt, Cowan, 1992; Fateryga, 2018), в том числе *K. arbustorum* (Deleurance, 1946). В таком случае оса могла испачкаться гемолимфой пережевываемой добычи.

Стоит также отметить, что в окр. с. Талги южнее хр. Нарат-Тюбе питание другой самки *K. sichelii* было отмечено на цветках *Teucrium canum* Fisch. et C. A. Mey. (Lamiaceae).

Попытка взвесить камешки, из которых была построена вторая ячейка наблюдаемого гнезда, не удалась. Для их отделения от земляной замазки обломки стенок ячейки промыли под сильным напором воды, что привело к тому, что вместе с вымыванием земляной замазки все камешки сначала уменьшились в размерах, а затем разрушились. Таким образом, камешки, использованные осой, оказались в действительности кусочками твердой глины.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ж.-А. Фабр (Fabre, 1882) был первым, кто описал гнездование представителя рода *Katamenes*, установив, что *K. arbustorum* строит ячейки из земляной замазки и камешков. Однако он ошибочно полагал, что оса возводит стенки ячейки из замазки, а затем инкрустирует их камешками. Гораздо позже было установлено, что камешки представляют собой основной строительный материал стенок ячеек (de Germond, 1952; Blüthgen, 1965), а на примере *K. flavigularis* показано, как именно происходит строительство: камешки укладываются с помощью земляной замазки подобно кирпичной кладке (Фатерыга, Иванов, 2009). Наблюдения за *K. sichelii* также подтверждают это. Использование камешков – уникальная черта рода *Katamenes*, не характерная для близких к нему родов ос-эвменин. По наличию камешков в стенках ячеек гнезда видов рода *Katamenes* легко отличить от гнезд филогенетически близкого рода *Delta* de Saussure, 1855 (Hermes et al., 2013; Bank et al., 2017), представители которого строят ячейки и общее покрытие гнезда из чистой земляной замазки без камешков (Cretin, 1903; Dutt, 1912; Bonelli, 1976; Mader, 2000; Matthews, Matthews, 2018, и др.). Некоторые представители ос-эвменин, гнездящиеся в готовых полостях, не родственные *Katamenes*, также могут использовать мелкие камешки и крупные песчинки, но они не умеют скреплять их с помощью земляной замазки, а вместо этого делают из них завал (Fateryga et al., 2020; Fateryga, Fateryga, 2021).

Полученные данные свидетельствуют о том, что *K. sichelii* несколько отличается по биологии гнездования от других видов рода *Katamenes*. Так, *K. arbustorum* и *K. flavigularis* могут покрывать запечатанную ячейку дополнительным слоем земляной замазки (Blüthgen, 1961; Фатерыга, Иванов, 2009), чего, по-видимому, не делает *K. tauricus* (Абашеев, 2016). *Katamenes sichelii* вместо этого облицовывает запечатанную ячейку дополнительными камешками, что, вероятно, не было отмечено ранее для других видов рода. При этом первый камешек этой дополнительной облицовки кладется на запечатанную пробку ячейки, что характерно для *K. arbustorum* (Fabre, 1882; de Germond, 1952; Blüthgen, 1961), но не отмечено для *K. flavigularis* и *K. tauricus* (Фатерыга, Иванов, 2009; Абашеев, 2016). Таким образом, *K. arbustorum*, укладывающий один камешек на запечатанную горловину и покрывающий оставшуюся часть ячейки чистой замазкой, занимает промежуточное положение между *K. sichelii*, который облицовывает камешками всю запечатанную ячейку, и *K. flavigularis*, который в обоих случаях использует только замазку. Интересно отметить, что покрытие запечатанной ячейки замазкой у *K. flavigularis* занимает достоверно больше времени (Фатерыга, Иванов, 2009), чем ее облицовка камешками у *K. sichelii*. Поскольку само по себе использование камешков – очевидная аутопоморфия рода *Katamenes*, можно

предположить, что и использование их для дополнительной облицовки ячейки более прогрессивно в эволюционном плане, чем ее покрытие чистой замазкой или же отсутствие любого дополнительно покрытия (как это бывает у *K. tauricus*).

У *K. sichelii* наличие или отсутствие общего покрытия всего гнезда из камешков и замазки, которое возводится после строительства всех ячеек и запечатывания последней из них, остается под вопросом, так как исследованное гнездо не было достроено. Ранее авторами высказывалось предположение, что это покрытие характерно для *K. flavigularis*, но отсутствует у *K. dimidiatus* (Фатерыга, Иванов, 2009), но нельзя исключить его ошибочность, поскольку исследованные гнезда *K. dimidiatus* также могли быть недостроенными. Вероятно, общее покрытие из камешков и земляной замазки характерно для всех видов рода, подобно общему покрытию из земляной замазки в гнездах рода *Delta* (см. ссылки выше). Утверждение, что *K. flavigularis* переносит камешек, удерживая его с помощью передних ног (Фатерыга, Иванов, 2009), также требует проверки. Скорее всего, этот вид прикрепляет камешек к комочку земляной замазки таким же способом, как и *K. sichelii*.

Ранее было отмечено, что *K. dimidiatus* охотится на гусениц сем. Noctuidae (Амолин, Ефетов, 2001), а *K. flavigularis* – сем. Lycaenidae (Фатерыга, Иванов, 2009). Гусеницы сем. Erebidae, обнаруженные в добыче *K. sichelii*, по-видимому, не были отмечены у других видов этого рода. Учитывая широкий спектр трофических связей наиболее изученного вида, *K. arbustorum* (Chrétien, 1896; Blüthgen, 1961), можно полагать, что и другие виды охотятся на гусениц разных семейств. Тем не менее, следует отметить, у всех представителей рода *Katamenes* в одну ячейку, как правило, запасается провизия одного вида.

Род *Katamenes* относится к трибе Eumenini, монофилетичность которой подтверждена не только морфологическими (Hermes et al., 2013), но и молекулярно-генетическими методами (Bank et al., 2017; Piekarski et al., 2018). Согласно молекулярно-генетическим данным (Piekarski et al., 2018), к этой трибе должен быть отнесен также род *Hypodynerus* de Saussure, 1855, который по результатам анализа морфологических данных считается далеко не родственным этим осам (Hermes et al., 2013). Ячейки гнезд изученных представителей трибы Eumenini отличаются узкой горловиной, напоминая кувшинчики. Самка осы не может целиком попасть в готовую ячейку через горловину, и откладывает яйцо, вводя в нее только вершинные сегменты метасомы (см. рис. 3, 3). Лишь у некоторых видов яйца могут откладываться в недостроенные ячейки (Beebe et al., 1917). Гусеницы в ячейку также заталкиваются через эту узкую горловину (Ferton, 1902; Olberg, 1959; Matthews, Matthews, 2018, и др.). Данные особенности гнездования представляют собой синапоморфию трибы Eumenini (Фатерыга, неопубликованные данные); они свойственны также видам рода *Hypodynerus* (Claude-Joseph, 1930; Méndez-Abarca et al., 2012), что может быть дополнительным аргументом в пользу его принадлежности к этой трибе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В. В. Савчуку (Феодосия) за сведения о таксономической принадлежности гусениц, С. А. Свирину (Севастополь) за помощь в проведении наблюдений, а также Ю. В. Астафуровой (Зоологический институт РАН, С.-Петербург) и Ф. Х. Фаму (P. H. Pham, Institute of Ecology and Biological Resources, Vietnam Academy

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования первого автора выполнены в рамках темы государственного задания № 121032300023-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абашеев Р. Ю. 2016. Новые данные о распространении и экологии редкой осы *Katamenes tauricus* (Sauss.) (Hymenoptera, Vespidae) в Забайкалье. В кн.: Ц. З. Доржиев (ред.). Эволюция и современное состояние ландшафтов и биоты Внутренней Азии: Материалы Всероссийской конференции, посвященной 75-летию со дня рождения и 50-летию научной и научно-педагогической деятельности профессора А. Б. Иметхенова (Улан-Удэ, 13–14 октября 2016 г.). Улан-Удэ: Издательство ВСГУТУ, с. 26–31.
- Амолин А. В. 2000. Фауна и бионмия одиночных складчатокрылых ос подсемейства Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) Донецкой области. Известия Харьковского энтомологического общества **8** (2): 10–12.
- Амолин А. В., Ефетов К. А. 2001. Новые сведения о провизии, запасаемой осой *Katamenes sesquicinctus* (Hymenoptera, Vespidae) для питания собственных личинок. Вестник зоологии **35** (5): 8.
- Курзенко Н. В. 1977. Одиночные складчатокрылые осы (Hymenoptera, Eumenidae) Монгольской Народной Республики и сопредельных районов Китая и Южной Сибири. Насекомые Монголии. Вып. 5. Л.: Наука, с. 537–582.
- Фатерыга А. В., Жидков В. Ю. 2012. Складчатокрылые осы (Hymenoptera, Vespidae) национального природного парка «Чаривна гавань». Заповідна справа в Україні **18** (1–2): 81–87.
- Фатерыга А. В., Иванов С. П. 2009. Биология гнездования осы *Katamenes flavigularis* (Hymenoptera, Vespidae) в Крыму. Вестник зоологии **43** (4): 321–330.
- Antropov A. V., Fateruga A. V. 2017. Family Vespidae. In: A. S. Lelej, M. Yu. Proshchalykin, V. M. Loktionov (eds). Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. Vol. 1. Symphyta and Apocrita: Aculeata. St. Petersburg: Zoological Institute RAS, p. 175–196 (Proceedings of the Zoological Institute RAS, Suppl. 6). <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2017.supl.6.5>
- Bank S., Sann M., Mayer C., Meusemann K., Donath A., Podsiadlowski L., Kozlov A., Petersen M., Krogmann L., Meier R., Rosa P., Schmitt T., Wurdack M., Liu S., Zhou X., Misof B., Peters R. S., Niehuis O. 2017. Transcriptome and target DNA enrichment sequence data provide new insights into the phylogeny of vespid wasps (Hymenoptera: Aculeata: Vespidae). Molecular Phylogenetics and Evolution **116**: 213–226. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.08.020>
- Beebe W., Hartley G. I., Howes P. G. 1917. Tropical Wild Life in British Guiana. Zoological contributions from the Tropical Research Station of the New York Zoological Society. Vol. 1. New York: New York Zoological Society, 504 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.27543>
- Blüthgen P. 1961. Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diploptera). Abhandlungen der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Klasse für Chemie, Geologie und Biologie **1961** (2): 1–252.
- Blüthgen P. 1965. Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diploptera) (Abh. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. f. Chem., Geol., Biol., 1961, H. 2). Nachtrag. Deutsche Entomologische Zeitschrift **12** (4–5): 371–373. <https://doi.org/10.1002/mmnd.19650120414>
- Bonelli B. 1976. Osservazioni eto-ecologiche sugli Imenotteri aculeati dell’Etiopia. VIII. *Rhynchium marginellum* (F.) – *Delta fenestrata* (Sauss.) – *Delta emarginatum* (L.) – *Delta bonellii* G. S. – *Ropalidia cincta* Lep. – *Polistes marginalis africanus* Pal. Bollettino dell’Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna **33**: 33–53.
- Carpenter J. M. 1987. A review of the subspecies concept in the eumenine genus *Zeta* (Hymenoptera: Vespidae). Psyche **94** (3–4): 253–259. <https://doi.org/10.1155/1987/82829>
- Carpenter J. M., Gusenleitner J., Madl M. 2010. A catalogue of the Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae) of the Ethiopian Region excluding Malagasy Subregion. Part II: Genera *Delta* de Saussure 1885 to *Zethus* Fabricius 1804 and species incertae sedis. Linzer Biologische Beiträge **42** (1): 95–315.
- Chilcutt C. F., Cowan D. P. 1992. Carnivory in adult female eumenid wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) and its effect on egg production. Great Lakes Entomologist **25** (4): 297–301.
- Chrétien P. 1896. Nouvelles observations sur les Hyménoptères ravisseurs de Chenilles. Bulletin de la Société Entomologique de France **1** (19): 410–412.

- Claude-Joseph F. 1930. Recherches biologiques sur les prédateurs du Chili. Annales des Sciences Naturelles, Zoologie. Série 10 **13**: 235–354.
- Cretin E. 1903. Some observations on *Eumenes dimidiatipennis*. Journal of the Bombay Natural History Society **14** (4): 820–824.
- de Germond D. 1952. Note sur l'*Eumenes arbustorum* Panz. [Hym. Eumenidae]. Bulletin de la Société Entomologique de France **57** (7): 104–107.
- Deleurance E. P. 1946. Les Eumènes de la région niçoise. Essai de monographie biologique. Bulletin de la Société Zoologique de France **70**: 85–100.
- Dutt G. L. 1912. Life histories of Indian insects (Hymenoptera). Memoirs of the Department of Agriculture in India. Entomological Series **4** (4): 183–267 + pls. XI–XIV.
- Fabre J.-H. 1882. Nouveaux souvenirs entomologiques. Études sur l'instinct et les moeurs des insectes. Deuxième série. Paris: Librairie Ch. Delagrave, 352 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.1403>
- Fahringer J. 1922. Hymenopterologische Ergebnisse einer wissenschaftlichen Studienreise nach der Türkei und Kleinasien (mit Ausschluß des Amanusgebirges). Archiv für Naturgeschichte. Abteilung A **88** (9): 149–222.
- Fateryga A. V. 2018. Nesting biology of *Paragymnomerus signaticollis tauricus* (Kostylev, 1940) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). Zootaxa **4378** (3): 429–441.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4378.3.10>
- Fateryga A. V., Fateryga V. V. 2021. A further study of the nesting biology of *Leptochilus* (*Neoleptochilus*) *regulus* (de Saussure, 1855) (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). In: M. Proshchalykin, V. Gokhman (eds). Hymenoptera Studies through Space and Time: A Collection of Papers Dedicated to the 75th Anniversary of Arkady S. Lelej. Journal of Hymenoptera Research **84**: 75–86.
<https://doi.org/10.3897/jhr.84.66652>
- Fateryga A. V., Mokrousov M. V. 2019. New records of eumenine wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) from Russia with description of a new species of *Leptochilus* de Saussure, 1853. Zootaxa **4612** (3): 412–422.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4612.3.7>
- Fateryga A. V., Popovich A. V., Podunay Yu. A., Fateryga V. V. 2020. First data on the bionomics of *Leptochilus* (*Euleptochilus*) *limbiferus* (Morawitz, 1867) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae), with taxonomic notes and new records. Zootaxa **4851** (2): 289–304.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4851.2.4>
- Fateryga A. V., Proshchalykin M. Yu., Maharramov M. M., Astafurova Yu. V. 2021. New records of solitary vespid wasps (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae and Eumeninae s. l.) from the Nakhchivan Autonomous Republic of Azerbaijan. Zootaxa **5027** (1): 36–60.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5027.1.2>
- Ferton C. 1895. Observations sur l'instinct de quelques Hyménoptères du genre *Odynerus* Latreille. Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux **48**: 219–230.
- Ferton C. 1902. Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs (2^e série) avec la description d'une nouvelle espèce. Annales de la Société Entomologique de France **71**: 499–529 + pl. IV.
- Giordani Soika A. 1958. Notulae vespilogicae V. Biogeografia e sistematica del sottogenere *Katamenes* (M. W.). Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia **11**: 57–67.
- Giordani Soika A. 1966. Notulae vespilogicae XXV. *Katamenes* nuovi o poco noti. Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia **17**: 88–93.
- Giordani Soika A. 1970. Contributo alla conoscenza degli Eumenidi del Medio Oriente. Missione Giordani Soika in Iran 1965, III. Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Venezia **20/21**: 27–183.
- Girish Kumar P., Castro L., Sheikh A. H. 2019. Additions to the knowledge of the genus *Katamenes* Meade-Waldo, 1910 (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) in India with a key and a checklist to the region's species. Boletín de la Asociación Española de Entomología **43** (1–2): 15–26.
- Grandi G. 1961. Studi di un entomologo sugli Imenotteri superiori. Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna **25**: 1–661.
- Gusenleitner J. 2013. Die Gattungen der Eumeninae im Nahen Osten, in Nordafrika und in Arabien (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). Linzer Biologische Beiträge **45** (1): 5–107.
- Hermes M. G., Melo G. A. R., Carpenter J. M. 2013. The higher-level phylogenetic relationships of the Eumeninae (Insecta, Hymenoptera, Vespidae), with emphasis on *Eumenes* sensu lato. Cladistics **30** (5): 453–484.
<https://doi.org/10.1111/cla.12059>
- Iwata K. 1953. Biology of *Eumenes* in Japan (Hymenoptera: Vespidae). Mushi **25** (6): 25–46 + tab. 2.
- Lucas H. 1883. [Sans titre]. In: E. Desmarest (ed.). Bulletin des séances. Annales de la Société Entomologique de France. Série 6 **3**: XCVII–XCVIII.
- Mader D. 2000. Nistökologie, Biogeographie und Migration der synanthropen *Delta*-Lehmwespe *Delta unguiculatum* (Eumenidae) in Deutschland und Umgebung. Dendrocopos **27** (2): 1–245.

- Matthews J. R., Matthews R. W. 2018. Nesting biology of an Australian potter wasp, *Delta latreillei* (Saussure) (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). *Australian Entomologist* **45** (1): 93–104.
- Méndez-Abarca F., Mundaca E. A., Vargas H. 2012. First remarks on the nesting biology of *Hypodynerus andeus* (Packard) (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) in the Azapa valley, northern Chile. *Revista Brasileira de Entomologia* **56** (2): 240–243.
<https://doi.org/10.1590/S0085-56262012005000033>
- Olberg G. 1959. Das Verhalten der Solitären Wespen Mitteleuropas (Vespidae, Pompilidae, Sphecidae). Berlin: Deutschen Verlag der Wissenschaften, 402 p.
- Piekarski P. K., Carpenter J. M., Lemmon A. R., Lemmon E. M., Sharanowski B. J. 2018. Phylogenomic evidence overturns current conceptions of social evolution in wasps (Vespidae). *Molecular Biology and Evolution* **35** (9): 2097–2109.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msy124>
- Rau P. 1945. The carnivorous habits of the adult wasp, *Odynerus dorsalis* Fabr. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* **40** (1): 29–30.

THE FIRST NEST RECORD FOR THE SOLITARY WASP *KATAMENES SICHELII*
(DE SAUSSURE, 1852) (HYMENOPTERA, VESPIDAE: EUMENINAE)
IN DAGESTAN

A. V. Fateryga, S. P. Ivanov

Key words: eumenine wasps, nest-building activity, nest structure, trophic relationships.

S U M M A R Y

Nesting of a *Katamenes sichelii* (de Saussure, 1852) female was observed with the timekeeping of its activity. The nest was located on a rock outcrop. The walls of a cell were built by the wasp from small pebbles attached to each other and to the substrate with the help of earthen mastic made by moistening dry clay with regurgitated liquid. The vault of the cell and its neck were made of the pure mastic without pebbles. After oviposition, the female hunted for one species of caterpillars of the family Erebidae. Three caterpillars were found in the cell. The wasp sealed the cell neck with a portion of the earthen mastic and then covered it with a pebble, afterwards covered the sealed cell with additional pebbles. The wasp apparently died during the provisioning of the second cell of its nest. Adult feeding was recorded on flowers of two plant species; besides that, the female apparently fed on captured caterpillars as well. Nesting biology of *K. sichelii* is discussed in comparison with other species in the genus.

УДК 595.789 : 591.464

МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ ГОЛУБЯНОК ПОДСЕМ. ARHNAEINAE (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE)

© 2022 г. А. И. Корзеев,* А. А. Стекольников**

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

Поступила в редакцию 21.12.2020 г.

После доработки 23.01.2022 г.

Принята к публикации 23.01.2022 г.

Изучена морфология скелета и мускулатуры гениталий самцов голубянок подсем. Arhnaeinae, распространенного преимущественно в Афротропической области, в сравнении с организацией этих структур в других древних таксонах сем. Lycaenidae. На основе анализа новых сравнительно-морфологических признаков и с привлечением литературных данных обсуждается положение Arhnaeinae в системе сем. Lycaenidae. Впервые исследована мускулатура гениталий самцов представителей не близко родственных родов Arhnaeinae: *Phasis thero* (Linnaeus, 1764), *Chrysoiritis pyroeis* (Trimen, 1864) и *Aloeides pierus* (Cramer, [1779]). Установлено, что состав и топография их мышц, в отличие от ранее изученного среднеазиатского вида *Cigaritis epargiros* (Eversmann, 1854), соответствуют общему плану строения нимфалоидной группы семейств (Nymphalidae + Lycaenidae), обнаруживая архаичность по сравнению с такими ранними ветвями сем. Lycaenidae, как подсемейства Curetinae и Riordininae. Установлено симплезиоморфное сходство признаков мускулатуры Arhnaeinae и Lipteninae (Liptenini). Показано, что подсемейства Arhnaeinae, Poritiinae s. str., Lipteninae и Miletinae объединяет такой общий признак скелета гениталий, как вытянутая в узкую каудальную пластинку нижняя стенка саккуса («saccus directed caudal»). Однако остается неясным, является ли этот признак синапоморфией этих подсемейств или же он возник в результате параллельной эволюции и представляет собой гомоплазию.

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

DOI: 10.31857/S0367144522010075

Морфология скелетно-мышечной системы гениталий Lycaenidae стала предметом пристального внимания только с конца XX в., несмотря на то, что именно признаки скелета гениталий около 100 лет плодотворно используются в таксономии и филогении чешуекрылых. К настоящему времени изучена мускулатура большинства подсемейств голубянок – Lycaeninae, Polyommatainae, Theclinae (Кузнецов, Стекольников, 1998, 2001; Стекольников, Кузнецов, 2005; Стекольников, 2010; Стекольников и др., 2013; Стекольников, Корзеев, 2019), а также представителей древних подсемейств из тропических фаун: Riordininae, Curetinae, Lipteninae и Miletinae (Кузнецов, Стекольников, 1998; Stekolnikov, Korzeev, 2017, 2019; Корзеев, Стекольников, 2021).

Подсем. Aphnaeinae Distant, 1884 распространено преимущественно в Африке с очень незначительным проникновением в Ориентальную область и Палеарктику. До недавнего времени этот таксон рассматривался в качестве трибы подсем. Theclinae (Eliot, 1973; Scott, 1985; Heppner, 2003). При этом высказывалось мнение о примитивности трибы Aphnaeini по сравнению с другими группами подсемейства, в том числе и на основании изучения скелетно-мышечной системы гениталий самцов *Cigaritis epargiros* (Eversmann, 1854) (Кузнецов, Стекольников, 1998). Молекулярно-генетические исследования последнего времени (Kaliszewska et al., 2015; Espeland et al., 2018) показали древнее происхождение этого таксона и отсутствие прямой родственной связи его с подсем. Theclinae. В результате этих исследований триба Aphnaeini в таксономических работах вновь получила статус подсем. Aphnaeinae (Williams, 2015). Однако филогенетическое положение его все-таки остается неясным. Так, по З. Калишевской с соавт. (Kaliszewska et al., 2015, fig. 1), подсем. Aphnaeinae противопоставляется филогенетической ветви, состоящей из 2 сестринских подсемейств: Poritiinae s. l. (Poritinae + Lipteninae) и Miletinae, а по другим данным (Espeland et al., 2018, fig. 1), Aphnaeinae вместе с Poritiinae s. l. образуют сестринскую группу, противопоставленную подсем. Miletinae. Авторы надеются, что изучение скелетно-мышечной системы в какой-то степени поможет оценить возникшее разночтение и, кроме того, позволит установить сходство и различия в морфологической эволюции этих близких подсемейств голубянок.

Генитальный аппарат самцов подсем. Aphnaeinae содержит все основные структуры: тегумен, винкулум, ункус, субункусы, вальвы, юксту и эдеагус. Строение скелета гениталий этого таксона исследовалось ранее, и в литературе можно найти схематические изображения генитальных структур разных видов (Stempffer, 1967; Eliot, 1973; Heath, 1997), а мускулатура была описана только у *Cigaritis epargiros* (Кузнецов, Стекольников, 1998; рис. 3).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованы скелет и мускулатура гениталий 3 видов подсем. Aphnaeinae: *Phasis thero* (Linnaeus, 1764), *Chrysothis pyrois* (Trimen, 1864) и *Aloeides pierus* (Cramer, [1779]). Экземпляры 2 первых видов были зафиксированы при сборе в природе в 70%-ном этаноле. Мускулатура самца *A. pierus* была исследована у единственного сухого экземпляра. Кроме того, для анализа привлечены сведения о топографии мускулатуры ранее исследованного среднеазиатского вида *Cigaritis epargiros* (Eversmann, 1854) (Кузнецов, Стекольников, 1998).

У зафиксированных в 70%-ном этаноле бабочек пинцетом извлекали генитальный аппарат и очищали его от жировой ткани. Затем пинцетом и скальпелем производили экстирпацию фрагментов гениталий вместе с мышцами, позволяющую определить места их прикрепления. Для исследования мышц сухих экземпляров необходимо предварительное мягкое кипячение брюшка в воде и затем в слабой щелочи с периодическим контролем степени размягчения тканей под микроскопом (с интервалом ~ 1 мин).

Наиболее эффективный способ анатомирования гениталий самцов у большинства видов Лусаениды включает 4 этапа.

1. Дорсальная перерезка винкулума выше места прикрепления аддукторов вальв *m4* с последующим рассечением самих аддукторов. В результате обеспечивается возможность извлечения дорсальной области гениталий с депрессорами ункуса (*m1*) и ретракторами анального конуса *m2(10)*. Если мышцы *m4* прикреплены в верхней части винкулума или на тегумене, то перерезку винкулума следует производить синхронно с их рассечением.

2. Извлечение пинцетом эдеагуса после продольного рассечения тегумена и перерезки фаллических мышц *m6(5)* и *m7(6)*.

3. Визуальное определение после удаления эдеагуса на оставшейся нижней части препарата мест прикрепления фаллических мышц *m6(5)* и *m7(6)*, а также аддукторов вальв *m4* и вентральных абдукторов вальв *m8(3)*.

4. Исследование мышц вальвы *m4* и *m5(7)* при постепенном удалении ее медиальной мембраны. Предварительно рекомендуется изучить положение мышцы под микроскопом в проходящем свете.

При анатомировании сильно модифицированных гениталий необходима коррекция хода операции.

Исследованные виды не входят в перечень охраняемых видов в Южно-Африканской Республике (Henning et al., 2009).

В работе для обозначения мышц использована номенклатура, совмещающая два ее широко применяемых варианта. В приведенных в статье обозначениях первая цифра, расположенная до скобок, соответствует номенклатуре В. Форбса (Forbes, 1939), в то время как в скобках приведены цифровые обозначения, использовавшиеся российскими исследователями (Кузнецов, Стекольников, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

***Phasis thero* (Linnaeus, 1764)**

Скелет

Гениталии самца *Phasis thero* были схематично изображены Г. Штемппфером (Stempffer, 1967; fig. 154) и А. Хитом (Heath, 1997; figs. 92, 124).

IX сегмент представлен аннулусом (рис. 1, 1).

Тегумен куполообразный (рис. 1, 1), немного вытянут вперед. В его дистальной части выпуклая медиальная область сливается с ункусом, а проксимальные углы латерально переходят в винкулум.

Ункус (рис. 1, 1, 2) в виде широкой выпуклой лопасти с латерально закругленными краями и с медиальным притупленным выступом на дистальном конце. Медиально ункус слит с тегуменом, но латерально отделен от него мембранозными окнами.

Субункусы серповидные, сочлененные с тегуменом возле базальных углов ункуса (рис. 1, 1, 3).

Анальный конус (рис. 1, 1) снабжен вытянутой субанальной пластинкой лодкообразной формы («symbiform»).

Винкулум узкий (рис. 1, 1), дорсально слитый с тегуменом и переходящий вентрально в плоский треугольный *саккус*. Вентральная поверхность саккуса вытянута назад, образуя каудальную пластинку саккуса, соответствующую «saccus directed caudal» (по: Eliot (1973)).

Вальвы широкие, трапециевидные, с сильно склеротизованными латеральными стенками (рис. 1, 1). Медиальные стенки вальв (рис. 2, 1) мембранозные, но с обширной зоной склеротизации костального края и саккулусов. Костальный край вальв дистально образует закругленные дорсальные выросты, а его проксимальная область

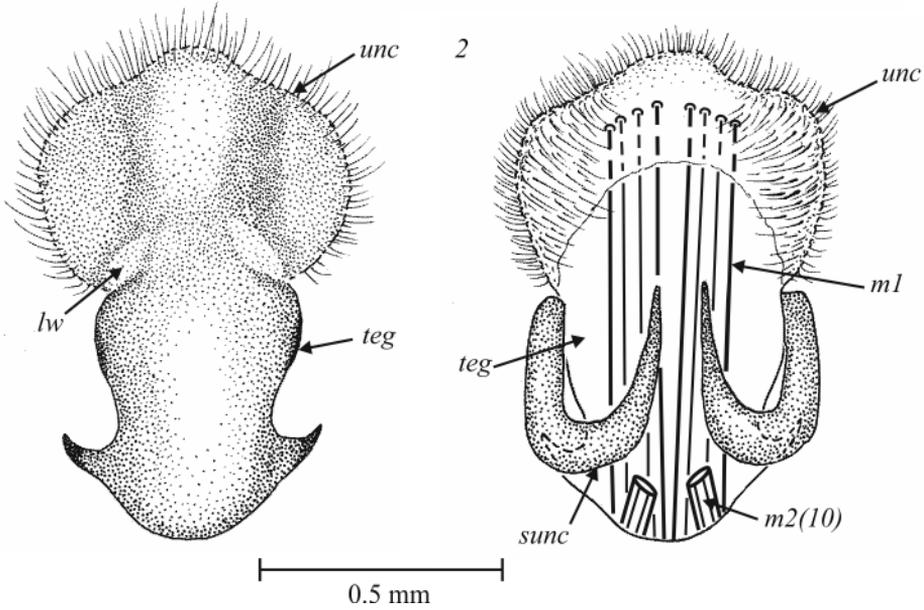
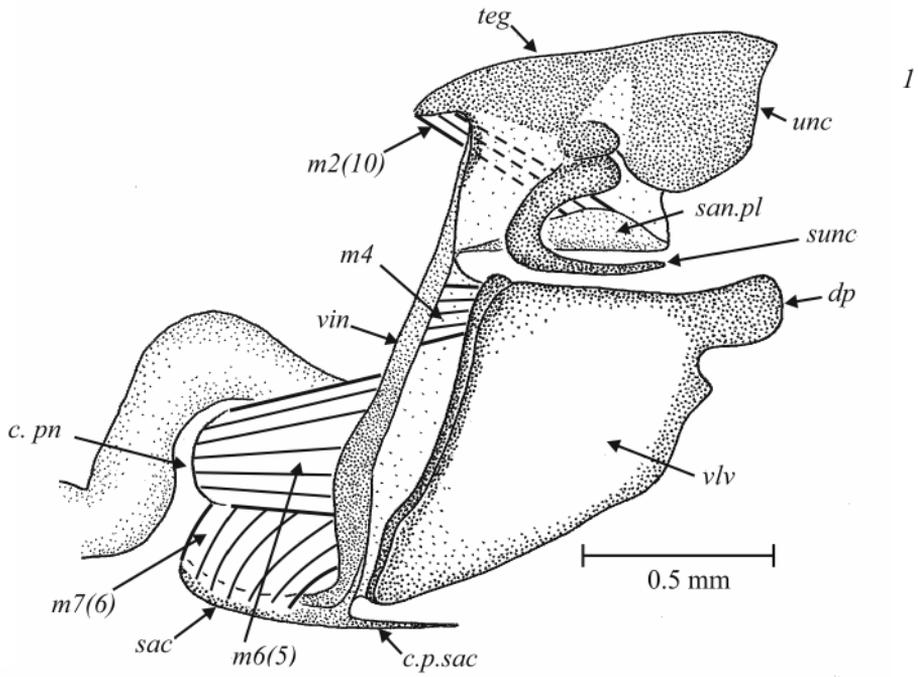


Рис. 1. *Phasis thero* (L.), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 – гениталии, вид сбоку; 2 – ункус и тегумен, вид сверху; 3 – то же, вид снизу.

Обозначения на рис. 1–5. *aed* – эдеагус; *c. p. sac* – каудальная пластинка саккуса; *san. pl* – субанальная пластинка; *anl* – анеллус; *ann* – аннулус; *dp* – дорсальный вырост вальвы; *crn* – корнутусы; *c. pn* – базальный вырост эдеагуса; *htrs* – гемитранстилла; *sac* – саккус; *scl* – саккулус; *sunc* – субункус; *teg* – тегумен; *unc* – ункус; *vin* – винкулум; *vlv* – вальва; *jx* – юкста. Названия мышц приведены в тексте.

вытянута в лопасть гемитранстиллы. Вальвы сочленены с винкулумом почти на всем его протяжении относительно широкой сочленовной мембраной. Саккулы в основании тесно сближены.

Юкста (рис. 2, 1) состоит из пары плоских треугольных лопастей, расположенных латерально от эдеагуса в основании вальв.

Эдеагус крупный (рис. 2, 2, 3), разделен поперечной склеротизованной складкой в межзональной области на 2 приблизительно равные части: внутреннюю – субзону и наружную – супразону. Субзона с массивным базальным выростом. Дорсально в субзональную часть эдеагуса входит семяизвергательный канал. Супразона несет на везике крупные игловидные корнутусы.

Мускулатура

Обнаружены 7 пар мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)* и *m8(3)*.

m1 – депрессоры ункуса (рис. 1, 3) в виде плоских и широких лент. Они отходят от переднего края тегумена и проникают внутрь ункуса, прикрепляясь к мембранозной вентральной стенке вблизи от его дистального края.

m2(10) – ретракторы анального конуса (рис. 1, 1, 3), начинаются на переднем крае тегумена вентральнее мест базального прикрепления депрессоров ункуса и подходят к латеральным краям субанальной пластинки в ее дистальной области.

Мышцы вальв (рис. 1, 1; рис. 2, 1):

m4 – аддукторы вальв, отходят от верхней части винкулума к лопастям гемитранстиллы.

m5(7) – интравальварные мышцы – продольные, заполняют практически всю полость вальвы, отходят от саккулуса и от сочленовного края вальв, заканчиваясь в основании их дорсального выроста.

m8(3) – абдукторы вальв, идут от вентролатерального угла основания саккулусов к дорсолатеральным углам юксты. Сокращение мышц, возможно, способствует незначительному отведению вальв в стороны.

Мышцы эдеагуса (рис. 1, 1; рис. 2, 2, 3):

m6(5) – протракторы эдеагуса, отходят от латеральных дуг винкулума, направляясь к базальному выросту эдеагуса.

m7(6) – ретракторы эдеагуса, отходят от всей дорсальной поверхности саккуса к межзональной области эдеагуса снизу и сбоку.

Chrysoritis pyroeis (Trimen, 1866)

Скелет

Гениталии бабочек рода *Chrysoritis* Butler, [1897] были изображены Г. Штемпфером (Stempffer, 1967; fig. 159) на примере типового вида *Ch. oreas* (Trimen, 1891). Схематичные рисунки отдельных фрагментов гениталий многих представителей

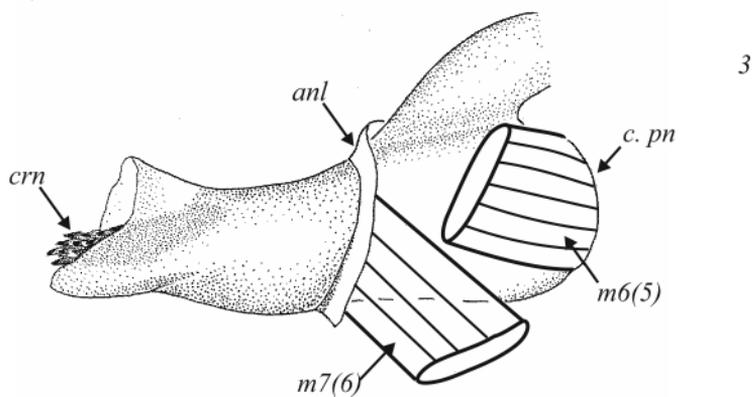
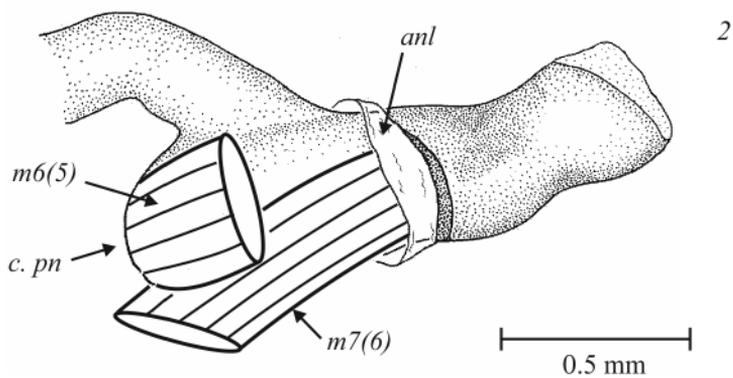
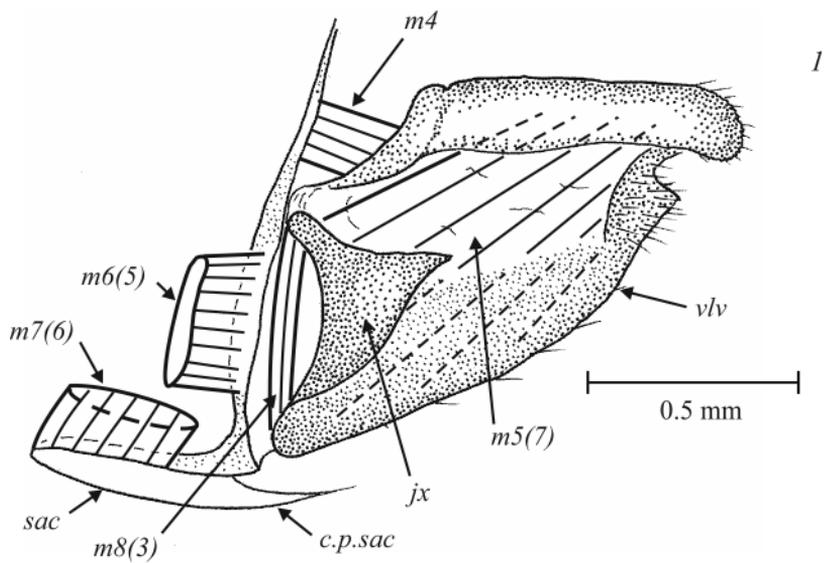


Рис. 2. *Phasis thero* (L.), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 – правая вальва, вид на медиальную поверхность; 2 – эдеагус, вид справа; 3 – то же, вид слева.

Arphaeinae, в том числе исследованного нами *Ch. pyroeis*, опубликованы А. Хитом (Heath, 1997).

Тегумен куполообразный (рис. 3, 1–3), слит с ункусом в единую структуру. Проксимально он образует медиальный бугор, переходящий в латеральные части винкулума.

Ункус лопастевидный (рис. 3, 1–3). Его латеральные части с закругленными краями опущены вниз. Каудальный край ункуса с очень коротким тупым медиальным выступом. Хотя ункус и тегумен медиально слиты между собой, их латеральные части разделены мембранозными окнами.

Субункусы сочленены с тегуменом (рис. 3, 1, 3). Ветви субункусов отходят от своего основания вниз, переходя дистально в прямые каудальные выросты. В основании прямых частей субункусов расположены более короткие отростки, направленные вниз.

Анальный конус снабжен субанальной пластинкой лодкообразной формы.

Винкулум слит с тегуменом (рис. 3, 1). Его узкие лентовидные латеральные части вентромедиально формируют массивный саккус с немного раздвоенным краниальным концом, а вентромедиальная стенка саккуса позади вытянута в короткую и заостренную каудальную пластинку саккуса.

Вальвы овальные, с сильно склеротизованными латеральными стенками и длинным дорсальным выростом (рис. 4, 1). На медиальной стенке вальв основания костального края расширены в лопасти гемитранстиллы (рис. 4, 1). Вальвы сочленены с винкулумом обширной мембраной, которая книзу сокращается до узкой полоски возле саккуса, в результате вальвы выглядят как бы подвешенными к аннулусу. Вальвы подвижны, хотя основания саккулулов тесно сближены.

Юкста (рис. 4, 1) состоит из пары плоских треугольных, жестко склеротизованных лопастей, расположенных между основаниями медиальных стенок вальв и эдеагусом.

Эдеагус цилиндрический, с развитым базальным выростом (рис. 4, 2). Семяизвергательный канал входит в субзональную часть эдеагуса дорсально.

Мускулатура

Состав мышц как у *Phasis thero*.

m1 – депрессоры ункуса (рис. 3, 3), связывают передний край тегумена с мембранозной вентральной стенкой ункуса возле его дистального края.

m2(10) – ретракторы анального конуса, идут от переднего края тегумена к латеральным краям субанальной пластинки в ее дистальной области.

Вальварные мышцы представлены 3 парами (рис. 3, 1; 4, 1): *m4*, *m5(7)*, *m8(3)*:

m4 – аддукторы вальв, толстые, отходят от латеральной части винкулума к лопастям гемитранстиллы.

m5(7) – интравальварные мышцы, продольные, идут от саккулулов в дистальную область вальв и, проникая внутрь дорсальных выростов, обеспечивают медиальное сгибание этих придатков.

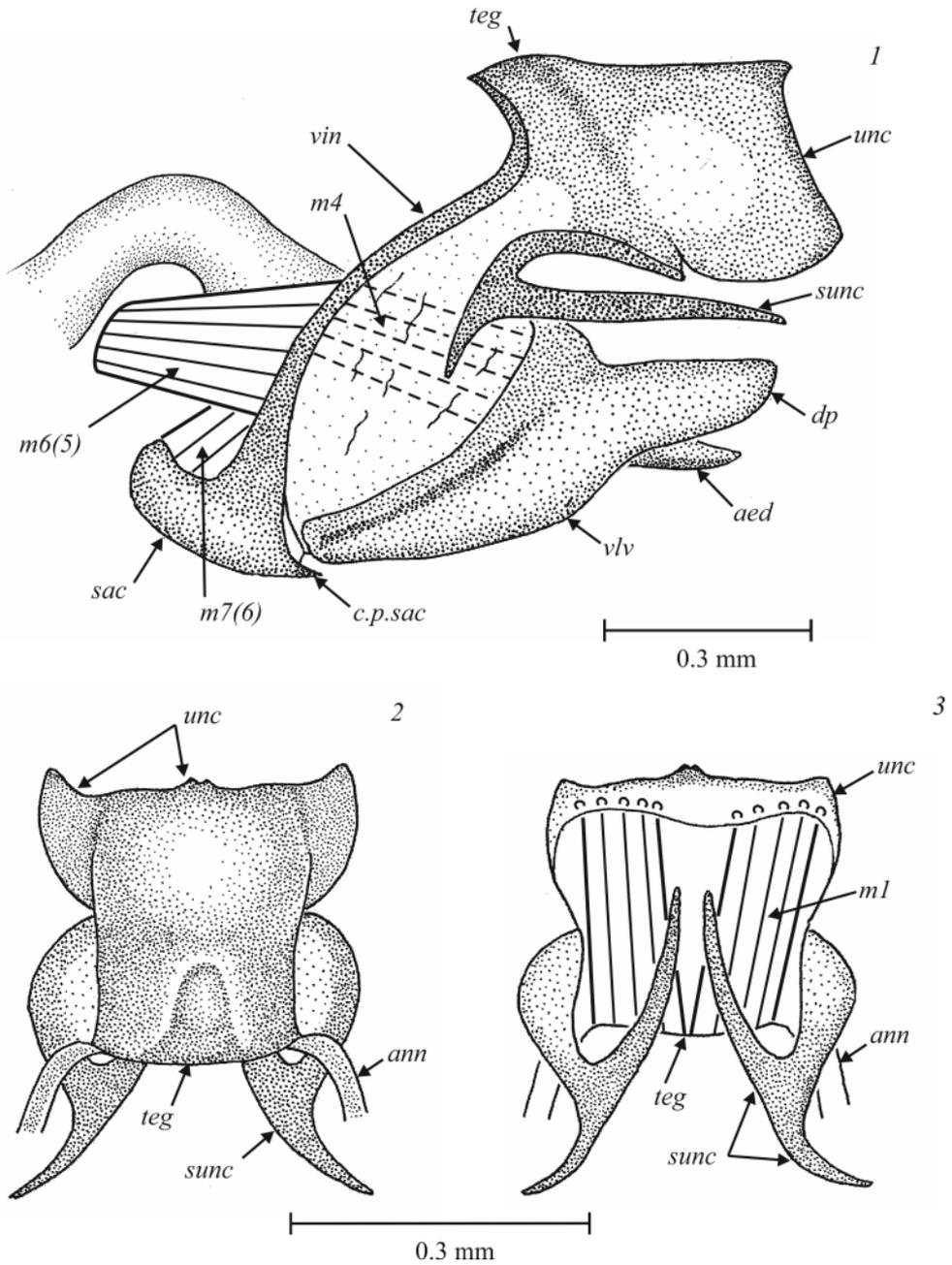


Рис. 3. *Chrysoritis pyroeis* (Trimen), гениталии самца, скелет и мускулатура.
 1 – гениталии, вид сбоку; 2 – ункус и тегумен, вид сверху; 3 – ункус и тегумен, вид снизу.

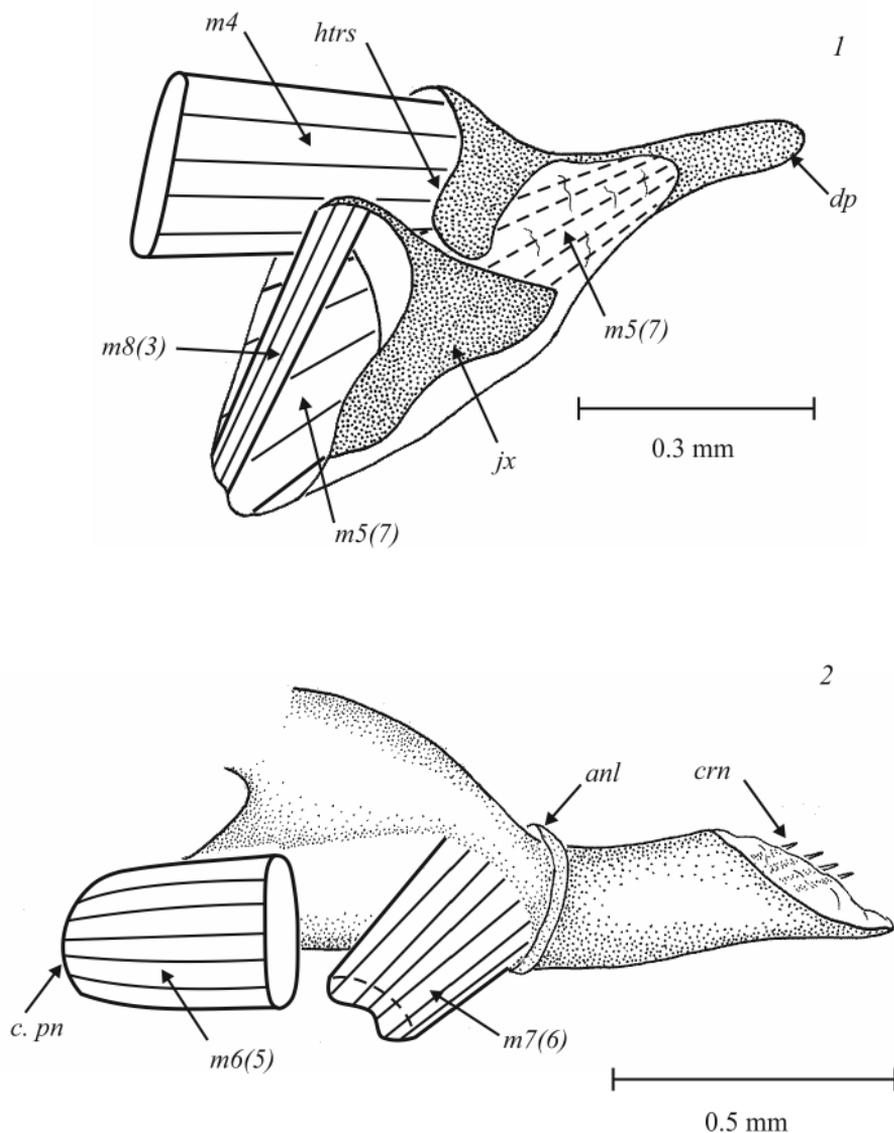


Рис. 4. *Chrysothrips pyrois* (Trimen), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 – правая вальва, вид на медиальную поверхность; 2 – эдеагус, вид справа.

m8(3) – вентральные абдукторы вальв. Они отходят от основания саккулусов к дорсальным углам юксты.

Мышцы эдеагуса (рис. 3, 1; 4, 2):

m6(5) – протракторы эдеагуса, отходят от латеральных дуг винкулума в их нижней части к базальному выросту эдеагуса.

m7(6) – ретракторы эдеагуса, отходят от всей дорсальной поверхности саккуса к межзональной области эдеагуса снизу и сбоку.

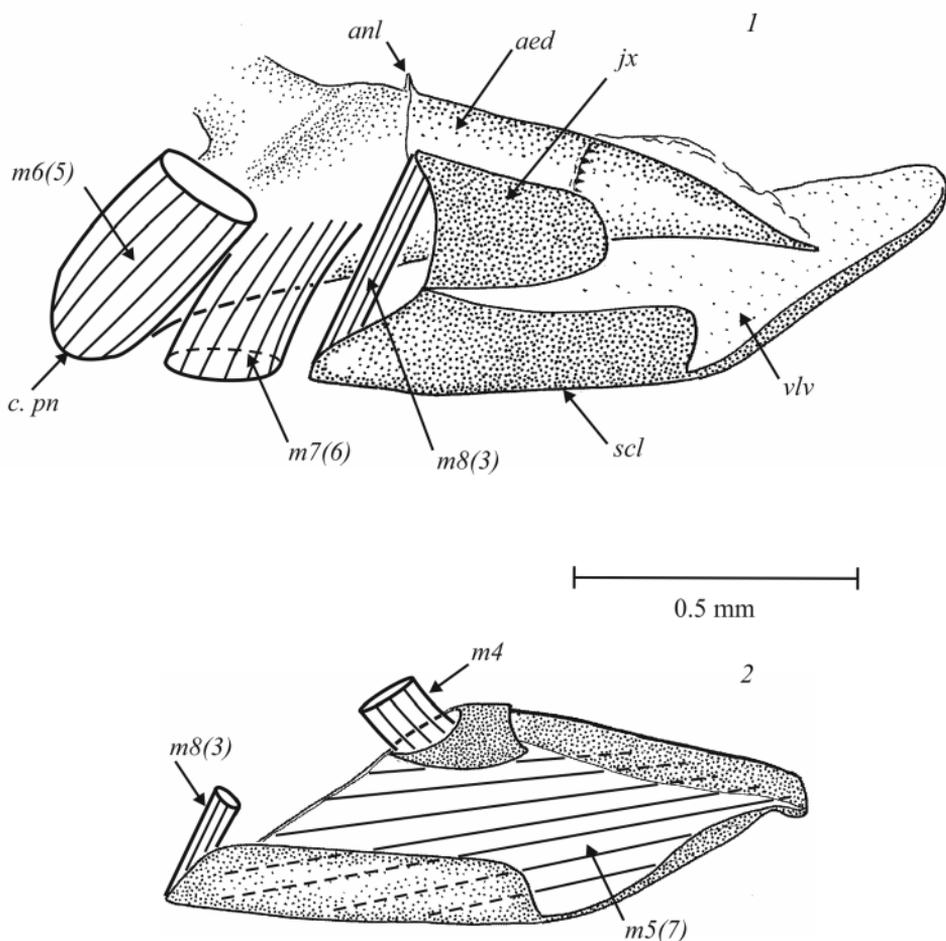


Рис. 5. *Aloeides pierus* (Cramer), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 – эдеагус, правая вальва и юкста, вид на медиальную поверхность; 2 – правая вальва, вид на медиальную поверхность.

***Aloeides pierus* (Cramer, [1779])**

Скелет и мускулатура

Скелет гениталий этого вида подробно изображен в работе А. Хита (Heath, 1997, figs. 44, 119, 157) и ранее, вместе с 2 другими видами этого рода, Г. Штемпфером (Stempffer, 1967, fig. 155). *Aloeides pierus* незначительно отличается от 2 других изученных видов Арриаеиной формы эдеагуса и вальв, различий же между тремя видами в составе и местах прикрепления мышц нет (рис. 5, 1, 2).

***Cigaritis epargiros* (Eversmann, 1854)**

Скелет и мускулатура

Cigaritis epargiros отличается от всех других видов подсемейства (Кузнецов, Стекольников, 1998) наличием в вальвах дополнительной мышцы *m32*, занимающей

винкуло-вальварное положение. В остальном мускулатура и скелет гениталий самца *C. epargiros* и других видов *Arhnaeinae* сходны.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анцестральный тип скелетно-мышечной системы гениталий *Arhnaeinae*

Гениталии самцов в подсем. *Arhnaeinae* имеют сравнительно однотипное строение (Heath, 1997) и все их структуры входят в основной план строения нимфалоидной группы семейств (Кузнецов, Стекольников, 2001). К ним относятся куполовидный тегумен, однолопастной ункус у части видов, серповидные субункусы, сильно развитый саккус, морфологически четко оформленный саккулус, жестко склеротизованная юкста и трубчатый эдеагус с базальным выростом. Таким образом, скелет гениталий *Arhnaeinae* слабее изменен по сравнению с более древними таксонами *Lucycaenidae* (*Curetinae* и *Riodininae*) (Stekolnikov, Korzeev, 2017), у которых сложно дифференцирован анеллус и видоизменены вальвы, особенно сильно у *Curetinae*.

Мышцы, обнаруженные у *Arhnaeinae*, за исключением *m32*, – *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)* и *m8(3)* – принадлежат к основному плану строения дитризных чешуекрылых и занимают положение, характерное для анцестральных групп (Кузнецов, Стекольников, 2001). Депрессоры ункуса *m1* идут от тегумена к основанию ункуса. Мышцы *m2(10)* связывают тегумен с анальным конусом. Аддукторы вальв *m4* отходят к ним от латеральной части винкулума. Интравальварные мышцы *m5(7)* занимают продольное положение, а *m8(3)* связывают вальвы с юкстой (состояние, характерное для *Lucycaenidae*). Фаллические мышцы *m6(5)* идут от латеральной части винкулума к базальному выросту эдеагуса, а *m7(6)* связывают саккус с зональной областью эдеагуса.

Различия по признакам скелетно-мышечной системы гениталий самцов между родами подсем. *Arhnaeinae*

Подсем. *Arhnaeinae* вместе с *Poritiinae*, *Lipteninae* и *Miletinae* входит в единую филогенетическую ветвь (Espeland et al., 2018), отличаясь от этих таксонов относительным однообразием строения генитального аппарата самцов. Тем не менее, при нанесении на филогенетическое дерево *Arhnaeinae* признаков скелета гениталий, изображенных А. Хитом (Heath, 1997), внутри подсемейства обнаруживаются определенные эволюционные изменения.

Судя по разработанной филогенетической гипотезе (Boyle et al., 2015), подсем. *Arhnaeinae* включает 2 крупные клады. В основании одной из них расположены роды *Tylopaedia* (Trimen, 1868) и *Phasis* Hübner, [1819], у которых ункус однолопастной с небольшим медиальным выступом (Heath, 1997; figs. 50, 51). В других родах этой клады (*Trimenia* Tite et Dickson, 1973, *Axiocerses* Hübner, [1819], *Aphnaeus* Hübner, [1819] и *Aloeides* Hübner, [1819]) ункус также однолопастной, с прямым или слегка выпуклым задним краем (Heath, 1997; figs. 44–49), редко с неглубокой медиальной вырезкой, как у *Zeritis neriene* Boisduval [1836] (там же; fig. 41).

Вторая крупная клада включает роды *Crudaria* Wallengren, 1875, *Cigaritis* Donzel, 1847, *Lipaphnaeus* Aurivillius, 1916, *Chloroselas* Butler, [1886], *Chrysoritis* Butler, [1897] и *Pseudaletis* H. N. Druce, 1888. Эта филогенетическая ветвь эволюционирует в на-

правления трансформации ункуса с едва намеченными двумя закругленными лопастями (*Crudaria* или *Chrysoritis*) (Heath, 1997; figs. 18–31) в типично двулопастную структуру, как у *Cigaritis* (Heath, 1997; figs. 35–39) и близких родов. При этом род *Pseudaletis* Н. Н. Друсе, 1888, помещенный в основание филогенетической ветви, уже обладает двулопастным унксом, т. е. отличия в строении ункуса появляются независимо в разных родах этой клады.

Обе крупные клады различаются также по характеру сочленения вальв с винкулом. В кладе, включающей *Phasis thero*, вальвы компактные, более или менее плотно сочлененные с винкулом на всем его протяжении узкой сочленованной мембраной (см. рис. 1, 1). Вальвы *Chrysoritis*, *Cigaritis* и других близких родов немного вытянутые, треугольные, причем основание их костального края отодвинуто от винкула значительно дальше, чем основание саккулусов (рис. 3, 1). Обе эволюционные тенденции можно проследить на схемах гениталий, изображенных А. Хитом (Heath, 1997).

Таким образом, в пределах Aphnaeinae можно выделить два направления эволюции ункуса и вальв, которые соответствуют дивергенции таксона (по: Boyle et al., 2015) на две крупные клады. При этом скелет гениталий *Phasis* оказывается более примитивным по сравнению с *Chrysoritis* и *Cigaritis*.

Однообразие скелета гениталий внутри Aphnaeinae соответствует и значительное сходство в топографии мышц у исследованных видов (*Phasis thero*, *Chrysoritis pyroeis*, *Aloeides pierus* и *Cigaritis epargiros*). Единственное серьезное различие между этими таксонами заключается в наличии у *Cigaritis epargiros* уникальной винкуло-вальварной пары мышц *m32* (Кузнецов, Стекольников, 1998). Предполагалось, что эти мышцы возникли путем фрагментации протракторов эдеагуса, имевших ancestrальное прикрепление на вальвах (Стекольников, 2008), в результате чего появились 2 самостоятельные пары мышц: исходные протракторы эдеагуса *m6(5)* и винкуло-вальварные мышцы. Однако ни у Nymphalidae, ни у родственных им Lycaenidae не наблюдается прикрепления протракторов эдеагуса *m6(5)* к вальвам, как у Hesperidae, Papilionidae или Pieridae. Это серьезно противоречит высказанной ранее гипотезе фрагментации *m6(5)* у *Cigaritis epargiros*. Более логично рассматривать появление *m32* в результате расщепления на 2 пары мышц аддукторов вальв *m4*. В пользу такого варианта свидетельствует винкуло-вальварное положение первичных *m4* и производных мышц у *Cigaritis epargiros*. Расщепление аддукторов вальв спорадически встречается у некоторых чешуекрылых, в том числе у Curetinae (Stekolnikov, Korzeev, 2017). Пока неизвестно, является ли присутствие *m32* (= *m4*) общим для всего среднеазиатского рода *Cigaritis* признаком, отличающим его от африканских Aphnaeinae.

Положение Aphnaeinae в системе сем. Lycaenidae

Aphnaeinae, Curetinae и Riodininae. Согласно филогенетическим исследованиям Rhopalocera (Espeland et al., 2018), подсем. Aphnaeinae вместе с Poritiinae s. l. (Poritiinae + Lipteninae) и Miletinae формируют крупную филогенетическую ветвь, противопоставляемую другой обширной группе, включающей подсемейства Lycaeninae, Theclinae и Polyommattinae. В основании обеих филогенетических линий расположены древние группы, Curetinae и Riodininae. По сравнению с ними Aphnaeinae – более молодая группа. Ее возраст составляет приблизительно 60 млн лет, в то время

как дивергенция Curetinae и Riodininae произошла около 80 млн лет назад. Тем не менее, сравнение скелета и мышц гениталий самцов Aphnaeinae с исследованными ранее гениталиями Riodininae и Curetinae показало, что гениталии Aphnaeinae намного примитивнее гениталий предковых групп, обладающих несколькими яркими аутапоморфиями. Так, у Curetinae (Stekolnikov, Korzeev, 2017) сложно дифференцированы вальвы, имеющие гарпу, а анеллус оказывается преобразованным над эдеагусом в верхнюю фультуру. Кроме того, наблюдается расщепление аддукторов вальв, при котором их производные, *m4b*, меняют оба места своего прикрепления и функцию, связывая винкулум с верхней фультурой. Отмечается также редукция вентральных абдукторов вальв *m8(3)*. У двух ранее изученных видов Riodininae, *Polycaena tamerlana* (Staudinger, 1886) (Кузнецов, Стекольников, 1998) и *Paralaxita damajanti* (C. Felder et R. Felder, 1860) (Stekolnikov, Korzeev, 2017), обнаружено расщепление протракторов эдеагуса *m6(5)*. Кроме того, у *Polycaena tamerlana* в гениталиях самцов найдена поперечная интервальварная мышца *m18*, места прикрепления ретракторов эдеагуса *m7(6)* переместились с его медиальной части на базальный вырост (sacculus penis), а также переместились места прикрепления мышц *m4* с вальв на основание дорсальной области анеллуса.

Синапоморфий, объединяющих Aphnaeinae, Curetinae и Riodininae, не установлено.

Aphnaeinae и Lipteninae. В настоящее время подсем. Aphnaeinae и сестринская пара Poritiinae + Lipteninae рассматриваются как исходно единая клада (Espeland et al., 2018). Обособление подсем. Aphnaeinae произошло предположительно в палеоцене около 60 млн лет назад.

Сопоставление признаков скелета и мышц гениталий самцов анцестральных триб Eritolini и Liptenini (Stekolnikov, Korzeev, 2019) с соответствующими признаками Aphnaeinae во многих случаях выявило их симплезиоморфное сходство. Так, *Phasis* и близкие к нему роды, подобно анцестральным Lipteninae, имеют нерасчлененный 9-й сегмент (аннулус), однолопастной ункус, базальный вырост эдеагуса, компактную юксту и полный набор мышц, входящих в основной план строения дневных чешуекрылых (Papilionomorpha), – это *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m6(5)*, *m5(7)*, *m7(6)* и *m8(3)*. Места прикрепления всех перечисленных мышц у Aphnaeinae характерны для анцестральных групп, в то время как у Eritolini и Liptenini некоторые из мышц имеют иные места прикрепления. В этих трибах, в отличие от общего плана строения Papilionomorpha, протракторы эдеагуса *m7(6)* прикрепляются к его базальному выросту (синапоморфия Eritolini и Liptenini). Кроме того, юкста значительно модифицирована, с чем, видимо, связана редукция у Eritolini мышц *m8(3)* (аутапоморфия трибы).

Таким образом, подсемейства Aphnaeinae и Lipteninae характеризуются преимущественно симплезиоморфным сходством как скелета, так и мускулатуры гениталий самцов. Единственная синапоморфия скелета гениталий этих таксонов – наличие узкой каудальной пластинки, образованной нижней стенкой саккуса. Хотя, в отличие от Aphnaeinae, у Eritolini и Liptenini саккус не выражен, нижняя стенка медиальной области винкула образует у них сходный заостренный выступ – признак, сформулированный ранее как «saccus, when developed, directed caudal» (Eliot, 1973).

Aphnaeinae и Miletinae. Aphnaeinae расположены на одной ветви с Poritiinae s. l. (Espeland et al., 2018), однако З. Калишевская с соавт. (Kaliszewska et al., 2015) про-

типовопоставляют это подсемейство сестринской паре подсемейств Miletinae + Poritiinae s. l. (= Poritiinae + Lipteninae).

Сопоставление признаков скелета и мышц гениталий самцов Miletinae и Aphnaeinae затруднено, поскольку в Miletinae мускулатура гениталий исследована только у представителей трибы Miletini, характеризующейся высокой степенью специализации (Корзеев, Стекольников, 2021). О скелете первичных групп Miletinae можно судить только по описаниям и схематическим рисункам гениталий (Stempffer, 1967; Eliot, 1973; Sáfián, 2015), демонстрирующим анцестральный тип строения скелета гениталий, например, в родах *Liphya* Westwood, 1864 и *Auslaga* Kirby, 1890. Признаки скелета гениталий этих родов входят в основной план строения Papilionomorpha (наличие аннулуса, хорошо развитый саккус, пластинчатый ункус, цилиндрический эдеагус с базальным выростом и развитая юкста). Соответственно, Aphnaeinae симплезиоморфны с анцестральными таксонами Miletinae по признакам скелета. Наряду с этим Aphnaeinae и древние Miletinae, как и анцестральные Lipteninae (Liptenini), обладают единственной синапоморфией – во всех этих группах нижняя стенка саккуса вытянута в каудальную узкую пластинку (Eliot, 1973).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов трех видов (*Phasis thero*, *Chrysoritis pyroeis* и *Aloeides pierus*) из двух не близко родственных филогенетических линий Aphnaeinae показало глубокую архаичность этого подсемейства. Основные черты частей скелета, состав и расположение мышц гениталий соответствуют основному плану строения группы нимфалоидных чешуекрылых (Nymphalidae + Lycaenidae). При этом Aphnaeinae по уровню архаичности гениталий превосходит такие древние таксоны Lycaenidae, как Curetinae или Riodininae, практически полностью соответствуя исходному состоянию строения Lycaenidae. Единственный аутапоморфный признак древней филогенетической ветви, включающей Miletinae, Poritiinae s. str., Lipteninae и Aphnaeinae, – это вытянутая в каудальную узкую пластинку нижняя стенка саккуса.

На раннем этапе становления сем. Lycaenidae морфологическое разнообразие форм, вероятно, было незначительным, и некоторые филогенетические линии, такие как Aphnaeinae, Poritiinae s. l., Lipteninae (Liptenini) и Miletinae (Liphyrini), в полной мере сохранили анцестральный тип организации до настоящего времени.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны В. В. Тихонову (Россия, Пятигорск) и С. И. Мельницкому (Россия, С.-Петербург) за предоставленный материал для анатомических исследований. Мы выражаем также глубокую признательность анонимному рецензенту за полезные замечания и рекомендации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Корзеев А. И., Стекольников А. А. 2021. Мускулатура гениталий самцов голубянок трибы *Miletini* (Lepidoptera, Lycaenidae: Miletinae). Энтомологическое обозрение **100** (1): 59–78.
<https://doi.org/10.31857/S0367144521010056>
- [Korzeev A. I., Stekolnikov A. A. 2021. Male genitalia muscles of the blues' tribe *Miletini* (Lepidoptera, Lycaenidae: Miletinae). *Entomological Review* **100** (1): 7–22.
<https://doi.org/10.1134/S0013873821010024>].
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. 1998. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействах *Riodinidae* и *Lycaenidae* (Lepidoptera). Энтомологическое обозрение **77** (2): 443–461. [Kuznetsov V. I., Stekolnikov A. A. 1998. Evolution of male genital skeleton and muscles in the families *Riodinidae* and *Lycaenidae* (Lepidoptera). *Entomological Review* **78** (6): 691–705].
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. 2001. Новые подходы к системе чешуекрылых мировой фауны (на основе функциональной морфологии брюшка). СПб.: Наука, 462 с. [Kuznetsov V. I., Stekolnikov A. A. 2001. *New Approaches to the System of Lepidoptera of the World Fauna (Based on Abdominal Functional Morphology)*. St. Petersburg: Nauka, 462 p.]
- Стекольников А. А. 2008. Морфологические принципы эволюции мускулатуры насекомых. СПб.: Издательство СПбГУ, 180 с.
- Стекольников А. А. 2010. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействе *Lycaenidae* (Lepidoptera). II. Инфратриба *Polyommata Swainson, 1827*. Энтомологическое обозрение **89** (3): 561–587. [Stekolnikov A. A. 2011. Evolution of the skeleton and musculature of the male genitalia in the family *Lycaenidae* (Lepidoptera): II. Infratribe *Polyommata Swainson, 1827*. *Entomological Review* **91** (1): 37–57.
<https://doi.org/10.1134/S0013873811010040>].
- Стекольников А. А., Корзеев А. И. 2019. Мускулатура гениталий самцов ориентальных видов сем. *Lycaenidae* (Lepidoptera). Трибы *Lycaenesthini* и *Polyommata*. Энтомологическое обозрение **98** (2): 339–357.
<https://doi.org/10.1134/S0367144519020084>
- [Stekolnikov A. A., Korzееv A. I. 2019. Morphology of the male genitalia in the Oriental species of the family *Lycaenidae* (Lepidoptera). Tribes *Lycaenesthini* and *Polyommata*. *Entomological Review* **99** (3): 1–16.
<https://doi.org/10.1134/S001387381903001X>]
- Стекольников А. А., Кузнецов В. И. 2005. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействе голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae). I. Секции *Cupido*, *Glaucopsyche*, *Lycaenopsis*, *Itylos*. Энтомологическое обозрение **84** (4): 738–760.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=9291421>
- [Stekolnikov A. A., Kuznetsov V. I. 2005. Evolution of skeleton and musculature of the male genitalia in the family *Lycaenidae* (Lepidoptera): I. The *Cupido*, *Glaucopsyche*, *Lycaenopsis*, and *Itylos* sections. *Entomological Review* **85** (9): 1055–1073.]
- Стекольников А. А., Лухтанов В. А., Корзеев А. И. 2013. Сопоставление сравнительно-морфологических данных с «молекулярными» филогенетическими деревьями: эволюция скелетно-мышечной системы гениталий самцов в подтрибе *Polyommata* (Lepidoptera, Lycaenidae). Энтомологическое обозрение **92** (3): 517–536.
<http://elibrary.ru/item.asp?id=20205535>
- [Stekolnikov A. A., Lukhtanov V. A., Korzееv A. I. 2014. Congruence between comparative morphology and molecular phylogenies: Evolution of the male genital skeletal/muscular system in the subtribe *Polyommata* (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomological Review* **94** (2): 166–180.
<https://doi.org/10.1134/S0013873814020031>].
- Boyle J. H., Kaliszewska Z. A., Espeland M., Suderman T. R., Fleming J., Heath A., Pierce N. E. 2015. Phylogeny of the *Aphnaeinae*: myrmecophilous African butterflies with carnivorous and herbivorous life histories. *Systematic Entomology* **40**: 169–182.
<https://doi.org/10.1111/syen.12098>
- Eliot J. N. 1973. *The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement*. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. *Entomology* **28** (6): 371–505.
<https://doi.org/10.5962/bhl.part.11171>
- Espeland M., Breinholt J., Willmott K. R., Warren A. D., Vila R., Toussaint E. F. A., Maunsell S. C., Aduse-Poku K., Talavera G., Eastwood R., Jarzyna M. A., Guralnick R., Lohman D. J., Pierce N. E., Kawahara A. Y. 2018. A comprehensive and dated phylogenomic analysis of butterflies. *Current Biology* **28** (5): 770–778.e5.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.061>
- Forbes W. T. M. 1939. The muscles of the lepidopterous male genitalia. *Annals of the Entomological Society of America* **1**: 1–10.

- Heath A. 1997. A review of African genera of the tribe Aphnaeini (Lepidoptera: Lycaenidae). *Metamorphosis*, Occasional supplement 2: 1–60.
https://www.researchgate.net/publication/258121524_A_review_of_African_genera_of_the_tribe_Aphnaeini_Lepidoptera_Lycaenidae
- Henning G. A., Terblanche R. F., Ball J. B. (eds). 2009. South African Red Data Book: Butterflies. SANBI Biodiversity Series 13. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, 158 p.
- Heppner J. B. 2003. Tribal classification of the Lepidoptera. *Lepidoptera News* 1–2: 1–22.
- Kaliszewska Z. A., Lohman D. J., Sommer K., Adelson G., Rand D. B., Mathew J., Talavera G., Pierce N. E. 2015. When caterpillars attack: Biogeography and life history evolution of the Miletinae (Lepidoptera: Lycaenidae). *Evolution* 69 (3): 571–588.
<https://doi.org/10.1111/evo.12599>
- Sáfián S. 2015. *Aslauga larseni* (Lycaenidae: Miletinae: Liphyrini), a unique new species from the Nimba Mountains, Liberia. *Metamorphosis* 26: 27–30.
- Scott J. A. 1985. The phylogeny of the butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea). *The Journal of Research on the Lepidoptera* 23: 241–281.
- Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2017. The musculoskeletal system of male genitalia in *Curetis bulis* Westwood, 1851 (Lepidoptera, Lycaenidae: Curetinae) and *Paralaxita damajanti* (C. Felder et R. Felder, 1860) (Lepidoptera, Riodinidae: Nemeobiinae). *Entomological Review* 97 (1): 1–9.
<https://doi.org/10.1134/S001387381701001X>
- Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2019. Male genitalia muscles in the Afrotropical subfamily Lipteninae s. str. (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomological Review* 99 (9): 1239–1266.
<https://doi.org/10.1134/S0013873819090021>
- Stempffer H. 1967. The genera of the African Lycaenidae (Lepidoptera, Rhopalocera). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology, Supplement* 10: 1–322.
- Williams M. C. 2015. Classification of the Afrotropical butterflies to generic level. *Metamorphosis* 26: 102–108.

MUSCLES OF THE MALE GENITALIA IN THE BUTTERFLY SUBFAMILY APHNAEINAE (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE)

A. I. Korzeev, A. A. Stekolnikov

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

SUMMARY

The morphology of the skeleton and musculature of the male genitalia of the subfamily Aphnaeinae (Lycaenidae), distributed mainly in the Afrotropical region, were studied in comparison with their organization in other ancient taxa of the family Lycaenidae. The position of Aphnaeinae in the system of the family Lycaenidae is discussed based on the analysis of the new comparative morphological characters and with reference to literature data. The genital musculature of males of representatives of not closely related genera of Aphnaeinae was studied for the first time: *Phasis thero* (Linnaeus, 1764), *Chrysoritis pyroeis* (Trimen, 1864), and *Aloides pierus* (Cramer, [1779]). It has been established that the composition and topography of their muscles, in contrast to the previously studied Middle Asian species *Cigaritis epargiros* (Eversmann, 1854), correspond to the general plan of the structure of the nymphaloid group of families (Nymphalidae + Lycaenidae), revealing archaism in comparison with such early branchings of the family Lycaenidae as the subfamilies Curetinae and Riodininae. A symplesiomorphic similarity of the musculature features of Aphnaeinae and Lipteninae (Liptenini) has been established. It was shown that the subfamilies Aphnaeinae, Poritinae s. str., Lipteninae, and Miletinae are united by such a common feature of the genital skeleton as the lower wall of the saccus elongated into a narrow caudal plate (saccus directed caudal). However, it remains unclear whether this character is a synapomorphy of these subfamilies or it arose as a result of parallel evolution and is a homoplasy.

УДК 595.768.12 (470.56)

ИНТЕРЕСНЫЕ НАХОДКИ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) НА ЮГЕ СТЕПНОЙ ЗОНЫ ОРЕНБУРГСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. С. В. Дедюхин^{1, 2*}

¹ Удмуртский государственный университет
ул. Университетская, 1/1, Ижевск, 426034 Россия

² Тобольская комплексная научная станция УрО РАН
ул. им. акад. Ю. Осипова, 15, Тобольск, 626152 Россия
*e-mail: ded@udsu.ru, Olga_Dedyukhina@mail.ru

Поступила в редакцию 13.11.2021 г.

После доработки 23.02.2022 г.

Принята к публикации 23.02.2022 г.

Приводятся сведения о находках 15 видов жуков-листоедов в южностепных и полупустынных ландшафтах вблизи границы между Европой и Азией (Оренбургская обл.) за пределами известных ранее ареалов. 12 видов впервые указаны для фауны Оренбуржья (и для Уральского региона в целом): *Crioceris bicrucata*, *Labidostomis metallica metallica*, *Cryptocephalus kerzhneri*, *C. tataricus*, *Pachybrachis vermicularis*, *P. cribricollis*, *Stylosomus flavus*, *Chloropterus versicolor*, *Phyllotreta sholaksori*, *Chaetocnema major*, *Ch. nebulosa*, *Cassida parvula*. *Cryptocephalus kerzhneri* впервые обнаружен на территории России, а недавно описанный из степной зоны Омской обл. *Phyllotreta sholaksori* впервые найден в Степном Зауралье. Материалы статьи дополняют предыдущие данные автора, свидетельствующие о прохождении по самому югу Оренбуржья в пределах 51.00°–51.50° с. ш. (от Общего Сырта до Тургайского плато) важного зоогеографического рубежа, южнее которого в фауне отмечаются большое число и высокая доля видов растительноядных жуков, характерных для полупустынь и пустынь Казахстана и Прикаспия.

Ключевые слова: жуки-листоеды, Chrysomelidae, фауна России, Оренбургская область, Южный Урал, юг степной зоны, новые находки.

DOI: 10.31857/S0367144522010087

Степное Оренбуржье – переходный биогеографический регион с контрастным ландшафтным строением. С одной стороны, здесь по самой южной (низкогорной) части Урала проходит граница между Европой и Азией, соответствующая существенным природным различиям между Степным Предуральем и Зауральем; с другой, – на территории Оренбуржья с продвижением к югу происходит последовательная смена подзональных выделов – от южной лесостепи на северо-западе области до южных (сухих) степей на самом юге региона (Зоны и типы поясности ..., 1999; Чибилёв, 2000; Рябинина, 2003). В пределах последней подзоны, характеризующейся широким спектром типов растительности (сложное сочетание типчаково-полынных степей на засоленных темно-каштановых почвах, сухих вариантов дерновиннозлаковых степей и солонцо-

во-солончаковых формаций), южнее 51° с. ш. мозаично распространены и опустыненные растительные сообщества. Считается, что они имеют экстразональный характер (Голованов и др., 2020), но их широкое распространение в регионе отражает близость зональных полупустынь Казахстана. Своеобразие региона определяет перспективность глубоких фаунистических исследований разных групп организмов на его территории.

Листоеды (Chrysomelidae) – одно из крупнейших семейств растительноядных жесткокрылых, в регионах умеренного пояса уступающее по видовому богатству только долгоносикам (Curculionidae). В России и в странах бывшего СССР это семейство считается одной из наиболее изученных групп жуков, о чем свидетельствует целый ряд крупных обзорных работ и определителей (Медведев, Шапиро, 1965; Дубешко, Медведев, 1989; Медведев, Дубешко, 1992; Лопатин, 1977, 2010; Беньковский, 1999, 2011; Bićkowski, 2004), а также ряд подробных региональных эколого-фаунистических сводок (Исаев, 2005, 2007; Лопатин, Нестерова, 2005; Цуриков, 2009; Долгин, Беньковский, 2011; Мосейко, 2015; Дедюхин, 2018; Мосейко и др., 2018; Сергеев, 2018). Между тем, изученность многих региональных фаун еще далека от полной.

Сведения о жуках-листоедах Оренбуржья содержатся во многих публикациях (Линдeman, 1871; Якобсон, 1897; Воронцовский, 1922; Арнольди, 1952; Коблова, 1967, 1970; Дёмина, 1987; Дёмина, Русаков, 1995; Григорьев, Русаков, 2006, 2007а, 2008; Григорьев, Шаповалов, 2007; Беньковский, 1999, 2011; Беньковский, Орлова-Беньковская, 2013; Немков, 2011; Русаков и др., 2012; Дедюхин, 2014, 2015, 2016, 2019, 2021а). При этом в дореволюционных работах (Линдeman, 1871; Якобсон, 1897) виды приводятся для обширной Оренбургской губернии, охватывавшей тогда почти весь Южный Урал (Башкирия, Оренбургская и Челябинская области) и Заволжье (восточная части Татарстана и Самарской обл.), что не позволяет относить эти сведения к современной территории Оренбуржья, а во многих работах отсутствуют точные данные о местах находок видов. Еще 10 лет назад для Оренбургской обл. было достоверно известно менее 200 видов листоедов (Немков, 2011), т. е. чуть больше половины потенциального видового богатства региональной фауны семейства.

Данные по фауне листоедов области впоследствии были существенно дополнены в работах автора этой статьи. Первые из них (Дедюхин, 2014, 2015, 2016) основаны на материалах из северо-западной (лесостепной) части региона, практически не охваченной предыдущими исследованиями. Последующие работы содержат сведения по составу фауны этого семейства заповедных территорий Оренбуржья (Дедюхин, 2019а, 2019б, 2020). В частности, впервые были составлены предварительные списки жуков-листоедов заповедников «Оренбургский» (5 участков) и «Шайтан-Тау», включающие в общей сложности 223 вида, из которых 76 были впервые указаны для фауны области (Дедюхин, 2019а). В настоящей работе приводятся сведения о наиболее интересных находках видов листоедов на юге Оренбургской обл., полученные автором статьи в последние годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Результаты получены в ходе комплексного изучения фауны жуков-фитофагов подзоны южных степей Оренбуржья с 2013 по 2021 г. Сборы видов, включенных в данную статью, проведены в 12 пунктах (рис. 1) от Высокого Заволжья до Зауралья с охватом разных типов ландшафтов данной территории (рис. 2, 3).



Рис. 1. Места сборов жуков-листоедов на юге Оренбургской обл.

1 – Первомайский р-н, Оренбургский заповедник, участок Таловская степь; 2 – Соль-Илецкий р-н, 10–12 км ЮЗ с. Троицк, меловые ландшафты в балках Шыбынды и Акбулак; 3 – Соль-Илецкий р-н, 9 км С г. Соль-Илецк, урочище Боевая Гора; 4 – Акбулакский р-н, 3 км СЗ бывшего с. Чаган, гора-останец Кашкантау; 5 – Беляевский р-н, Оренбургский заповедник, участок Буртинская степь; 6 – Беляевский р-н, 2 км В с. Донское, гора Верблюжка; 7 – Кувандыкский р-н, 10 км Ю пос. Новоуральск, Кызладырское карстовое поле; 8 – Кувандыкский р-н, Оренбургский заповедник, участок Айтуарская степь; 9 – Домбаровский р-н, 20 км Ю пос. Домбаровский, балка Сазды; 10 – Светлинский р-н, 2 км СВ пос. Светлый, оз. Караколь; 11 – окраина пос. Первомайский; 12 – Светлинский р-н, Оренбургский заповедник, участок Ащисайская степь.

Идентификация видов жуков проведена автором с использованием определителей (Медведев, Шапиро, 1965; Медведев, Дубешко, 1992; Беньковский, 1999; Bieńkowski, 2004; Лопатин, 1977, 2010), в том числе ревизий отдельных родов листоедов (Лопатин, 2011; Нестерова, Лопатин, 2011; Konstantinov et al., 2011). Во всех случаях, когда это необходимо для точного определения, изучалось строение гениталий самцов. Таксономическая номенклатура принята по каталогу жуков-листоедов Палеарктики (Catalogue..., 2010) с учетом некоторых последующих изменений. Определения видов подтверждены А. Г. Мосейко (Зоологический институт РАН; ЗИН).

Большая часть материала хранится в личной коллекции С. В. Дедюхина, часть экземпляров большинства указанных в статье видов передана в коллекцию ЗИН.

Все сборы жуков проведены автором статьи, поэтому фамилия сборщика в разделе «Материал» не указывается. Фотографии, сделанные в полевых условиях (рис. 2, 3, 5), также оригинальные. Фотографии коллекционных экземпляров жуков и эдеагуса (рис. 4) сделаны И. А. Забалуевым (Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А. Н. Северцова, Москва).

Звездочкой (*) отмечены названия видов, впервые указываемых для Оренбургской обл.

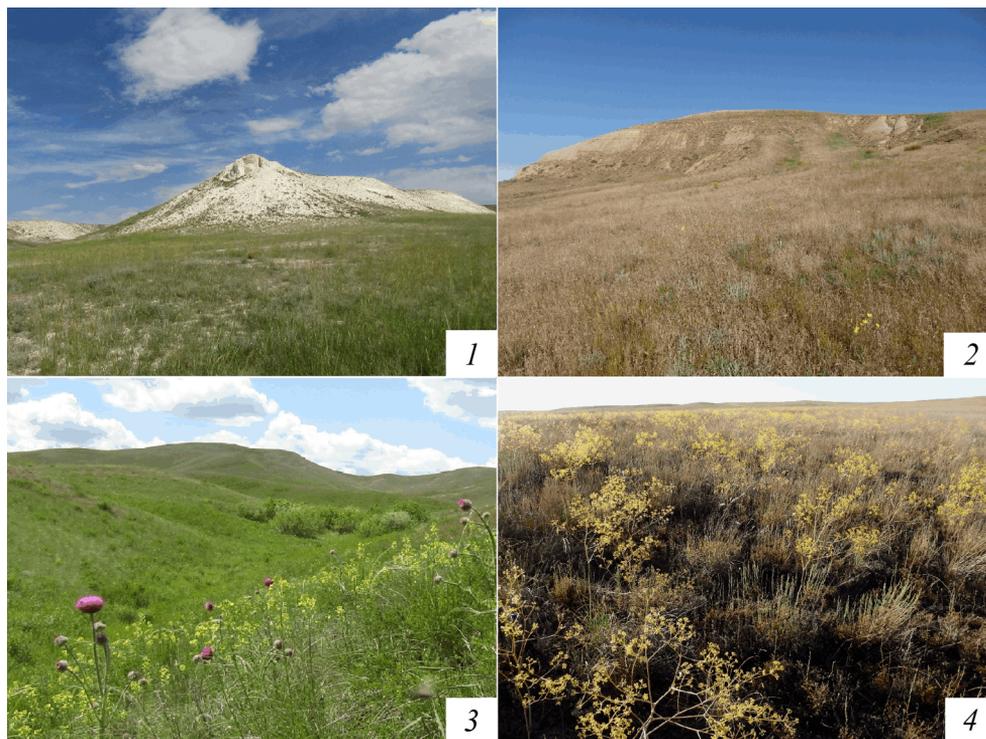


Рис. 2. Ландшафты юга степной зоны Предуралья и Южного Урала, в которых сделаны интересные находки листоедов.

1 – меловые останцы в балке Шыбынды; 2 – опустыненные степи на горе Кашкантау; 3 – межгорная ложбина в Айтуарской степи (на дальнем плане осиновый колок); 4 – чернополюнный солонец в Таловской степи.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Crioceris bicrucata* (Sahlberg, 1823).

Материал. **Россия, Оренбургская обл.** Домбаровский р-н, 20 км ЮВ пос. Домбаровский, верховье балки Сазды, 50.59° N, 59.65° E, край солончака, на цветущей крупной куртине *Asparagus pallasii* Misch., 28.V.2016, 4 экз. (вместе с 3 экз. *Crioceris duodecimpunctata* (Linnaeus, 1758)).

Восточносредиземноморско-туранский вид, распространенный на Балканах, в Греции, в Передней и Средней Азии, Юго-Восточном Казахстане. В европейской части России был известен только из полупустынь южнее Волгограда (Сарепта) (Лопатин, 2010). В Сибири неизвестен (Медведев, Дубешко, 1992). Впервые указан для Зауралья, где обнаружен на окраине солончака (рис. 3, 1).

**Labidostomis metallica metallica* Lefèvre, 1872.

Материал. **Россия, Оренбургская обл.** Соль-Илецкий р-н, 10 км З с. Троицк, меловая балка Шыбынды, 50.68° N, 54.52° E, полюнный солонец в основании меловых холмов, 09.VI.2016, 1 ♂; 9 км ЮЗ с. Троицк, меловая степь на водораздельном плато, 15.V.2019, 1 экз. Светлинский р-н,

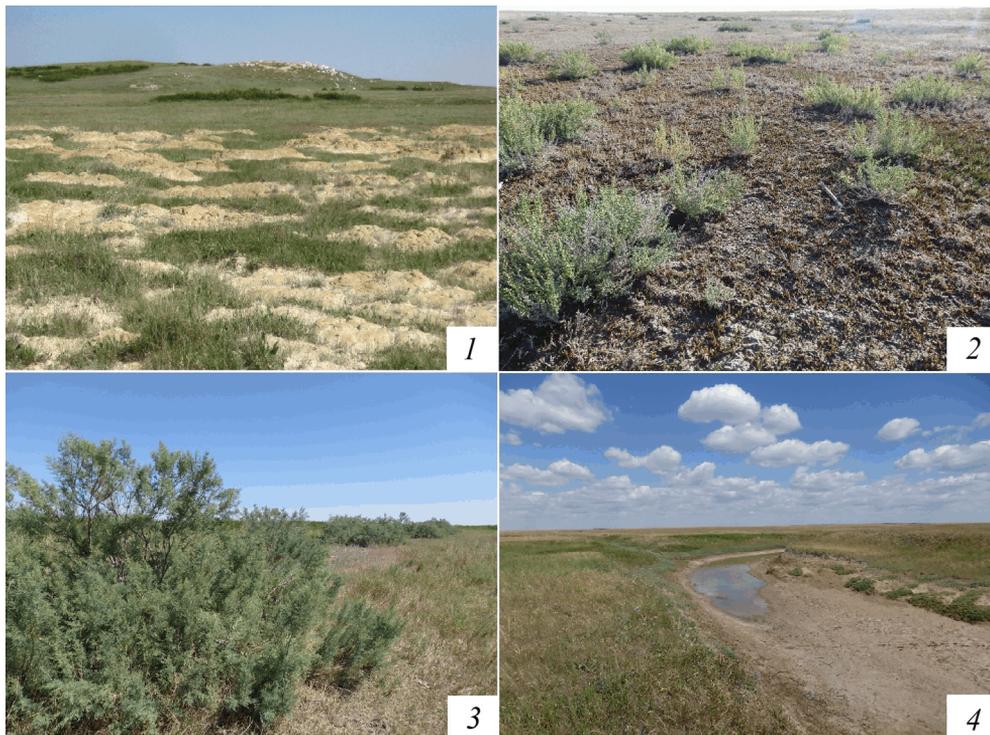


Рис. 3. Ландшафты юга степной зоны Зауралья, в которых сделаны интересные находки листоедов.

1 – бугристый солончак в балке Сазды (на дальнем плане пятна степных кустарников и каменистый склон балки); 2 – солянковый солончак на дне пересохшего озера Караколь; 3 – посадки тamarиска у пос. Первوماйский; 4 – сухие степи и пересохшее русло засоленной балки Ащисай.

9 км С пос. Первوماйский, Оренбургский заповедник, участок Ащисайская степь, 50.96° N, 61.21° E, сухая степь, 10.VI.2016, 1 ♂.

Вероятно, к этому же подвиду относятся и следующие находки: Кувандыкский р-н, Оренбургский заповедник, участок Айтуарская степь, межгорная балка Ташкак, ковыльная степь, 51.08° N, 57.72° E, 18.V.2020, 1 ♀; Беляевский р-н, Оренбургский заповедник, участок Буртинская степь, степь на плато Муелды, 51.22° N, 56.72° E, 23–25.V.2018, 2 ♀. Для точного определения необходимо изучение гениталий самцов.

Политипический вид *L. metallica* в пределах широкого причерноморско-центральнопалеарктического ареала включает четыре подвида. Ареал номинативного подвида охватывает юго-восток Украины, Восточное Предкавказье, юг степной, полупустынную и пустынную зоны Поволжья в пределах Самарской, Волгоградской и Астраханской областей, Западный и Северный Казахстан (Лопатин, Нестерова, 2007). По нашим данным, этот подвид распространен и в сухих степях юга Оренбургской обл. от Предуралья до Зауралья.

Cryptocephalus sareptanus Morawitz, 1863.

Материал. **Россия**, *Оренбургская обл.* Первомайский р-н, 6 км З с. Курлин, Оренбургский заповедник, участок Таловская степь, 51.78° N, 50.87° E, глинистый солонец, кошение по *Artemisia pauciflora* Weber, 24.V.2019, 1 экз. Соль-Илецкий р-н, 10 км З дер. Троицк, меловая балка Шыбынды, 50.69° N, 54.47° E, меловой солонец, кошение по *Artemisia pauciflora*, 21.V.2020, 6 экз.

Центральнопалеарктический суббореальный вид, распространённый в аридных ландшафтах Причерноморья, Нижнего Поволжья, Казахстана и крайнего юга Западной Сибири. Впервые для Оренбургской обл. (без указаний конкретных мест находок) был отмечен И. К. Лопатиным (2010). По нашим данным, в Оренбуржье вид локален и редок, обитает на сухих чернополынных солонцах (рис. 2, 4).

Cryptocephalus halophilus Gebler, 1830.

Материал. **Россия**, *Оренбургская обл.* Беляевский р-н, 2 км В с. Донское, гора Верблюжка, 51.39° N, 56.81° E, каменистая степь с *Atraphaxis frutescens*, 02.V.2013, 1 экз. Соль-Илецкий р-н, 12 км ЮЗ дер. Троицк, Троицкие меловые горы в балке Акбулак, 50.65° N, 54.49° E, обнажения мела, под куртиной *Atraphaxis* sp., 18.V.2020, 1 экз. (мертвый).

Редкий вид, долгое время был известен только из Центрального и Восточного Казахстана (Карагандинская, Семипалатинская и Восточно-Казахстанская области, включая Казахстанский Алтай) (Лопатин, 2010, 2011). Впервые для фауны России был приведен по единственной находке с горы Верблюжка (Дедюхин, 2014). Кормовое растение достоверно не известно. Новая находка в меловой степи под кустом *Atraphaxis* позволяет предположить трофическую связь с курчавками.

***Cryptocephalus kerzhneri** Lopatin, 1968 (рис. 4, 1–3).

Материал. **Россия**, *Оренбургская обл.* Акбулакский р-н, 3 км СЗ бывшей дер. Чаган, подножие горы Кашкантау, 50.67° N, 55.70° E, опустыненная степь на тяжелых загипсованных глинах, кошение по цветущей курчавке (*Atraphaxis* sp.), 10.VI.2017, 3 экз.

Туранский вид, известный по немногим находкам из Узбекистана, Южного (Чимкент) и Северного (Тургайское плато) Казахстана (Лопатин, 2010, 2011). В Оренбургской обл. обнаружен в основании останцового горы-уступа (чинка) с полупустынной растительностью (рис. 2, 2); это первая находка вида на территории России. Кормовое растение установлено впервые.

***Cryptocephalus tataricus** Gebler, 1841 (рис. 4, 4–6).

Материал. **Россия**, *Оренбургская обл.* Домбаровский р-н, 20 км Ю пос. Домбаровский, балка Сазды, 50.59° N, 59.62° E, кустарниковые заросли посреди бугристого солончака, на *Caragana frutex* (L.) K. Koch, 27.V.2016, 6 экз.

Центральнопалеарктический вид, распространенный в аридных засоленных ландшафтах Южного и Восточного Казахстана, стран Средней Азии и юго-западной Монголии (Лопатин, 2010). В России был известен только из горных степей Южной Сибири (Тува, Саяны) (Медведев, Коротяев, 1975; Дубешко, Медведев, 1989; Медведев, Дубешко, 1992). В данной статье вид, обнаруженный в полупустынном солончаковом урочище (рис. 3, 1), впервые приводится для Уральского региона. Оторванность от основного ареала обнаруженной популяции позволяет предположить ее реликтовый статус.

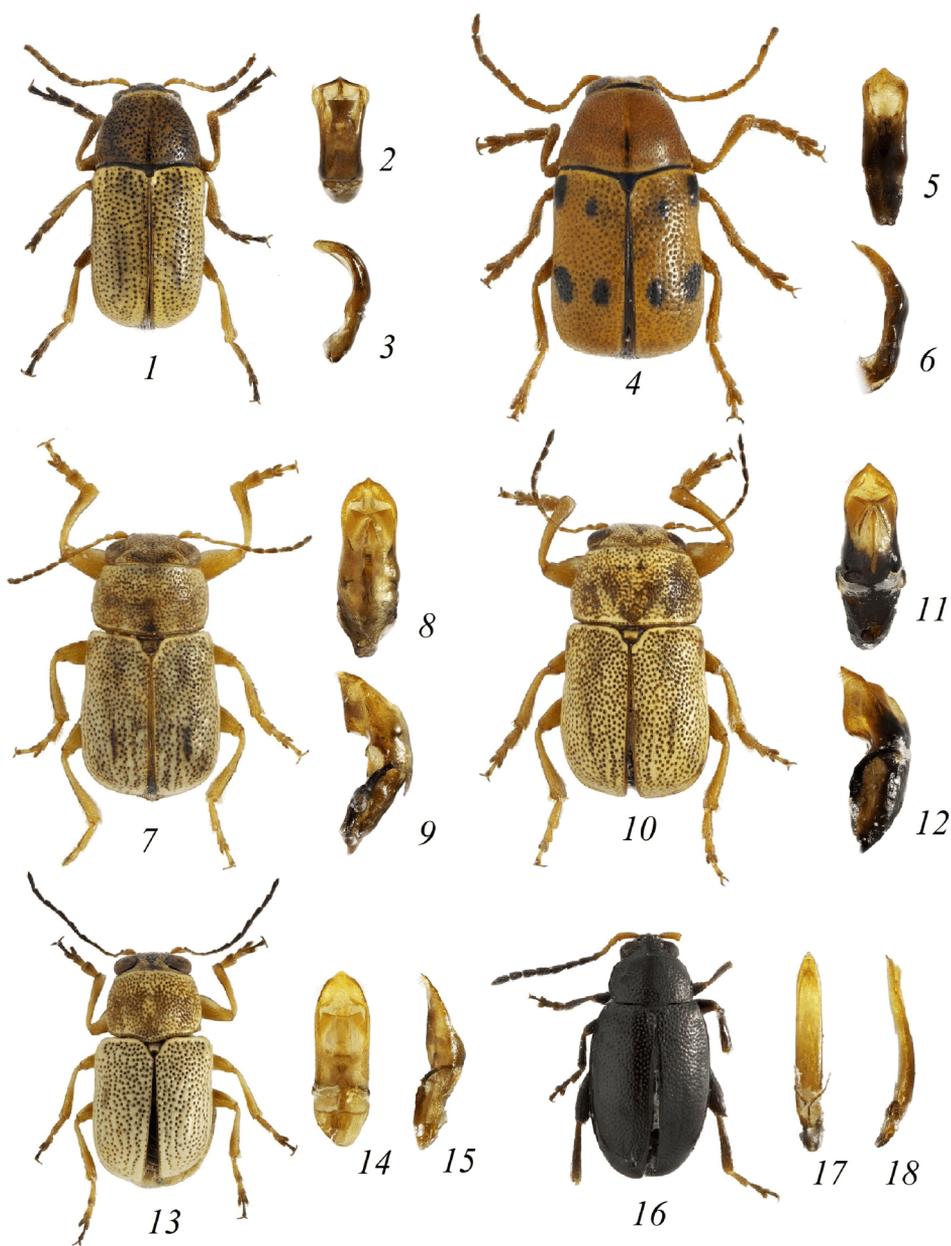


Рис. 4. Chrysomelidae, внешний вид жуков и эдеагус сверху и сбоку.

1–3 – *Cryptocephalus kerzhneri* Lopatin, гора Кашкантау; 4–6 – *C. tataricus* Gebler, пос. Домбаровский;
 7–9 – *Pachybrachis vermicularis* Suffrian, с. Троицк; 10–12 – *P. vermicularis* Suffrian, Боевая Гора;
 13–15 – *P. cribricollis* (Pic), пос. Домбаровский; 16–18 – *Phyllotreta sholaksori*
 Konstantinov et Moseyko, Ащисайская степь.

В литературе отмечается связь вида также преимущественно с засоленными участками. Жуки встречаются в основном на бобовых (*Glycyrrhiza*, *Sophora*), а также на облепихе (*Hippophae*) и ивах (Медведев, Коротяев, 1975; Дубешко, Медведев, 1989; Лопатин, 2010). *Caragana frutex* в качестве кормового растения нами приводится впервые. Интересно, что вид собран на карагане вместе с другими восточностепными видами жуков-фитофагов: листоедом *Labidostomis sibirica* (Germar, 1823), зерновкой *Kytorhinus quadriplagiatus* Motschulsky, 1839 и долгоносиком *Tychius uralensis* Pic, 1902. Все эти виды (кроме *Cryptocephalus tataricus*) довольно широко распространены на Южном Урале.

***Pachybrachis vermicularis** Suffrian, 1854 (рис. 4, 7–12).

Материал. **Россия, Оренбургская обл.** Соль-Илецкий р-н, 12 км 3 с. Троицк, меловая балка Шыбынды, 50.68° N, 54.47° E, меловые обнажения, на цветущих кустах *Atraphaxis decipiens* Jaub. et Spach, 08.VI.2017, 4 экз.; там же, 14–15.V.2019, 4 экз.; 12 км ЮЗ с. Троицк, Троицкие меловые горы в балке Акбулак, меловой солонец в основании меловых гор, на *Atraphaxis decipiens*, 18.V.2020, 1 экз.; 9 км С г. Соль-Илецк, урочище Боевая Гора, 51.27° N, 54.92° E, каменная степь на склоне, на *Atraphaxis* sp., 21.VI.2016, 4 экз.; там же, 13.V.2019, 2 экз.

Прикаспийско-западноказахстанский вид. В России до сих пор был известен из полупустынных и пустынных ландшафтов Нижнего Поволжья и Восточного Предкавказья (на юг до Махачкалы) (Лопатин, 1977, 2010; Беньковский, 2011; Лопатин, Нестерова, 2012).

По нашим данным, жуки в местах обитания регулярно встречаются на курчавках (*Atraphaxis*). Указания в качестве кормовых растений сложноцветных: *Artemisia* (Лопатин, 2010) и *Hieracium* (Беньковский, 2011), возможно, основаны на случайных находках.

Таксономические замечания. В пределах Оренбургской обл. обнаружены две формы, отличающиеся как габитуально, так и по особенностям строения эдеагуса. Первая, характеризующаяся в среднем более мелкими размерами (самцы 2.9–3.3 мм, самки до 3.9 мм) и пунктировкой верха, а также более узкой переднеспинкой (рис. 4, 7–9), обитает в меловых полупустынных ландшафтах (рис. 2, 1) на *Atraphaxis decipiens* Jaub. et Spach. Вторая, в среднем более крупная (самцы 3.1–3.5 мм, самки до 4.0 мм) с более грубой пунктировкой верха и более широкой переднеспинкой (рис. 4, 10–12), отмечена в засоленных каменистых степях Боевой Горы на другом виде курчавки. Таксономический статус этих форм требует изучения на большем материале.

***Pachybrachis cribricollis** (Pic, 1907) (рис. 4, 13–15).

Материал. **Россия, Оренбургская обл.** Домбаровский р-н, 20 км Ю пос. Домбаровский, балка Сазды, 50.59° N, 59.62° E, каменистый склон к солончаку, 17.VII.2015, 1 ♂.

Туранский вид, до сих пор известный из Казахстана, Туркмении, Узбекистана, Киргизии, а также из пустынь крайнего юго-востока европейской части России (Калмыкия) (Лопатин, 2010; Беньковский, 2011; Лопатин, Нестерова, 2012). Находка вида в урочище с галофильной полупустынной растительностью (рис. 3, 1) – первая в Зауралье и Уральском регионе в целом.

По литературным данным (Лопатин, 2010; Беньковский, 2011; Лопатин, Нестерова, 2012), вид связан с полупустынными и пустынными маревыми (*Salsola*, *Anabasis*, *Haloxylon*).

****Stylosomus flavus* Marseul, 1875.**

Материал. **Россия**, *Оренбургская обл.* Светлинский р-н, пос. Первомайский, 50.87° N, 61.19° E, на вегетирующих крупных кустах в посадках *Tamarix ramosissima* Ledeb., 19.VI.2020, 32 экз. Первомайский р-н, 8 км З пос. Курлин, участок Таловская степь Оренбургского заповедника, 51.80° N, 50.86° E, на вегетирующих кустах в посадках *Tamarix* sp. на берегу противопожарного пруда, 10.VIII.2020, 4 экз.

Ареал вида, тесно связанного с тамарисковыми (*Tamarix*, *Myricaria*), включает юг Центральной Европы, Причерноморье, Казахстан и юг Западной Сибири. В России известен на юге европейской части (Приазовье Краснодарского края, Ростовская и Волгоградская области, Калмыкия) и Западной Сибири (Новосибирская обл. и Алтай) (Мосейко, 2017). Таким образом, наши находки вида на тамарисках (рис. 3, 3) в южных степях Заволжья и Зауралья Оренбургской обл. сокращают обширный пробел в данных о распространении этого вида вблизи границы между Европой и Азией.

****Chloropterus versicolor* Morawitz, 1860.**

Материал. **Россия**, *Оренбургская обл.* Кувандыкский р-н, 10 км Ю пос. Новоуральск, Кызыладырское карстовое поле, 51.12° N, 56.56° E, кошение по *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, 23.VI.2016, 6 экз. Домбаровский р-н, 20 км ЮВ пос. Домбаровский, балка Сазды, 50.59° N, 59.62° E, бугристый солончак, 25.VI.2016, 1 экз. Оренбургский р-н, 1.5 км З с. Светлогорка, урочище Татьяна родник, 51.50° N, 55.07° E, сухой солонец, кошение по *Limonium gmelinii*, 20.VI.2016, 1 экз. Соль-Илецкий р-н, 9 км С г. Соль-Илецк, урочище Боевая Гора, 51.27° N, 54.92° E, солонец, на *L. gmelinii*, 21.VI.2016, 1 экз.

Причерноморско-казахстанский вид, связанный с засоленными стациями в аридных ландшафтах. Распространен на юге степной зоны Молдавии, Украины и европейской части России, на Кавказе, в Казахстане, Туркмении (Bieńkowski, 2004; Лопатин, 2010). Трофически связан с кермеками. По нашим данным, довольно широко, но локально распространен в засоленных биотопах юга Оренбуржья. Впервые указан для Уральского региона.

***Leptomona russica* (Gmelin, 1790) (рис. 5).**

Материал. **Россия**, *Оренбургская обл.* Кувандыкский р-н, Оренбургский заповедник, участок Айтуарская степь, межгорная балка Ташпак, урочище Бескаин, 51.08° N, 57.72° E, мезофитная растительность в ложбине и на опушке осинового колка, 18.V.2020, кошение и ручной сбор с листьев *Sanguisorba officinalis* L., 29 экз.

Суббореальный вид, характерный для тугаев и оазисов Азербайджана, Казахстана и Средней Азии (Лопатин, 2010). Нами обнаружена локальная популяция вида в межгорном понижении с выходом грунтовых вод, окруженном горностепными ландшафтами (рис. 2, 3). В России вид был известен только из одного пункта Оренбуржья (Гайский р-н, Губерлинские горы, с. Хмелевка, степь у залитого ручьем луга, 9.V.2012, А. С. Украинский, Ю. А. Ловцова, 2 экз.) (Беньковский, Орлова-Беньковская, 2013) в 20 км северо-восточнее места нашей находки.



Рис. 5. Жуки *Leptomona russica* (Gmelin) на *Sanguisorba officinalis* L., Ащисайская степь.

В качестве кормового растения приводится солодка (*Glycyrrhiza*) (Лопатин, 2010). Автором статьи отмечено повреждение жуками листьев кровохлебки (*Sanguisorba officinalis*) (рис. 5). Не исключено, что вид может питаться и на некоторых других травянистых растениях.

***Phyllotreta sholaksori** Konstantinov and Moseyko, 2019 (рис. 4, 16–18).

Материал. **Россия, Оренбургская обл.** Светлинский р-н, 18 км С пос. Первомайский, Оренбургский заповедник, участок Ащисайская степь, верховье засоленной балки Ащисай вблизи мелководного пруда, 51.04° N, 61.19° E, кошение по галофитной растительности, 26.VII.2018, 1 ♂.

Вид недавно описан из Омской обл., где обитает на лугах у соленых озер (Konstantinov, Moseyko, 2019). Наша находка расширяет известный ареал вида на 1000 км к юго-западу от типового местонахождения. Находка *Ph. sholaksori* в Зауралье в сходном с типовым местообитанием биотопе (солонцово-луговой участок у мелководного водоема) (рис. 3, 4) позволяет предположить широкое распространение этого вида в степной зоне Западной Сибири, Северного Казахстана и Зауралья, где обильны соленые степные озера.

***Chaetocnema major** (Jacquelin du Val, 1852).

Материал. **Россия, Оренбургская обл.** Домбаровский р-н, 20 км Ю пос. Домбаровский, балка Сазды, 50.58° N, 59.62° E, заросший берег мелководного соленого озера на краю солончака, 17.V.2019, 1 экз. Беляевский р-н, 15 км З с. Карагач, Оренбургский заповедник, охранная зона участка Буртинская степь, заросший берег мелководного озера Северный Косколь, 51.24° N, 56.63° E, 16.V.2020, 1 экз. Светлинский р-н, 18 км С пос. Первомайский, Оренбургский заповедник, участок Ащисайская степь, заросший берег пруда в верховье соленой балки Ащисай, 51.04° N, 61.19° E, кошение по околородной растительности, 18.VI.2020, 3 экз.

Западно-центральнопалеарктический суббореальный вид, связанный с заросшими водоемами в аридных и субаридных ландшафтах. В Европе ареал охватывает европейское Средиземноморье, Причерноморье и Нижнее Поволжье (на северо-восток до Са-

ратовской обл.). В Азии известен из Азербайджана, Турции, Сирии, Западного и Южного Казахстана, Афганистана и Северо-Восточного Китая (Лопатин, 2010; Konstantinov et al., 2011). Наши находки на Южном Урале и в Зауралье существенно сдвигают известную границу ареала вида в северо-восточном направлении.

В качестве кормовых растений вида указаны различные околородные однодольные (*Scirpus*, *Carex*, *Cyperus*, *Typha*, *Calamagrostis*) (Konstantinov et al., 2011).

***Chaetocnema nebulosa** Weise, 1886.

М а т е р и а л. **Россия**, Оренбургская обл. Светлинский р-н, 2 км СВ пос. Светлый, солончак на ложе пересохшего оз. Караколь, 50.89° N, 60.76° E, 24.VII.2018, 1 экз.

Причерноморско-центральноазиатский солончаковый вид, распространенный на юге степной зоны Украины, в Крыму, восточном Предкавказье (Дагестан), Западном (Доссор) и Южном Казахстане, Киргизии, Иране, Пакистане и центральной Монголии (Барун-Баян-Улан) (Лопатин, 1977, 2010; Медведев, Воронова, 1979; Catalogue..., 2010; Konstantinov et al., 2011). Есть указание для лесостепи Южного Урала: Челябинская обл., Ильменский заповедник, суходольный луг, 3 экз. (Лагунов, 1992; Лагунов, Новоженев, 1996), однако проверка определения невозможна, так как материал по данному виду в коллекции Ильменского заповедника отсутствует (Чащина, 2008). Учитывая, что в цитированных публикациях были ошибки в определениях других видов блошек (Чащина, 2002), а жуки собраны в нетипичном для *Chaetocnema nebulosa* биотопе далеко к северу от известных находок, это указание очень сомнительно. Таким образом, наша находка вида на солончаке в Южном Зауралье (рис. 3, 2) – самая северная в ареале вида.

***Cassida parvula** Boheman, 1854.

М а т е р и а л. **Россия**, Оренбургская обл. Домбаровский р-н, 10 км ЮВ пос. Домбаровский, балка Сазды, 50.59° N, 59.62° E, бугристый солончак, 27.V.2016, 1 экз.

Редкий южностепной вид с обширным субтрансевразийским ареалом. Развивается на растениях сем. Chenopodiaceae (*Atriplex*, *Chenopodium*) на солончаках (Лопатин, 2010). Находка вида на солончаке в балке Сазды (рис. 3, 1) – первая на Урале. Недавно он впервые достоверно приведен для Тюменской обл., где также обнаружен в засоленных стациях вблизи границы с Казахстаном (Сергеева, Дедухин, 2021).

Таким образом, находки в Оренбуржье всех рассмотренных в статье видов листоедов сделаны южнее 51.5° с. ш. в подзоне южных (сухих) типчаково-полынных степей. Подавляющее большинство этих видов не типично для степей, а относится к полупустынным и пустынным фаунам. В Оренбуржье они связаны с интразональными и экстразональными сообществами (меловые и каменистые обнажения, солонцы и солончаки). Все участки (Троицкие мелы, Кызыладырское карстовое поле, солончаки балки Сазды, гора-останец Кашкантау), на которых сделана основная масса интересных находок, расположены в сравнительно труднодоступной, приграничной с Казахстаном полосе, что во многом обусловило сохранение здесь ксерофильных сообществ в слабо трансформированном виде.

Помимо отмеченных выше видов только или преимущественно южными районами области ограничено распространение в Оренбуржье целого ряда других видов листоедов: *Cheilotoma erythrostoma* Faldermann, 1837, *Cryptocephalus ergenensis* F. Morawitz,

1863, *C. lateralis* Suffrian, 1863, *C. modestus* Suffrian, 1848, *Timarcha tenebricosa* (Fabricius, 1775), *Chrysolina circumducta* (Ménétriés, 1848), *Crosita altaica* Gebler, 1823, *Theone silphoides* (Dalman, 1823), *Luperus pravei* (Jacobson, 1901), *Chaetocnema conducta* (Motschulsky, 1838), *Psylliodes reitteri* Weise, 1888, *Ischyronota desertorum* (Gebler, 1833). Показательно в этом плане также большое число очень интересных и неожиданных находок на самом юге Оренбуржья долгоносикообразных жуков, включая обнаружение новых для науки видов (Дедюхин, 2020; Dedyukhin, Korotyayev, 2020; Дедюхин, Коротяев, 2021; Дедюхин, 2021б, 2021в). О комплексе пустынно-степных видов из разных семейств жуков, распространение которых в регионе ограничено подзоной сухих степей, ранее сообщал и А. М. Шаповалов (2012).

Эти данные свидетельствуют о прохождении в районе 51° с. ш. важного зоогеографического рубежа, протянувшегося вдоль всей территории Оренбуржья (от Общего Сырта до Тургайского плато включительно), южнее которого в фауне отмечается большое число видов, характерных для полупустынь и пустынь Казахстана и отсутствующих либо очень редких в ландшафтах настоящих степей центральных районов Оренбургской обл. (севернее субширотного течения р. Урал). На самом юге Оренбуржья (южнее 51° с. ш.) местами развиты и полноценные полупустынные энтомокомплексы. Их высокое своеобразие и при этом слабая изученность обуславливает большую перспективность проведения здесь эколого-фаунистических исследований разных групп насекомых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко благодарен А. Г. Мосейко (ЗИН) за подтверждение определения видов листоедов, И. А. Забалуеву (Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А. Н. Северцова, Москва), выполнившему фотографии жуков; коллегам и энтомологам-любителям из Удмуртии (А. Ю. Кардапольцеву, А. В. Одинцову, В. С. Окулову, А. Г. Меньшикову, Л. П. Пятак), способствовавшим проведению экспедиционных исследований, а также Н. И. Науменко (Удмуртский государственный университет, Ижевск) за помощь в определении видов кормовых растений листоедов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди Л. В. 1952. Общий обзор жуков области среднего и нижнего течения р. Урала, их экологическое распределение и хозяйственное значение. Труды Зоологического института АН СССР, т. 11, с. 44–65.
- 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). М.: Lambert Academic Publishing, 535 с.
- Беньковский А. О., Орлова-Беньковская М. Я. 2013. Новые данные о составе и ареале рода *Leptomona* Bechiné, 1958 (Coleoptera, Chrysomelidae: Galerucinae). Энтомологическое обозрение 92 (2): 390–393.
- Воронцовский П. А. 1922. Материалы к изучению фауны Insecta окрестностей г. Оренбурга. В кн.: Труды общества изучения Киргизского края. Вып. 3. Оренбург, с. 40–49.
- Голованов Я. М., Ямалов С. М., Лебедева М. В. 2020. Некоторые экстразональные сообщества пустынь в растительном покрове Оренбургской области и прилегающих территорий республики Казахстан. Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал (4): 1–22.
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2020.36.5>
- Григорьев В. Е., Русаков А. В. 2006. Биотопическое распределение листоедов подсемейства Chrysomelinae на территории Оренбургской области. В кн.: З. Н. Рябинина (отв. ред.). Биоразнообразие и биоресурсы

- сы Урала и сопредельных территорий. Материалы III Международной конференции. Оренбург: Принт-сервис, с. 173–175.
- Григорьев В. Е., Русаков А. В. 2007. Географическое распределение листоедов рода *Cryptocephalus* (Стуртосерфалинае, Chrysomelidae) Оренбургской области. Вестник Оренбургского государственного университета. Проблемы экологии Южного Урала. Часть 1. Спец. вып. 75: 87–89.
- Григорьев В. Е., Русаков А. В. 2008. Видовой состав подсемейства Galeucinae (Chrysomelidae) Оренбургской области. Вестник Оренбургского государственного университета. Биоразнообразия и биоресурсы Урала и сопредельных территорий (87): 17–21.
- Григорьев В. Е., Шаповалов А. М. 2007. Обзор видового состава подсемейства Donaciinae (Chrysomelidae) Оренбургской области. В кн.: Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. Вып. 6. Оренбург: Издательство Оренбургского государственного педагогического университета, с. 54–55.
- Дедюхин С. В. 2014. К фауне и экологии жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) Заволжья и Предуралья. Энтомологическое обозрение 93 (3): 568–593.
- Дедюхин С. В. 2015. Разнообразие растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в степных сообществах лесостепи Высокого Заволжья. Энтомологическое обозрение 94 (3): 626–650.
- Дедюхин С. В. 2016. Видовое богатство и зональные особенности парциальных фаун жуков-фитофагов (Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) травянистых склонов на востоке Русской равнины и в Предуралья. Зоологический журнал 95 (9): 1053–1065.
- Дедюхин С. В. 2018. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Вятско-Камского междуречья и сопредельных территорий: фауна, распространение, экология: монография. Ижевск: Издательский центр «Удмуртский университет», 208 с.
- Дедюхин С. В. 2019а. К инвентаризации фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) заповедников Оренбуржья. В кн.: А. А. Чибилёв (гл. ред.). Заповедники Оренбуржья в природоохранном каркасе России. Труды ФГБУ «Заповедники Оренбуржья». Вып. II. Оренбург–Саратов: ООО «Амирит», с. 119–131.
doi: 10.36507/978-5-00140-423-1-2019-2-119-131
- Дедюхин С. В. 2019б. Предварительные результаты изучения растительноядных жесткокрылых (Coleoptera, Chrysomelidae и Curculionoidea) в заповедниках Оренбуржья и перспективы дальнейших исследований. Вопросы степеведения (15): 91–94.
<https://dx.doi.org/10.24411/9999-006A-2019-11513>
- Дедюхин С. В. 2020. Охраняемые и рекомендуемые к охране виды жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionoidea) в регионах Среднего Поволжья и Урала. Nature Conservation Research. Заповедная наука 5 (2): 1–27.
<https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2020.013>
- Дедюхин С. В. 2021а. Итоги изучения растительноядных жесткокрылых (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в заповедниках Оренбуржья с 2015 по 2020 годы. В кн.: А. А. Чибилёв (ред.). Степи Северной Евразии: материалы IX международного симпозиума [Электронный ресурс]. Оренбург: ОГУ.
<http://steppeforum.ru/sites/default/files/sbornik.pdf>. doi: 10.24412/cl-36359-2021-253-259
- Дедюхин С. В. 2021б. Фауна и биотопическое распределение долгоносикообразных жуков (Coleoptera: Curculionoidea) участка «Ащисайская степь» государственного природного заповедника «Оренбургский». Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал (3): 1–22.
<https://dx.doi.org/10.32516/2303-9922.2021.39.1>
- Дедюхин С. В. 2021в. Фауна и биотопическое распределение долгоносикообразных жуков (Coleoptera: Curculionoidea) участка «Таловская степь» государственного природного заповедника «Оренбургский». Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 31 (3): 263–279.
doi: 10.35634/2412-9518-2021-31-3-263-279
- Дедюхин С. В., Коротяев Б. А. 2021. Интересные находки долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) вблизи границы между Европой и Азией. Энтомологическое обозрение 100 (2): 439–453.
<https://dx.doi.org/10.31857/S0367144521020118>
- Дёмина Л. Л. 1987. К вопросу о видовом составе и численности листоедов Оренбургской области. В кн.: Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск: Издательство Института экологии растений и животных УрО АН СССР, с. 12–13.
- Дёмина Л. Л., Русаков А. В. 1995. Биотопическое распределение листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) рода *Cryptocephalus* в степной зоне Южного Урала. В кн.: Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия. Тезисы докладов и материалы III-й региональной конференции. Оренбург: Издательство Оренбургского государственного педагогического университета, с. 98–100.

- Долгин М. М., Беньковский А. О. 2011. Фауна Европейского Северо-Востока России. Т. 8, ч. 3. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae). СПб.: Наука, 291 с.
- Дубешко Л. Н., Медведев Л. Н. 1989. Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Издательство Иркутского университета, 224 с.
- Зоны и типы пояности растительности России и сопредельных территорий. 1999. Г. Н. Огуреева (отв. ред.). Карта на 2 л., м. 1 : 8 000 000. М.
- Исаев А. Ю. 2005. Обзор фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Ульяновской области. Бюллетень Самарская Лука (16): 33–77.
- Исаев А. Ю. 2007. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья (часть III. Polyphaga–Phytophaga). Ульяновск: Вектор-С, 256 с.
- Коблова Т. А. 1967. Фауна жуков юго-восточных районов Оренбургской области и формирование комплекса жесткокрылых на посевах пшеницы после распахки целины. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: Московский государственный педагогический институт, 247 с.
- Коблова Т. А. 1970. Влияние распахки целинной степи на состав и численность листоедов в юго-восточных районах Оренбургской области. В кн.: Материалы и тезисы докладов XVIII юбилейной научной конференции «Пермский педагогический институт, Оренбургский педагогический институт». Оренбург, с. 126–128.
- Лагунов А. В. 1992. Фауна листоедов (Chrysomelidae) Ильменского государственного заповедника. В кн.: Членистоногие охраняемых территорий Челябинской области. Свердловск, с. 69–80.
- Лагунов А. В., Новоженев Ю. И. 1996. Фауна жесткокрылых Ильменского заповедника. Миасс: ИГЗ УрО РАН, 104 с.
- Лопатин И. К. 1977. Жуки-листоеды (Chrysomelidae) Средней Азии и Казахстана. Л.: Наука, 270 с.
- Лопатин И. К. 2010. Жуки-листоеды (Insecta, Coleoptera, Chrysomelidae) Центральной Азии. Минск: Белорусский государственный университет, 511 с.
- Лопатин И. К. 2011. Обзор палеарктических видов рода *Cryptocephalus* Geoffr. (Coleoptera, Chrysomelidae). I. Подрод *Asionus* Lopatin, 1988. Евразийский энтомологический журнал **10** (3): 289–327
- Лопатин И. К., Нестерова О. Л. 2005. Насекомые Беларуси: листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae). Минск: Технопринт, 294 с.
- Лопатин И. К., Нестерова О. Л. 2007. К систематике листоедов рода *Labidostomis* Germ. (Coleoptera, Chrysomelidae, Clytrinae). Евразийский энтомологический журнал **6** (4): 429–432.
- Лопатин И. К., Нестерова О. Л. 2012. Обзор рода *Pachybrachis* Chevrolat, 1837 (Coleoptera, Chrysomelidae, Scyrtoccephalinae) Восточной Европы и Северной Азии. Евразийский энтомологический журнал **11** (4): 309–331.
- Медведев Л. Н., Воронова Н. В. 1979. К фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Монголии. 3. В кн.: Насекомые Монголии. Вып. 6. Л.: Наука, Ленинградское отделение, с. 97–134.
- Медведев Л. Н., Дубешко Л. Н. 1992. Определитель листоедов Сибири. Иркутск: Издательство Иркутского университета, 224 с.
- Медведев Л. Н., Коротяев Б. А. 1975. К фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Тувинской автономной республики и северо-западной Монголии, 1. Насекомые Монголии. Вып. 3. Л.: Наука, с. 177–190.
- Медведев Л. Н., Шапиро Д. С. 1965. Сем. Chrysomelidae – Листоеды. В кн.: Е. Л. Гурьева, О. Л. Крыжановский (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. М.; Л.: Наука, с. 419–474.
- Мосейко А. Г. 2015. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Приднестровья. В кн.: С. И. Филипенко (отв. ред.). Чтения памяти кандидата биологических наук, доцента Л. Л. Попа. Тирасполь: Приднестровский государственный университет им. Т. Г. Шевченко, с. 68–73.
- Мосейко А. Г. 2017. Скрытоглавы рода *Stylosomus* Suffrian, 1848 (Coleoptera, Chrysomelidae) фауны Южной Сибири. Энтомологическое обозрение **96** (4): 833–838.
- Мосейко А. Г., Пономарев К. Б., Теплоухов В. Ю., Князев С. А. 2018. Обзор фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae sensu lato) Омской области. Энтомологическое обозрение **97** (4): 711–739.
- Немков В. А. 2011. Энтомофауна степного Приуралья (история формирования и изучения, состав, изменения, охрана). М.: Университетская книга, 316 с.
- Русаков А. В., Григорьев В. Е., Христина К. А. 2012. К фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Национального парка «Бузулукский бор». В кн.: А. В. Русаков (ред.). Труды Оренбургского отделения РЭО, вып. 2. Оренбург: Типография «Экспресс-печать», с. 67–73.
- Рябинина З. Н. 2003. Растительный покров степей Южного Урала (Оренбургская область). Оренбург: Издательство Оренбургского государственного педагогического университета, 224 с.
- Сергеев М. Е. 2018. Жуки-листоеды (Coleoptera: Megalopodidae, Chrysomelidae, Orsodacnidae) юго-востока Украины. Труды Русского энтомологического общества **89**: 1–122.

- Сергеева Е. В., Дедюхин С. В. 2021. Новые данные по фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Тюменской области. Евразийский энтомологический журнал **20** (1): 9–14.
<https://dx.doi.org/10.15298/euroasentj.20.1.2>
- Цуриков М. Н. 2009. Жуки Липецкой области. Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета, 332 с.
- Чашина О. Е. 2002. Материалы к фауне жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) Ильменского заповедника. Известия Челябинского научного центра **2** (15): 73–78.
- Чашина О. Е. 2008. Аннотированный список видов листоедов-блошек (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae) Южного Урала. Энтомологическое обозрение **87** (1): 45–62.
- Чибилёв А. А. 2000. Энциклопедия «Оренбуржье». Т. 1. Природа. Оренбург: «Золотая аллея», с. 114–129.
- Шаповалов А. М. 2012. Ботанико-географические зоны как рубежи распространения жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) в Оренбургской области. В кн.: А. А. Чибилёв (ред.). Степи Северной Евразии. Материалы VI Международного симпозиума. Оренбург: ИПК «Газпромпечатать» ООО «Оренбурггазпромсервис», с. 929–930.
- Якобсон Г. Г. 1897. Материалы к познанию фауны листоедов Оренбургской губернии. Труды Русского энтомологического общества **30**: 429–437.
- Bieńkowski A. O. 2004. Leaf-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New Key to Subfamilies, Genera and Species. Moscow: Mikron-print, 278 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 6. Chrysomeloidea. 2010. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Stenstrup, Denmark: Apollo Books, 924 p.
- Dedyukhin S. V., Korotyayev B. A. 2020. Weevil complexes (Coleoptera, Curculionioidea) associated with *Lepidium crassifolium* Waldst. et Kit. and *L. coronopifolium* Fisch. ex Ledeb. (Brassicaceae) in the southern steppe at the boundary between Europe and Asia. Entomological Review **100** (1): 1–17.
<https://doi.org/10.1134/S0013873820010042>
- Konstantinov A. S., Baselga A., Grebennikov V. V., Prena J., Lingafelter S. W. 2011. Revision of the Palearctic *Chaetocnema* species (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini). Sofia–Moscow: Pensoft Publishers, 363 p.
- Konstantinov A. S., Moseyko A. G. 2019. A new species of *Phyllotreta* Chevrolat, 1836 (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini) from Omsk Province of Russia with comments on *Phyllotreta* species diversity in Northeastern Palearctic. Zootaxa **4679** (3): 499–510.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4679.3.4>

INTERESTING RECORDS OF THE LEAF BEETLES (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) THE SOUTH OF THE STEPPE ZONE OF ORENBURG PROVINCE

S. V. Dedyukhin

Key words: leaf beetles, Chrysomelidae, fauna of Russia, Orenburg Province, South Urals, southern steppe zone, new records.

SUMMARY

Data on the finds of 15 species of leaf beetles in southern steppe and semi-desert landscapes near the boundary between Europe and Asia (Orenburg Province) outside the previously known ranges are given. 12 species are for the first time recorded for Orenburg Province (and for the Ural region as a whole): *Crioceris bicrucata*, *Labidostomis metallica metallica*, *Cryptocephalus kerzhneri*, *C. tataricus*, *Pachybrachis vermicularis*, *P. cribricollis*, *Stylosomus flavus*, *Chloropterus versicolor*, *Phyllotreta sholaksori*, *Chaetocnema major*, *Ch. nebulosi* and *Cassida parvula*. Of these, *Cryptocephalus kerzhneri* is for the first time recorded in Russia, and *Phyllotreta sholaksori*, recently described from the steppe zone of Omsk Province, is for the first time found in the Steppe Trans-Urals. The data presented in the article supplement the previous data of the author, which testify to the passage of an important zoogeographic boundary through the very south of the Orenburg Province within the limits of 51.00°–51.50° N (from the General Syrt to the Turgai Plateau). To the south of it, a great number of species of phytophagous beetles, characteristic of the semi-deserts and deserts of Kazakhstan and the Caspian region, and their high proportion in the fauna are known.

УДК 595.785: (470)

**НОВЫЙ ДЛЯ ФАУНЫ РОССИИ ВИД ПЯДЕНИЦЫ РОДА
EUPITHECIA CURTIS, 1825 (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE)**

© 2022 г. В. Г. Миронов,^{1*} С. А. Князев^{2**}

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

² Алтайский государственный университет
ул. Ленина, 61, Барнаул, 656049 Россия
**e-mail: konungomsk@yandex.ru

Поступила в редакцию 1.03.2022 г.

После доработки 3.03.2022 г.

Принята к публикации 3.03.2022 г.

В Республике Алтай найден новый для фауны России вид цветочной пяденицы *Eupithecia pallescens* Dietze, 1910. Приведены фотографии голотипа и его оригинальных этикеток, а также фотографии лектотипа близкого вида *Eupithecia sinuosaria* (Eversmann, 1848) и его этикеток. Для сравнения приведены изображения экземпляров этих видов, недавно собранных С. А. Князевым в Республике Алтай.

Ключевые слова: Lepidoptera, Geometridae, *Eupithecia*, Россия, фаунистика.

DOI: 10.31857/S0367144522010099

Согласно недавним данным (Миронов, 2017), с территории России было известно 146 видов пядениц рода *Eupithecia* Curtis, 1825. После этой публикации экземпляры еще трех видов, *Eupithecia exactata* Staudinger, 1882, *Eu. nephelata* Staudinger, 1897 и *Eu. kozlovi* Viidalepp, 1973 из Республики Алтай были обнаружены в личной коллекции д-ра Ульриха Ратцеля (Dr. Ulrich Ratzel, Karlsruhe, Germany). Вместе с несколькими другими они были включены во второе издание каталога чешуекрылых России (Беляев, Миронов, 2019), в котором из России приведено уже 153 вида этого рода. Ниже мы приводим данные о еще одном виде, найденном в Республике Алтай, – *Eupithecia pallescens* Dietze, 1910. Материал определен и фотографии бабочек и этикеток сделаны В. Г. Мироновым, фотография биотопа и монтировка таблицы фотографий выполнены С. А. Князевым.

Список принятых сокращений:

ЗИН – Зоологический институт Российской академии наук, С.-Петербург, Россия;

BMNH – The Natural History Museum, London, United Kingdom;

MNHU – Museum für Naturkunde, Zentralinstitut der Humboldt-Universität zu Berlin, Germany;

TTM – Természettudományi Múzeum Állattára (Hungarian Natural History Museum), Budapest, Hungary;

ZFMK – Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany.

Eupithecia pallescens Dietze, 1910 (рис. 1, 1–4).

Eup[ithecia] sinuosaria forma *pallescens* Dietze, 1910, Biologie der Eupitheciën 1, taf. 73, fig. 385. Голотип, ♀ (коллекция К. Дитца в MNHU, изучен) [Китай]: «Aksu, Wüste Takla-Makan».

[*Eupithecia*] *sinuosaria* forma *pallescens* ab. nov. Dietze, 1913, Biologie der Eupitheciën 2: 110. Syntypes 6 (коллекция К. Дитца в MNHU, изучены) [Китай]: «Takla-Makan Wüste bei Ak-su; Mus-tag-ata» (Jarkend).

[*Eupithecia*] *sinuosaria* forma *modesta* Dietze, 1913, Biologie der Eupitheciën 2: 110. Голотип ♂ (коллекция К. Дитца в MNHU, изучен) ([Киргизия]: «Alai Mts., Fergana»). Синонимизация: Mironov, Galsworthy, 2014.

Eupithecia morosa Vojnits, 1976, Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 22 (3–4): 420, figs 4a–4c, 5b. Голотип, ♂ (ZFMK, изучен), «Oriental Turkestan» [Киргизия]: «“Semirechensee” Province, Fort Narine» [= Naryn]. Синонимизация: Mironov, Galsworthy, 2014.

Материал. 1 ♂, **Russia**, *Altai Republic*, Kosh-Agach Distr., 13 km E of Kokorya Vill., 49°59'9.78" N, 89°11'2.52" E, at light, 19–20.VI.2021, S. A. Knyazev leg. (ЗИН).

Примечание. Таксон был описан как форма *Eupithecia sinuosaria* (Eversmann, 1848) по экземпляру из пустыни Такла-Макан. Черно-белая фотография типа изначально была опубликована в классической монографии К. Дитца (Dietze, 1910, Taf. 73, fig. 385), а описана форма была по серии экземпляров во второй части монографии (Dietze, 1913, S. 110). Позднее *Eu. sinuosaria* forma *pallescens* Dietze, 1910 был описан как вид *Eupithecia morosa* Vojnits, 1976 вопреки статье 45e (I) действовавшего в то время второго издания Международного кодекса зоологической номенклатуры (1964). Гениталии самца и самки этого вида подробно описаны и изображены в недавней монографии (Mironov, Galsworthy, 2014). При сравнении с самым близким видом *Eu. sinuosaria*, гениталии самца отличаются формой и количеством корнутусов на везике эдеагуса, а также формой 8-го стернита (важный признак в систематике этого рода). Гениталии самки имеют иную форму копулятивной сумки и расположение многочисленных сигн внутри нее по сравнению с *Eu. sinuosaria* (Mironov, Galsworthy, 2014).

Вероятно, это полупустынный или степной вид (рис. 2), распространенный в Средней и Центральной Азии (Юго-Западный Казахстан (Тянь-Шань), Узбекистан, Киргизия: Алайский хребет, окр. оз. Иссык-Куль и г. Нарын, перевал Кызыл-Арт; Монголия: Баян-Улэгэйский аймак; Северо-Западный Китай: Синьцзян-Уйгурский автономный район, Ганьсу) (Миронов, 1990 [как *Eu. morosa*]; Viidalepp, 1996 [как *Eu. morosa*]; Mironov, Galsworthy, 2014).

Eupithecia sinuosaria (Eversmann, 1848) (рис. 1, 5, 6, 7, 8).

Larentia sinuosaria Eversmann, 1848, Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou 21 (3) : 230. Лектотип, ♂ (ЗИН, изучен) [«Russland»]: «Irkutsk».

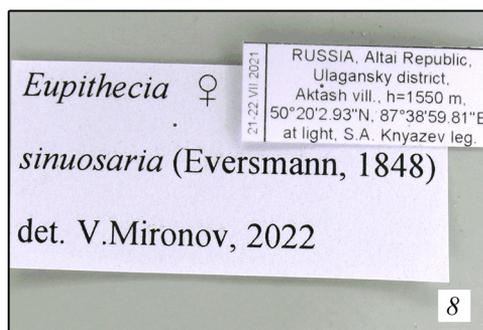
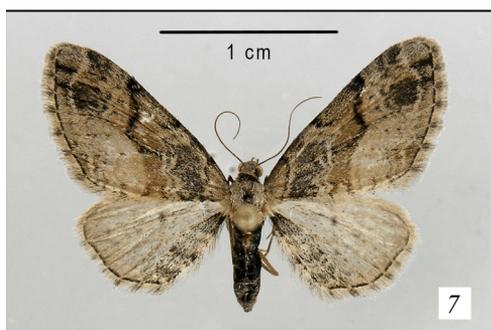
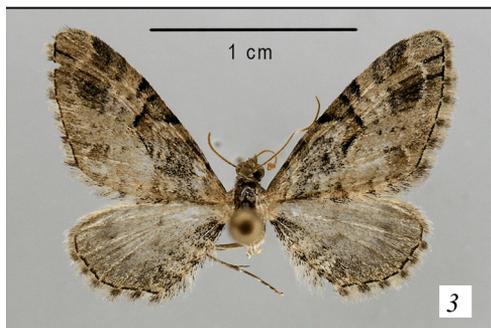
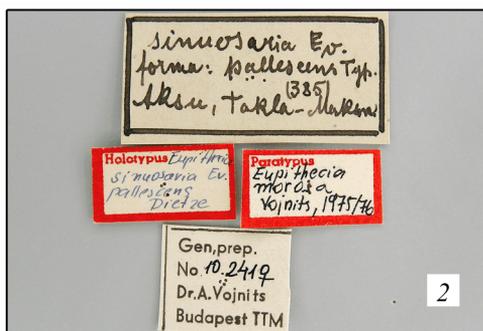
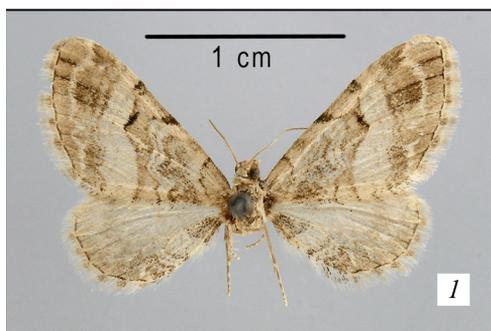


Рис. 1. *Eupithecia pallescens* Dietze, 1910 (1–4) и *Eu. sinuosaria* (Eversmann, 1848) (5–8).

1, 2 – голотип и его оригинальные этикетки; 3, 4 – экземпляр из Республики Алтай и его этикетки; 5, 6 – лектотип и его оригинальные этикетки; 7, 8 – экземпляр из Республики Алтай и его этикетки.



Рис. 2. Биотоп *Eupithecia pallescens* Dietze, 1910. Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, 13 км В дер. Кокоря.

Eupithecia obliquaria Leech, 1897, Annals and Magazine of Natural History (6) 20 : 70. Лектотип, ♂ (BMNH, изучен), China (Western): «Tachien-lu» [Kangding]. Синонимизация: Prout, 1915.

Eupithecia sinuosaria tenella Vojnits, 1976, Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 22 (3–4) : 417, fig. 2b. Голотип, ♀ (ZFMK, изучен), [China]: «Prov. Shansi» [Shanxi], «Mien-shan, 2000 m».

Примечание. Обширный материал из Центральной и Восточной Азии (Китай: Синьцзян-Уйгурский автономный район, Тибет, Внутренняя Монголия, Сычуань, Гуанси-Чжуанский автономный район, Шаньси, Ганьсу, Цинхай, Хэбэй, Юньнань) перечислен в ревизии рода *Eupithecia* фауны Китая (Mironov, Galsworthy, 2014, p. 342–344). Вид считался азиатским, но в конце XIX в. его стали регулярно встречать в окрестностях С.-Петербурга (Kawrigin, 1894), а затем и в соседних с Россией странах. Благодаря связи с рудеральной растительностью (*Chenopodium* spp., *Atriplex* spp. и *Polygonum aviculare*) за последние десятилетия вид стал быстро распространяться далеко на запад. По последним данным, он уже найден в странах Северной, Центральной и Восточной Европы (Норвегия, Швеция, Финляндия, Дания, Нидерланды, Германия, Польша, Швейцария, северная Италия, Эстония, Латвия, Литва, Белоруссия, Украина, Румыния) (Rezbanyai-Reser, Whitebread, 1987; Rezbanyai-Reser, 1989; Rezbanyai-Reser et al., 1998; Mironov, 2003).

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны д-ру Дитеру Штюнинг (Dr. Dieter Stüning, Bonn, Germany) и д-ру Вольфраму Маю (Dr. Wolfram Mey, Berlin, Germany) за любезное приглашение первого автора работать с коллекциями пядениц соответственно Зоологического музея А. Кёнига (Zoologische Museum Alexander Koenig) и Зоологического музея естественной истории в университете им. Гумбольдта (Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität). Мы благодарны также д-ру Роберту Трушу (Dr. Robert Trusch) за приглашение первого автора исследовать материалы в коллекции Государственного музея естествознания (Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Germany) и д-ру Ульриху Ратцелю (Dr. Ulrich Ratzel, Karlsruhe, Germany) за возможность изучить его богатую коллекцию. Мы приносим благодарность д-ру Ласло Ронкаю (Dr. László Ronkay) за возможность посетить Будапешт и изучить коллекцию пядениц в Венгерском музее естественной истории (Hungarian Natural History Museum, Budapest; Hungary), Немецкому научно-исследовательскому обществу (Deutsche Forschung Gemeinschaft; DFG) за гранты 436 RUS 17/99/02 и STU 498/2-1, позволившие В. Г. Миронову исследовать европейские и азиатские виды трибы *Eupitheciini* в ZFMK (Бонн), SMNK (Карлсруэ) и MNHU (Берлин) в 2003 и 2009 гг., а также Королевскому обществу Великобритании (Royal Society, London) за грант первому автору для длительной работы в Британском музее естественной истории (The Natural History Museum, London, United Kingdom) в 2006 г.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа первого автора выполнена в рамках государственного задания № 1021051302540-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев Е. А., Миронов В. Г. 2019. Geometridae. В кн.: С. Ю. Синёв (ред.). Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Издание 2-е. СПб.: Зоологический институт РАН, с. 235–281.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным зоологическим конгрессом. 1966. М.; Л.: Наука, xxii + 100 с.
- Миронов В. Г. 1990. Систематический каталог пядениц трибы *Eupitheciini* (Lepidoptera, Geometridae) фауны СССР. I. Энтомологическое обозрение **69** (3): 656–670.
- Миронов В. Г. 2017. Систематический каталог пядениц трибы *Eupitheciini* (Lepidoptera, Geometridae) фауны России. СПб.: Зоологический институт РАН, 160 с.
- Dietze K., 1910. Biologie der Eupitheciiden. I. Berlin, Taf. 1–82.
- Dietze K., 1913. Biologie der Eupitheciiden. II. Berlin, 173 p., 86 Taf.
- Eversmann E. 1848. Beschreibung einiger neuen Falter Russlands. Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou **21** (3): 205–232.
- Kawrigin W. N. 1894. Verzeichniss der im St.-Petersburger Gouvernement gefundenen Schmetterlinge (Catalogus Lepidopterorum Gubernii Petropolitani). St.-Petersburg, 57 p.
- Mironov V. 2003. Larentiinae II (Perizomini and Eupitheciini). In A. Hausmann (ed.). The Geometrid Moths of Europe, Vol. 4. Stenstrup: Apollo Books, p. 1–463.
- Mironov V., Galsworthy A. 2014. The *Eupithecia* of China: A Revision. Leiden–Boston, The Netherlands: Brill Academic Publishers, 593 p.
- Prout L. B. 1915 (1912–1916). Larentiinae (part.). In A. Seitz: The Macrolepidoptera of the World 4. Stuttgart, 479 p. + 25 pls.
- Rezbanyai-Reser L. 1989. Ein Musterbeispiel der rezenten Arealerweiterung: *Eupithecia sinuosaria* Eversmann, 1848, bis zur Sudostschweiz vorgedrungen (Lepidoptera, Geometridae). *Atalanta* **19** (1/4): 39–50.
- Rezbanyai-Reser L., Whitebread S., 1987. *Eupithecia sinuosaria* Eversmann, 1848, neu für die Schweiz (Lep., Geometridae). *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel* **37** (3): 120–122.

- Rezbanyai-Reser L., Blochlinger H., Hoppe H., Schaffer E., Schmid J. 1998. Zur Weiterverbreitung von *Eupithecia sinuosaria* (Eversmann, 1848) in der Schweiz (Lepidoptera, Geometridae). *Atalanta* **28** (3/4): 309–314.
- Viidalepp J. 1996. Checklist of the Geometridae (Lepidoptera) of the former U.S.S.R. Stenstrup, Denmark: Apollo Books Aps, 111 p.
- Vojnits A.M. 1976. A revision of the species group *Eupithecia sinuosaria* Ev. (Lepidoptera: Geometridae). *Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **22** (3–4): 415–423.

A NEW TO THE RUSSIAN FAUNA SPECIES OF THE GEOMETRID MOTH
GENUS *EUPITHECIA* CURTIS, 1825 (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE)

V. G. Mironov, S. A. Knyazev

Key words: Lepidoptera, Geometridae, *Eupithecia*, Russia, faunistics.

SUMMARY

A geometrid moth *Eupithecia pallescens* Dietze, 1910 is reported from Altai Republic as new to the Russian fauna.

УДК 595.768.1

**О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ ЛИСТОЕДОВ ИЗ РОДОВ *COLASPOIDES*
LAPORTE, 1833 И *COLASPEDUSA* L. MEDVEDEV, 1998
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE: EUMOLPINAЕ)**

© 2022 г. А. Г. Мосейко,^{1*} П. В. Романцов^{2**}

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

*e-mail: chrysolesha@mail.ru

² Русское энтомологическое общество
ул. Краснопутиловская, 105, кв. 9, С.-Петербург, 196240 Россия

**e-mail: pawelr@mail.ru

Поступила в редакцию 12.02.2022 г.

После доработки 17.02.2022 г.

Принята к публикации 17.02.2022 г.

Описаны два новых вида жуков-листоедов подсем. Eumolpinae, *Colaspoides patrikeevi* **sp. n.** из Китая и *Colaspedusa houaphanica* **sp. n.** из Лаоса. Показано, что типовая серия *Colaspoides pseudodiffinis* L. Medvedev, 2004 помимо этого вида включает экземпляры *C. paddis* Aslam, 1968 и *C. pallidicornis* Tan et Zhou, 1997. Обсуждаются синонимия, изменчивость и распространение видов этого комплекса, а также форм комплекса *C. prasinus* Lefèvre, 1890 (с подвидом *C. p. occidentalis* L. Medvedev, 2004). *Colaspoides prasinus prasinus* впервые указывается для Китая и Таиланда. Для большинства рассмотренных таксонов приводятся изображения общего вида жуков и гениталий.

Ключевые слова: Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae, *Colaspoides*, *Colaspedusa*, новые виды.

DOI: 10.31857/S0367144522010105

Род *Colaspoides* Laporte, 1833 – один из наиболее богатых видами и запутанных в таксономическом отношении в трибе Eumolpini. В Индо-Малайской области фауна этого рода насчитывает более 200 описанных видов и, по-видимому, это число составляет не более половины реально существующего разнообразия. Таксономические отношения и статус описанных видов также остаются неоднозначными. По прошествии почти 20 лет после опубликования обзорной работы Л. Н. Медведева (Medvedev, 2004), разделившего все виды на 7 групп по признакам пунктировки гипомер, строения ног и окраски верха, стало окончательно понятно, что многие виды можно отнести к этим группам лишь условно. Так, есть очевидные переходы между видами с желтой и металлической окраской (группа 3 и последующие); нечетки также границы между группами 4 и 7, которые должны различаться по наличию или отсутствию зубца на передних бедрах, иногда едва выраженного. В этой работе приведено описание нового вида, который может быть лишь условно отнесен к группе 3 из-за отчет-

ливого металлического оттенка окраски; показано, что типовая серия *Colaspoides pseudodiffinis* L. Medvedev, 2004 включает экземпляры трех видов, занимающих промежуточное положение между группами 4 и 7, и рассмотрены изменчивость гениталий и статус подвидов *C. prasinus* Lefèvre, 1890 (группа 3). В статье также описан новый вид из близкого рода *Colaspedusa* L. Medvedev, 1998, в котором ранее были известны лишь два вида.

В работе приняты следующие сокращения для обозначения изученных коллекций (в скобках указаны имена специалистов, ответственных за коллекции).

IOZ (Institute of Zoology, Academia Sinica) – Институт зоологии Китайской академии наук, Пекин (Zhou Hong-Zhang).

IRSNB (Institut royal des Sciences naturelles de Belgique) – Королевский бельгийский институт естественных наук, Брюссель (Martina Peeters).

MNHN (Musée national d'Histoire naturelle) – Национальный музей естественной истории, Париж (Antoine Mantilleri).

NHM (Museum of Natural History) – Музей естественной истории, Лондон (Michael Geiser).

NHMB (Naturhistorische Museum Basel) – Музей естественной истории, Базель.

NMP (Národní Muzeum) – Народный музей, Прага (Jiří Hájek, Lukáš Sekerka).

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

TARI (Taiwan Agricultural Research Institute) – Тайваньский сельскохозяйственный исследовательский институт, Тайчжун.

ZIN – Зоологический институт РАН, С.-Петербург.

Фотографии жуков были сделаны П. В. Романцовым цифровой камерой Canon EOS 80D с комбинацией объектива Canon EF 70–200 мм f / 4.0L IS USM и инвертированного объектива Helios 50 мм. Эдеагусы сфотографированы П. В. Романцовым при помощи той же камеры и того же основного объектива в сочетании с инвертированным объективом EFS 18–55 мм f / 3.5–5.6. Фотографии голеней и сперматек были изготовлены А. Г. Мосейко камерой Leica DFC-290, смонтированной на стереомикроскопе Leica MZ-9.5.

Длина тела жуков рода *Colaspoides* измерялась с учетом видимой части головы, а у видов рода *Colaspedusa*, у которых голова часто находится в положении, близком к прогнатическому, от переднего края переднеспинки до вершины надкрылий.

Род COLASPOIDES Laporte, 1833

Colaspoides patrikeevi Moseyko et Romantsov, sp. n. (рис. 1, 1; 2, 3–7).

Голотип, ♂: **Китай**, провинция Сычуань, между Пиньгу (Pingwu County) и Наньпинном (Nanping, Jiuzhaigou County) (~32°54' N, 104°15' E), 2000 м над ур. м., 10.VII.2004 (В. Патрикеев) (ZIN). Паратип, ♂ с такой же этикеткой (PR).

Тело удлинненно-овальное. Окраска тела рыжая; верх коричневый, со слабым металлическим сине-зеленым отливом, более заметным на переднеспинке. Усики и ноги рыже-желтые, одноцветные.

Голова гладкая, блестящая, покрыта очень мелкой разреженной пунктировкой, более густой в основании фронтотрипеуса. Верхняя губа слабопоперечная, мандибулы маленькие. Фронтотрипеус трапециевидный, неотчетливо отделен ото лба, его дистальный край прямой. Лобные бугорки слабовыпуклые и широко расставленные. Лоб между глазами довольно широкий, отношение ширины головы с глазами к расстоянию между глазами составляет 1.87. Глаза слабовыпуклые, бобовидные. Нижнечелюстные щупики умеренно длинные, их вершинный членик с заостренной вершиной. Усики нитевидные, с редкими короткими щетинками, по длине составляют около 4/5 длины тела; преапикальные членики примерно в 3.5 раза длиннее своей ширины, 5-й членик – в 4.5 раза. Соотношение длин члеников – 2.2 : 1.0 : 2.0 : 2.1 : 3.1 : 3.0 : 3.0 : 2.5 : 2.5 : 2.5 : 2.8 (1 единица = 0.13 мм).

Переднеспинка в 1.5 раза шире своей длины, наиболее широкая на границе базальной трети, покрыта мелкой негустой и неоднородной пунктировкой. Бока переднеспинки округлены, боковое окаймление узкое, но отчетливое, соединяется впереди с окаймлением переднего края. Передняя щетинконосная пора находится на окаймлении переднего края немного выше этого соединения. Нотостернальные швы соединяются с окаймлением переднего края переднегруди на небольшом расстоянии от переднего угла переднеспинки (гипомеры соединяются с передним краем переднегруди). Передний край переднегруди латеральнее этого места прямой, а передний край боковых ветвей переднегруди слабовыпуклый и отогнут вниз. На стыке боковых ветвей и основной части стернита переднегруди, спереди от середины тазиков, имеются очень узкие, зачаточные усиковые впадины. Гипомеры гладкие, блестящие, без точек и микроскульптуры. Межтазиковый отросток переднегруди трапециевидный, довольно широкий, немного вдавлен в середине, почти непунктированный. Задние углы переднеспинки почти прямые, задние щетинконосные поры расположены на них. Среднегрудь и заднегрудь гладкие, непунктированные, отросток среднегруди довольно широкий, примерно равен средним тазикам по ширине. Заднегрудь короткая, по длине равна отростку среднегруди.

Щиток с заостренной вершиной.

Надкрылья примерно в 1.3 раза длиннее их общей ширины и в 2.7 раза длиннее переднеспинки. Пунктировка частично собрана в неправильные вдвоенные ряды (на вершинах одинарные), но между рядами везде плоские. Плечевые бугорки развиты, боковой край надкрылий под ними при осмотре сверху не виден, но они не выдаются за общий контур тела. Базальная выпуклость и постбазальное вдавление отсутствуют. Окаймление эпиплевр в виде узкого ребрышка, отделяющего узкую полосу эпиплевры от края.

Ноги не утолщенные. Передние бедра с маленьким зубцом: на их вентральной поверхности развита продольная складка, угловидно выступающая в средней части. Средние и задние бедра не вооружены. Голени без вырезов, относительно прямые, вершины задних голеней слабо отогнуты наружу. Перед вершинами задних голеней на внутреннем крае нижней стороны имеется шпоровидная лопасть, дистальнее ее расположены несколько длинных щетинок. 1-й членик передних и средних лапок расширен, в 1.25 раза длиннее ширины, наиболее широкий перед вершиной, немного асимметричный (внутренний край сильнее округлен).

Брюшко без вторичнополовых образований на вентритах 1–4, лишь с отдельными длинными щетинками; пигидий с хорошо развитыми продольной бороздкой и вершинной площадкой, ямка в середине этой площадки отсутствует; вентрит 5 сильно укорочен посередине, с небольшой поперечной ямкой.

Эдеагус слабо сужается к вершине, на вершине по бокам округлен и в центре вытянут в округлый отросток. В профиль эдеагус широкий, умеренно и довольно равномерно изогнут, резко сужается перед вершиной. На вентральной стороне имеется большое треугольное мембранозное окошко (сужающееся к основанию эдеагуса), от которого до вершины идет тонкая бороздка.

Длина тела 4.7 мм, ширина 3.0 мм.

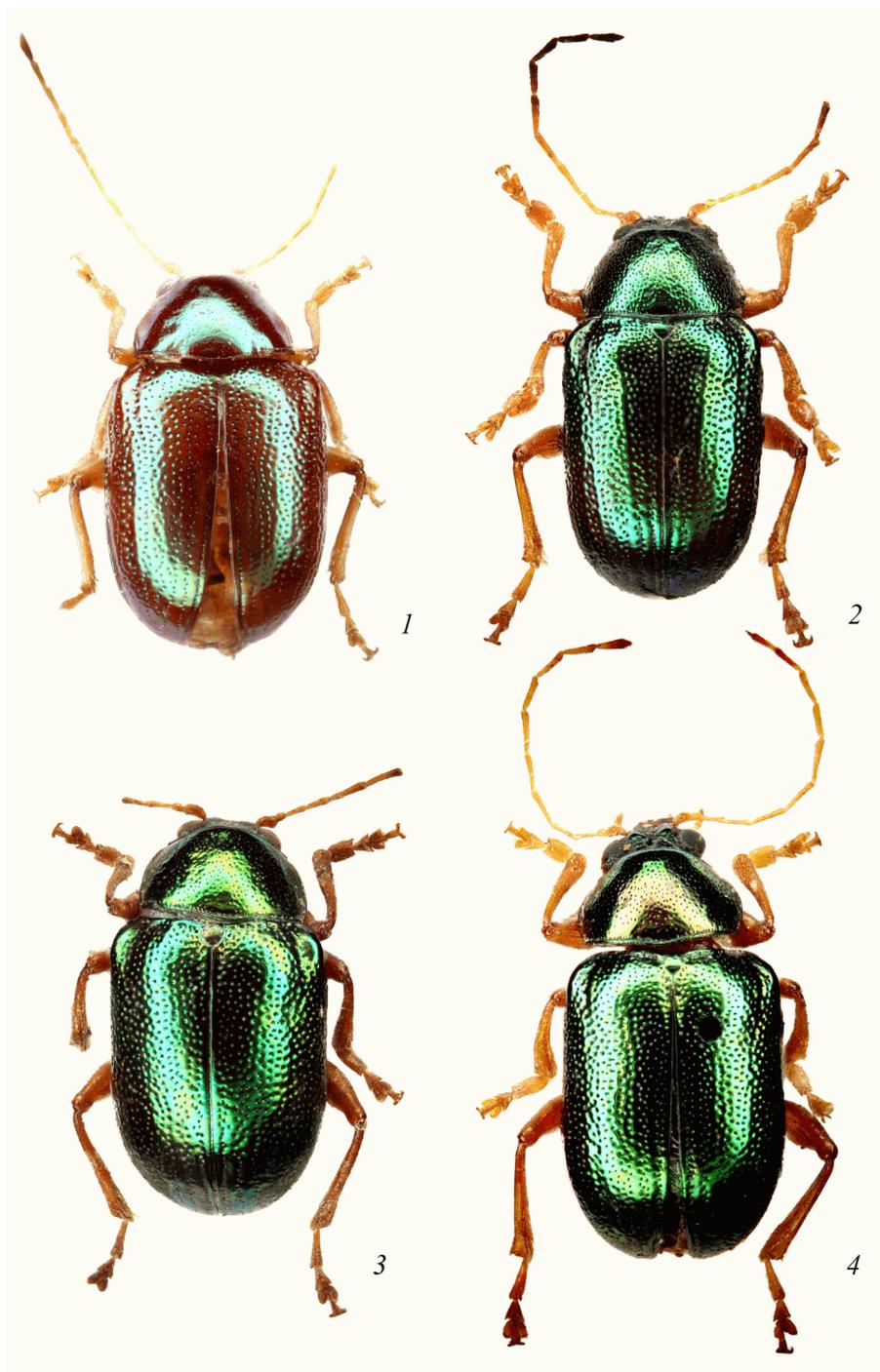


Рис. 1. *Colaspoides* Laporte, самцы, общий вид.

1 – *C. patrikeevi* sp. n., голотип; 2 – *C. pseudodiffinis* L. Medv., голотип; 3 – *C. paddis* Aslam (паратип *C. pseudodiffinis*); 4 – *C. pallidicornis* Tan et Zhou (паратип *C. pseudodiffinis*).

Сравнительные замечания. Среди континентальных видов *C. patrikeevi* может быть отнесен к группе 3 (Medvedev, 2004); покровы у него с заметным металлическим оттенком, но окраска некоторых видов из этой группы изменчива, вплоть до ярко-металлической у некоторых экземпляров (например, *C. crassifemur* Tan et Wang, 1984). От всех видов этой группы *C. patrikeevi* легко отличается по форме эдегуса, отсутствию пучков волосков или склеротизованных выростов на брюшке и наличию шпоровидной лопасти на задних голених при относительно простом их строении (без расширений или густых пучков длинных щетинок). Ни у одного континентального вида этой группы таких лопастей нет. *Colaspoides patrikeevi* довольно сходен с видами, описанными с о. Тайвань и островов Рюкю (Комиуа, 1991). Среди них он близок к группе с коричневой окраской (хотя у островных коричневых видов металлический оттенок бывает только у самок) с относительно мелкой и негустой пунктировкой переднеспинки. К этой группе относятся *C. fulvus* Chûjô, 1935 с островов Рюкю и виды с Тайваня – *C. sauteri* Chûjô, 1956 и *C. okumai* Комиуа, 1991. Авторы изучили экземпляры *C. sauteri*, определенные Х. Такидзавой (Н. Takizawa), изображения типовых экземпляров обоих видов, описанных М. Тюдзо (М. Chûjô), из коллекции TARI, и изображения *C. okumai* и гениталий всех трех видов в статье с первоначальным описанием этого вида. Пунктировка переднеспинки у всех трех островных видов более густая и крупная, чем у *C. patrikeevi*. Пунктировка надкрылий у островных видов также немного грубее и полностью спутана в передней части, не образуя сдвоенных рядов, в то же время в задней части у них одинарные ряды более отчетливые и междурядья выпуклые. У *Colaspoides sauteri* и *C. okumai* вершины задних голених несут густые пучки длинных волосков, у *C. sauteri* там также развита шпоровидная лопасть, похожая по форме на таковую у *C. patrikeevi*, но расположенная дистальнее, на самой вершине голени. Есть ли она у двух других видов – неизвестно. Голень *C. sauteri* к тому же расширена и изогнута перед вершиной. По форме эдегуса новый вид ближе всего к *C. okumai*, но апикальный вырост у нового вида более длинный и не загнут вверх. У остальных двух видов эдегус на вершине заострен.

Этимология. Вид назван именем В. М. Патрикеева, собравшего типовой материал.

Colaspoides pseudodiffinis L. Medvedev, 2004 (рис. 1, 2; 3, 1, 2).

Colaspoides pseudodiffinis Medvedev, 2004 : 293.

Материал. Китай, провинция Фуцзянь, Фучжоу (Foochow, = Fuzhou, ~26°05' N, 119°17' E), 1 ♂ (голотип) (ZIN).

Colaspoides pseudodiffinis был описан Л. Н. Медведевым по серии из шести экземпляров, трех самцов и трех самок. Пять из этих экземпляров (кроме одной самки) изучены авторами. Оказалось, что все три самца из типовой серии относятся к разным видам. На рис. 21, 3 в работе Л. Н. Медведева изображен эдегус не голотипа, а паратипа с этикеткой «Kansu, Tu-kiang» (см. комментарий к следующему виду). Изучение коллекции Института зоологии в Пекине позволило установить, что большинство паратипов относится к *C. paddis* Aslam, 1968 и *C. pallidicornis* Tan et Zhou, 1997. Паратип (самка) из Юньнани, из долины реки Soling-ho [Longchuan Jiang], идентификации пока не поддается. У нее полностью отсутствуют складка или зубец на передних бедрах, поэтому она не относится ни к одному из трех описанных видов этого комплекса.

Единственным известным экземпляром *C. pseudodiffinis* остался голотип, общий вид и строение эдеагуса которого приводятся на рис. 1, 2 и рис. 3, 1, 2 соответственно. В коллекции ЗИН есть еще два самца, относящиеся к этому комплексу, из Вьетнама и из Сычуани. Сычуанский экземпляр близок к *C. pseudodiffinis*, отличаясь от него деталями строения эдеагуса, а вьетнамский – вероятно, к паратипу, самке из Юньнани, упомянутой ранее. Мы пока воздерживаемся от описания этих видов до получения дополнительного материала. Морфологические признаки, позволяющие различить три вида, экземпляры которых были включены в типовую серию *C. pseudodiffinis*, приведены в определительной таблице.

***Colaspoides paddis* Aslam, 1968 (рис. 1, 3; 3, 3, 4).**

Colaspoides paddis Aslam, 1968 : 128, замещающее название для *C. tarsalis* Chen, 1935.

Colaspoides tarsalis Chen, 1935 : 258, омоним, нес *Colaspoides tarsalis* Lea, 1915 : 286.

Материал. **Китай.** Провинция Цзянси, 1 ♂, голотип (этикетка на китайском языке, IOZ). «Kansu, Tu-kiang», 1 ♂, паратип *C. pseudodiffinis* (ZIN/NHMB).

В работе Л. Н. Медведева (Medvedev, 2004) этот вид был истолкован ошибочно. Морфологические признаки, использованные в определительной таблице, и изображение эдеагуса были основаны на поврежденном экземпляре (без головы и переднегруди) из пров. Цзянси (ZIN), относящемся, по-видимому, к другому, неопisanному виду. Изучение голотипа позволило пересмотреть представление о *C. paddis*, и оказалось, что один из паратипов *C. pseudodiffinis* (рис. 1, 3) полностью соответствует его признакам. Эдеагус именно этого паратипа на рис. 21, 3 (Medvedev, 2004) отнесен к *C. pseudodiffinis*. Установление места, в котором собран этот паратип, вызывает большие затруднения. В указанной на этикетке провинции Ганьсу отсутствуют топонимы, похожие на «Tu-kiang». Словосочетанием Tu-kiang, в соответствии со словарем китайских названий (Smith, 1870), обозначалась вся р. Янцзы и особенно часто ее приток Min-kiang (Mianyuan River), низовья которого и сейчас обозначаются на картах как Tuojiang River (что является альтернативной транскрипцией Tu-kiang). Однако эти притоки расположены в провинции Сычуань, далеко не доходя до Ганьсу. Помимо этого, в провинции Гуйчжоу есть река Duliu Jiang, на которой расположен город Жунцзян (Rongjiang). В Атласе Китайской империи, изданном в Лондоне (Stanford, 1908), и река и город подписаны как Tu-kiang. Таким образом, невозможно надежно установить происхождение экземпляра. Учитывая регион сбора голотипа, представляется более вероятным, что и второй экземпляр был собран скорее в среднем или нижнем течении Янцзы, чем в горах, но доказать это сейчас невозможно. В первоначальном описании (Medvedev, 2004) указано, что этот экземпляр принадлежит Музею естественной истории в Базеле (NHMB), однако он поступил вместе с коллекцией Л. Н. Медведева в ЗИН.

***Colaspoides pallidicornis* Tan et Zhou, 1997 (рис. 1, 4; 3, 5, 6; 4, 3).**

Colaspoides pallidicornis Tan et Zhou in: Zhou, Tan, 1997 : 192.

Материал. **Китай,** провинция Фуцзянь. Городской округ Наньпин, район Цзяньян (Jianyang), Huangkeng (27°34' N, 117°38' E), 290–350 м, 04.IV.1960 (Jiang Sheng-qiao), 1 ♂, голотип (этикетка на китайском языке; IOZ); этикетка как у голотипа, 1 ♀, паратип (ZIN); местонахождение как у

голотипа, 270 м, 05.IV.1960 (Zhang Yi-ran), 1 ♂, паратип (этикетка на китайском языке; ZIN); Фучжоу (Foochow, = Fuzhou, ~26°05' N, 119°17' E), 1 ♂, 1 ♀, паратипы *C. pseudodiffinis* (ZIN).

Данный вид был пропущен в работе Л. Н. Медведева (Medvedev, 2004), но изучение голотипа не оставило сомнений в том, что два паратипа *C. pseudodiffinis* из Фучжоу относятся к *C. pallidicornis*.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА COLASPOIDES,
БЛИЗКИХ К *C. PSEUDODIFFINIS*

- 1 (2). Нотостернальный шов переднегруди соединяется с ее передним краем на значительном удалении от переднего угла переднеспинки. Таким образом, передний край переднегруди между передним тазиком и передним углом переднеспинки частично слабовыпуклый (ближе к тазику), частично прямой (ближе к переднему углу переднеспинки) и образует вогнутый угол в месте присоединения шва. Усики с затемненными вершинными члениками. Передние бедра с продольной складкой снизу, выступающей вниз очень тупым углом, не напоминающим зубец. Постбазальное вдавление на надкрыльях практически не развито. Боковые края 4-го вентрита брюшка самца равномерно округленные, цельные. Заднегрудь самца с 2 поперечными вздутиями перед задними тазиками, вершины вздутий округлены. Задние голени самца с пучком немногочисленных длинных щетинок на вершине. Эдеагус – рис. 3, 3, 4 ***C. paddis*** Aslam.
- 2 (1). Нотостернальный шов переднегруди соединяется с передним углом переднеспинки, передний край переднегруди между передним тазиком и передним углом переднеспинки равномерно слабовыпуклый. Боковые края 4-го вентрита брюшка самца неровные, слегка зазубренные.
- 3 (4). Усики целиком светлые. Передние бедра с продольной складкой, образующей снизу заметный зубец. Постбазальное вдавление на надкрыльях практически не развито. Заднегрудь самца с 2 вздутиями перед задними тазиками, вершины вздутий округлены. Задние голени самца без пучка длинных волосков, лишь с отдельными щетинками, примерно в два раза более длинными, чем щетинки окаймления вершины голени. Эдеагус – рис. 3, 5, 6 ***C. pallidicornis*** Tan et Zhou.
- 4 (3). Вершинные членики усиков затемнены. Передние бедра снизу со складкой, выступающей вниз очень тупым углом, не напоминающим зубец. Постбазальное вдавление на надкрыльях хорошо развито. Заднегрудь самца с 2 вздутиями перед задними тазиками, вершины вздутий конусовидные. Задние голени самца перед вершиной с негустым пучком длинных волосков. Эдеагус – рис. 3, 1, 2 ***C. pseudodiffinis*** L. Medvedev.

Colaspoides prasinus prasinus Lefèvre, 1890 (рис. 3, 7, 8).

Colaspoides prasinus Lefèvre, 1890 : 202.

М а т е р и а л. ?**Лаос**, «Luang-Prabang à Theng. Pavie 1888» [от Луангпхабанга в сторону Дьенбьенфу (О. Пави)], 1 ♂, синтип (MNHN). **Лаос**. *Провинция Луангпхабанг*, 5 км 3 Сонг Ча [Ben Song Cha; В. Xong Ja] (20°34' N, 102°14' E), 1200 м, 01–16.V.1999 (V. Kubán), 2 ♂ (ZIN). *Провинция Луангнамтха*, между Луангнамтхой [Luang Namtha] и Муанг Сингом [Muang Sing] (21°09' N,

101°19' E), 900–1200 м, 5–31.V.1997 (V. Kubáň), 1 ♂, 1 ♀ (ZIN). **Таиланд.** *Провинция Лей*, На Хэо [Na Haeo] (~17°26' N, 101°00' E), 25.V.2000 (P. Grootaert), 1 ♂ (IRSNB). **Китай.** *Провинция Юньнань*, Xishuangbanna, Menghun, 650 м, 15.VI.1958 (Hong Chunpei), 1 ♂ (ZIN).

В описании Э. Лефевра типовым местонахождением вида указан Луангпхабанг. При изучении этикетки синтипа выяснилось, что он собран не в самом Луангпхабанге, а по пути к Дьенбьенфу, который находится во Вьетнаме примерно в 200 км к северо-востоку от Луангпхабанга. Вероятнее всего, экземпляр собран все-таки ближе к Луангпхабангу, но уверенно утверждать это невозможно, поэтому даже название страны, в которой собран экземпляр, приведено под вопросом. Экземпляры из Лаоса, поступившие в ЗИН из коллекции Л. Н. Медведева, полностью соответствуют синтипу как по внешним признакам, так и по строению эдеагуса. Эдеагус экземпляра из Таиланда (подвид указывается для этой страны впервые) заметно шире, но сохраняет основные признаки – сужение в середине, слабо отогнутую вниз, почти прямую вершину и узкую продольную бороздку по нижней стороне. Различия в строении эдеагуса между отдельными популяциями очень характерны для обоих подвидов этого вида (см. далее), и статус этих форм не очевиден. Не исключены оба варианта: или все они относятся к одному виду с очень изменчивыми гениталиями, или образуют сложный комплекс из ряда криптических видов и подвидов. Экземпляр из Китая полностью соответствует по внешним признакам и строению эдеагуса изученному нами синтипу. *Colaspoides prasinus prasinus* впервые указывается для Китая. Этот самец был ранее определен Ц.-Ц. Тан (J.-J. Tan) как *C. martini* Lefèvre, 1885 (описан из Вьетнама) и получен в коллекцию ЗИН по обмену из Института зоологии в Пекине. Соответственно, все указания *C. martini* из Китая оказываются под вопросом.

***Colaspoides prasinus occidentalis* L. Medvedev, 2004 (рис. 2, 1; 3, 9–12).**

Colaspoides prasinus occidentalis Medvedev, 2004 : 275.

М а т е р и а л. **Таиланд.** *Провинция Чиангмай.* «Palong (Akha Vill.), 19°55' N, 99°06' E» [такие топонимы по координатам не обнаружены], 750 м, 26–28.V.1991 (D. Král), 1 ♂, голотип (NHMB); этикетка как у голотипа, 1 ♂, паратип (ZIN); место и дата сбора как у голотипа (V. Kubáň), 1 ♂, 1 ♀, паратипы (ZIN); «Chiang Dao, 19°25' N 98°32' E» [координаты относятся к точке в провинции Мэхонгсон в 35 км к западу от г. Чиангдау], 1000 м, 17–24.V.1991 (V. Kubáň), 1 ♂, паратип (ZIN); окрестности горного курорта Чиангдау (Chiang Dao) (19°32' N, 99°04' E), 560–610 м, 17–25.V.2016 (А. Замесов), 1 ♂, 2 ♀ (PR). *Провинция Так,* «Umphang riv., 16°07' N 99°00' E» [координаты относятся к району Умфанг (Umphang District), но в 20 км от реки с таким названием], 1000 м, 28.IV–06.V.1991 (V. Kubáň), 1 ♂, паратип (ZIN). *Провинция Мэхонгсон,* деревня Пай (Pai) (19°21–22' N, 98°27–28' E), 21.V.2016 (П. Романцов), 5 ♂, 1 ♀ (PR).

Материал неясной таксономической принадлежности. **Вьетнам,** *провинция Туенкуанг,* Туенкуанг (Tuyên Quang), VII.1906, 1 ♂, 3 ♀ (ZIN).

Подвид описан по голотипу из провинции Чиангмай и серии паратипов из разных местонахождений. Гениталии этих экземпляров немного различаются. Эдеагус голотипа и всех самцов из «Палонга» на вершине крючковидно изогнут, сама вершина слегка загнута вниз. Однако на изображении эдеагуса в первоначальном описании (Medvedev, 2004, рис. 8, 4) вершина эдеагуса простая и слегка отогнута вверх. Такое строение вершины наблюдается у паратипов из Умфанга (рис. 3, 11, 12) и Чиангдау, хотя эдеагус этих экземпляров заметно различается по ширине бороздки на вентральной стороне: у паратипа из Умфанга она намного шире. По-видимому, рисунок

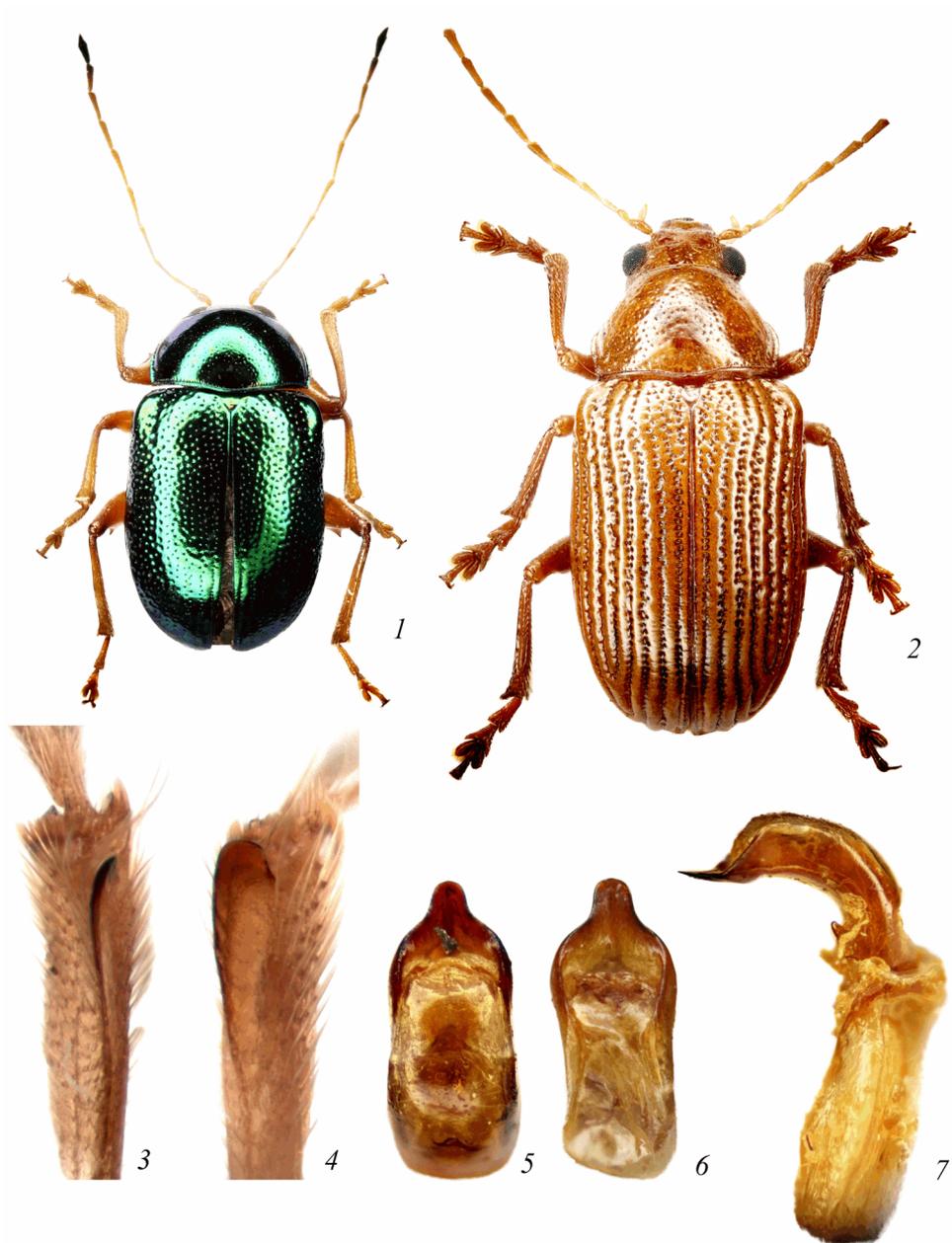


Рис. 2. *Colaspoides prasinus prasinus* Lef., Лаос (1), *C. patrikeevi* sp. n., паратип (3, 4, 6, 7) и голотип (5) и *Colaspedusa houaphanica* sp. n., голотип (2).

1, 2 – общий вид; 3 – задняя голень, вид снизу; 4 – задняя голень, вид сбоку (со стороны тела); 5, 6 – вершина эдеагуса, вид сверху; 7 – эдеагус, вид сбоку.

был сделан с одного из них. У всех экземпляров из коллекции П. В. Романцова вершина эдеагуса крючковидная, как у голотипа, и бороздка на вентральной стороне узкая. Эти экземпляры собраны очень близко к местонахождению паратипа из Чиангдао, но отличаются от него по строению эдеагуса. Самец в серии из 4 экз. из Вьетнама (упомянутой в описании Л. Н. Медведева) с эдеагусом без перетяжки в середине формально соответствует признакам этого подвида. Вершина эдеагуса у него простая, слегка отогнута вверх, но бороздка на вентральной стороне прервана посередине, а в основании окружена короткими резкими валиками. Таким образом, подвид представлен рядом форм, статус которых неясен. Вряд ли *C. p. prasinus* и *C. p. occidentalis* можно считать подвидами, но выяснение статуса форм в этом комплексе требует изучения намного более обширного материала.

Род COLASPEDUSA L. Medvedev, 1998

Colaspedusa houaphanica Moseyko et Romantsov, sp. n. (рис. 2, 2; 4, 1, 2, 4, 5).

Голотип, ♂: **Лаос**, провинция Хуапхан, «20°12'–13.5' N 103°59.5'–104°01' E, Ban Saluei → Phou Pane Mt., 1380–1870 m, 15.iv–15.v.2008, Lao collectors leg.» (NMP). Паратипы. **Лаос**. Этикетка как у голотипа, 2 самки (NMP, ZIN); место сбора как у голотипа (20°12' N, 104°01' E), 1300–1900 м, 3–30.IV.2014 (С. Holzschuh), 17 экз. (12 – NHM, 3 – ZIN, 2 – PR).

Тело удлинненно-овальное, параллельностороннее, почти цилиндрическое. Окраска желтая или коричневая, точки на надкрыльях прозрачные. Внутренний край мандибул черный.

Голова не строго гипогнатическая, у большинства экземпляров направлена более или менее сильно вперед и видна сверху. Поверхность неравномерно пунктирована, промежутки между точками большей частью примерно равны их диаметру или немного больше. Фронтклипеус не отделен ото лба бороздками, в дистальной части параллельносторонний; его передний край слабоогнутый. Верхняя губа небольшая, слабопоперечная; мандибулы небольшие. Лобные бугорки практически не развиты, плоские, очень широко расставлены. Лоб широкий, отношение ширины головы с глазами к минимальной ширине лба между глазами составляет 1.7. Глаза умеренно выпуклые, небольшие, почти овальные, с неглубокой вырезкой на внутреннем крае. Последний членик нижнечелюстных и нижнегубных щупиков заостренный. Усики нитевидные, в полтора раза короче тела. Предвершинные членики в 3.8 раза длиннее ширины, 5-й членик – в 3.5 раза. Соотношение длин члеников – 2.3 : 1.2 : 2.0 : 2.9 : 2.9 : 3.0 : 3.3 : 3.3 : 3.1 : 3.0 : 3.2 (1 единица = 0.14 мм); у голотипа не хватает вершинного членика в левом усике и трех вершинных члеников в правом усике.

Переднеспинка в 1.46 раза шире своей длины, покрыта неравномерной двойной пунктировкой: сравнительно крупными точками, промежутки между которыми равны 1–3 их диаметрам, и разреженной мелкой вторичной пунктировкой на этих промежутках. Наибольшая ширина переднеспинки немного впереди середины, бока округлены и широко окаймлены, окаймление немного не достигает переднего края. Передние углы немного выступают вперед и вбок, передняя щетинконосная пора находится на переднем крае выше угла. Нотостернальные швы в дистальной части стерты и трудноразличимы, но в виде слабой складки доходят до точки, в которой выступающий передний угол заканчивается снизу. Передний край переднегруди между тазиком и передним углом очень слабо выпуклый, почти прямой, спереди от внешнего края тазиков имеются зачаточные, очень узкие усиковые впадины. Гипомеры пунктированы. Межтазиковые отростки переднегруди и среднегруди сравнительно узкие, примерно в 1.5 раза уже тазика; отросток переднегруди пунктирован, среднегруди – гладкий, с выпуклым задним краем. Задние углы переднеспинки узко оттянуты назад, щетинконосные поры немного смещены к центру по заднему краю переднеспинки. Заднегрудь примерно в 1.5 раза длиннее отростка среднегруди.



Рис. 3. *Colaspoides* Laporte, вершина эдеагуса, вид сверху (1, 3, 5, 7, 9, 11); эдеагус, вид сбоку (2, 4, 6, 8, 10, 12).

1, 2 – *C. pseudodiffinis* L. Medv., голотип; 3, 4 – *C. paddis* Aslam (паратип *C. pseudodiffinis*);
 5, 6 – *C. pallidicornis* Tan et Zhou (паратип *C. pseudodiffinis*); 7, 8 – *C. prasinus prasinus* Lef., Лаос;
 9, 10 – *C. prasinus occidentalis* L. Medv., паратип (Palong); 11, 12 – *C. prasinus occidentalis* L. Medv.,
 паратип (Umphang).



Рис. 4. *Colaspedusa houaphanica* sp. n., голотип (1, 2) и паратип (4, 5);
Colaspoides pallidicornis Tan et Zhou, паратип (3).

1 – вершина эдеагуса, вид сверху; 2 – эдеагус, вид сбоку; 3, 5 – сперматека с дуктусом;
 4 – капсула сперматеки, увеличена, без дуктуса.

Щиток небольшой, блестящий, с несколькими точками пунктировки, его задний край в виде закругленного угла.

Надкрылья примерно в 1.4 раза длиннее их общей ширины и в 2.6 раза длиннее переднеспинки. Пунктировка собрана в неровные (местами кажущиеся сдвоенными) ряды, становящиеся правильными и глубоко врезанными в виде бороздок в задней четверти надкрылья. Междуядья выпуклые по всей поверхности надкрылий, особенно в задней четверти. Плечевые бугорки хорошо развиты, закрывают боковую кайму надкрылий под ними, но не выступают за контур тела, тело наиболее широкое даже слегка позади них. Базальная выпуклость почти незаметна, постбазальное вдавление отсутствует полностью. Окаймление эпиплевры в виде узкого ребрышка, отстоящего от края эпиплевры в базальной половине надкрылья и находящегося на ее крае в апикальной половине.

Ноги не утолщенные, бедра не вооруженные. Вершины всех голеней, угловидно вытянуты наружу, у задних сильнее прочих. Членики лапок самца очень слабо расширены, различие самцов и самок по этому признаку затруднено.

Брюшко без вторичнополовых образований. У самца 4-й и 5-й вентриты сравнительно длинные, на 5-м вентрите имеется неглубокая ямка. У самки 4-й вентрит сильно укорочен посередине и отделен от 5-го вентрита мембраной, косо уходящей вглубь брюшка. Базальная часть 5-го вентрита загнута внутрь брюшка таким образом, что они с мембраной 4-го вентрита образуют поперечный желоб. Пигидий без каких-либо следов продольной бороздки.

Эдеагус с небольшим зубчиком на вершине, немного расширен в апикальной части. Вентральная сторона эдеагуса гладкая, без каких-либо образований.

Яйцеклад короткий, почти не способен выворачиваться. Кокситы широкие, стилусы имеются, маленькие, значительно уже кокситов. Сперматека С-образная; и дуктус, и железа присоединяются к ее базальной части (canal). Дуктус очень длинный, свернут в клубок.

Длина тела: голотип – 6.1 мм, самцы – 5.5–6.1 мм, самки – 6.3–7.5 мм.

Э т и м о л о г и я. Название вида образовано от провинции Хуапхан в Лаосе, типовой территории.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Род *Colaspedusa* небольшой, выделен сравнительно недавно (Medvedev, 1998) и вместе с описанным здесь включает 3 вида. Описанные ранее два вида, *C. bicoloripes* L. Medvedev, 1998 и *C. verrucosa* L. Medvedev et Zoia, 2001 обитают в Малайзии и на юге Таиланда. Таким образом, *C. houaphanica* распространен севернее остальных видов этого рода. От двух других видов он легко отличается более упорядоченной пунктировкой надкрылий: у *C. bicoloripes* пунктировка на большей части надкрылий совершенно спутана, а у *C. verrucosa* разграничена довольно правильными рядами бугорков, но правильных рядов нигде не образует (Medvedev, Zoia, 2001). Форма эдеагуса, по-видимому, ограниченно применима для различения видов этого рода.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА COLASPEDUSA

- 1 (2). Пунктировка надкрылий в базальных 3/4 совершенно спутанная. Тело желто-коричневое, голени, вершины бедер и вершинные членики усиков черные. Длина тела: самцы – 4.8–5.9, самка – 7.1. Континентальная Малайзия, о. Пенанг
..... **C. bicoloripes** L. Medvedev.
- 2 (1). Пунктировка надкрылий упорядочена выпуклыми междуядьями или рядами бугорков. Окраска тела, ног и усиков желто-коричневая.

- 3 (4). Надкрылья с правильными рядами бугорков, более светлых, чем основной фон. Межтазиковый отросток переднегруди довольно широкий, шире каждого из тазиков. Длина тела (без головы): самец – 5.8, самки – 5.2–6.3 мм. Южный Таиланд **C. verrucosa** Medvedev et Zoia.
- 4 (3). Надкрылья с выпуклыми междурядьями. Ряды точек в базальных 3/4 частично неправильные, в вершинной четверти – совершенно правильные. Межтазиковый отросток переднегруди довольно узкий, примерно в полтора раза уже каждого из тазиков. Длина тела (без головы): самцы – 5.5–6.1 мм, самки – 6.3–7.5 мм. Северный Лаос **C. houaphanica** sp. n.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность всем коллегам, обеспечившим доступ к изученным коллекциям.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на основе коллекции ЗИН РАН в рамках темы государственного задания № 1021051302540-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aslam N. A. 1968. Nomenclatorial notes on Chrysomeloidea (Coleoptera). *Journal of Natural History* **2** (1): 127–129.
- Chen S. H. 1935. Study on Chinese eumolpid beetles. *Sinensia* **6** (3): 221–387.
- Komiya Y. 1991. Studies on the *Colaspoides*-species of Japan, Ryūkyū Archipelago and Taiwan (Coleoptera: Chrysomelidae-Eumolpinae). Part 2. *Transactions of the Shikoku Entomological Society* **19** (4): 139–150.
- Lea A. M. 1915. Notes on Australian eumolpides (Coleoptera, Chrysomelidae), with descriptions of new species. *Transactions of the Royal Society of South Australia* **39**: 102–339, pls. 5–8.
- Lefèvre É. 1890. Coléoptères. Clytridae, Eumolpidae. Часть статьи “Collection d’Insectes formée dans l’Indochine par M. Pavie” (p. 177–210). *Nouvelles Archives du Muséum d’Histoire Naturelle Publiées par m.m. les Professeurs-administrateurs de cet Établissement. Série 3-me* **2** [1890–1891]: 189–202.
- Medvedev L. N. 1998. New Chrysomelidae (Coleoptera) from Southeast Asia in the Hungarian Natural History Museum. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* **90**: 163–174.
- Medvedev L. N. 2004. Revision of the genus *Colaspoides* Laporte, 1833 (Chrysomelidae, Eumolpinae) from continental Asia. *Russian Entomological Journal* **12** (3) [for 2003]: 257–297.
- Medvedev L. N., Zoia S. 2001. A contribution to the knowledge of the oriental Chrysomelidae: two new species of Eumolpinae with description of a new genus (Coleoptera). *Bolletino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura. Serie II* **33** (1): 1–8.
- Smith F. P. 1870. A Vocabulary of Proper Names, in Chinese and English, of Places, Persons, Tribes, and Sects, in China, Japan, Corea, Annam, Siam, Burmah, the Straits and Adjacent Countries. Shanghai: Presbyterian Mission Press, ix + 72 p.
- Stanford E. 1908. Atlas of the Chinese empire containing separate maps of the eighteen provinces of China proper on the scale of 1 : 3,000,000 and of the four great dependencies on the scale of 1 : 7,500,000 together with an Index to all the names on the maps and a list of all protestant mission stations, &c. London: The China Inland Mission, xii + 22 + 16 p.
- Zhou H. Z., Tan J. J. 1997. Faunistic notes and three new species of Eumolpidae from Fujian Province, China (Coleoptera). *Acta Zootaxonomica Sinica* **22** (2): 189–193.

ON SOME SPECIES OF THE LEAF-BEETLE GENERA *COLASPOIDES*
LAPORTE, 1833 AND *COLASPEDUSA* L. MEDVEDEV, 1998
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE: EUMOLPINAE)

A. G. Moseyko, P. V. Romantsov

Key words: Coleoptera, Chrysomelidae, Eumolpinae, *Colaspoides*, *Colaspedusa*, new species.

SUMMARY

Two new species of the subfamily Eumolpinae, *Colaspoides patrikeevi* **sp. n.** from China and *Colaspedusa houaphanica* **sp. n.** from Laos are described. The type series of *Colaspoides pseudodiffinis* L. Medvedev, 2004 is shown to include, in addition to this species, specimens of *C. paddis* Aslam, 1968 and *C. pallidicornis* Tan et Zhou, 1997. The synonymy, variation and distribution of species of this complex, and also of the forms of the *C. prasinus* Lefèvre, 1890 complex (including the subspecies *C. p. occidentalis* L. Medvedev, 2004) are discussed. *Colaspoides prasinus prasinus* is recorded from China and Thailand for the first time. For most of the considered taxa, images of the habitus and genitalia are given.

УДК 595.768

**К СИСТЕМАТИКЕ ЖУКОВ-ДОЛГОНОСИКОВ РОДОВ
POLYDRUSUS GERMAR И *PAOPHILUS* FAUST (COLEOPTERA,
CURCULIONIDAE: ENTIMINAE)**

© 2022 г. Б. А. Коротяев,^{1*} Ж. Е. Мелешко^{2**}

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

*e-mail: korotyay@gambler.ru

² Белорусский государственный университет
Минск, 220050, Республика Беларусь

**e-mail: julitt07@mail.ru

Поступила в редакцию 10.02.2022 г.

После доработки 18.02.2022 г.

Принята к публикации 18.02.2022 г.

Южносибирские виды *Paophilus albilaterus* (Faust, 1882) и *P. hispidus* (Faust, 1882) перенесены в подрод *Eurodrusus* Korotyayev et Meleshko рода *Polydrusus* Germ., в котором образованы новые сочетания *Polydrusus albilaterus* (Fst.), **comb. n.** и *Polydrusus hispidus* (Fst.), **comb. n.**

Ключевые слова: *Paophilus*, *Eurodrusus*, *Polydrusus*, *Phyllobius*, *Angarophyllobius*, систематика, бескрылые виды.

DOI: 10.31857/S0367144522010117

Изучение ряда морфологических структур южносибирских *Paophilus albilaterus* (Faust, 1882) и *P. hispidus* (Faust, 1882) (рис. 1, 2, 3) показало значительные отличия этих видов от типового вида рода *Paophilus* Faust, 1891, *P. afflatus* (Boheman, 1833), и вместе с тем большое сходство во всех основных признаках с представителями подрода *Eurodrusus* Korotyayev et Meleshko, 1997 рода *Polydrusus* Germ. (Коротяев, 1979; Коротяев, Meleshko, 1997), особенно с его типовым видом, *Polydrusus confluens* Steph. (рис. 1, 1). Мы долго не могли решить, включить ли эти два вида в состав подрода *Eurodrusus* или же обособить в составе самостоятельного таксона родовой группы в трибе Polydrusini наряду с родами *Eusomostrophus* Tournier, 1878, *Edmundia* Faust, 1891 и *Pareusomus* Arnoldi, 1964, которые должны быть перенесены в эту трибу из Sciarphilini ввиду их явного родства с *Polydrusus*. Мы приняли первое из этих двух решений после описания в 2021 г. из Саяно-Шушенского биосферного заповедника на юге Красноярского края двух близко родственных бескрылых видов северо- и центральноазиатского подрода *Angarophyllobius* Korotyayev et Egorov, 1977 рода *Phyllobius* Germar, 1823 (Коротяев и др., 2021; рис. 2, 2, 3). Характер и степень морфологических преобразований в связи с утратой крыльев, распространение и даже, возможно, взаимное расположение ареалов этих видов, *Phyllobius ryvkini* Кор. и *Ph. shikalovae* Кор., очень сходны с теми, которые характерны для *Paophilus albilaterus* и *P. hispidus*. Эти



Рис. 1. *Polydrusus (Eurodrusus)* spp.

1 – *P. confluens* Steph., самка; 2 – *P. albilaterus* (Fst.), самка: Республика Алтай, перевал Чемал; 3 – *P. hispidus* (Fst.), самка: Хакасия, Ширинский р-н. Фото К. В. Макарова.



Рис. 2. *Phyllobius (Angarophyllobius) spp.*

1 – *Ph. mongolicus* Egorov et Korotyaev, самка, Тува; *2* – *Ph. ruykini* Korotyaev, самец; *3* – *Ph. shikalovae* Korotyaev, самец. *1* – фото Г. Э. Давидьяна; *2, 3* – фото К. В. Макарова.

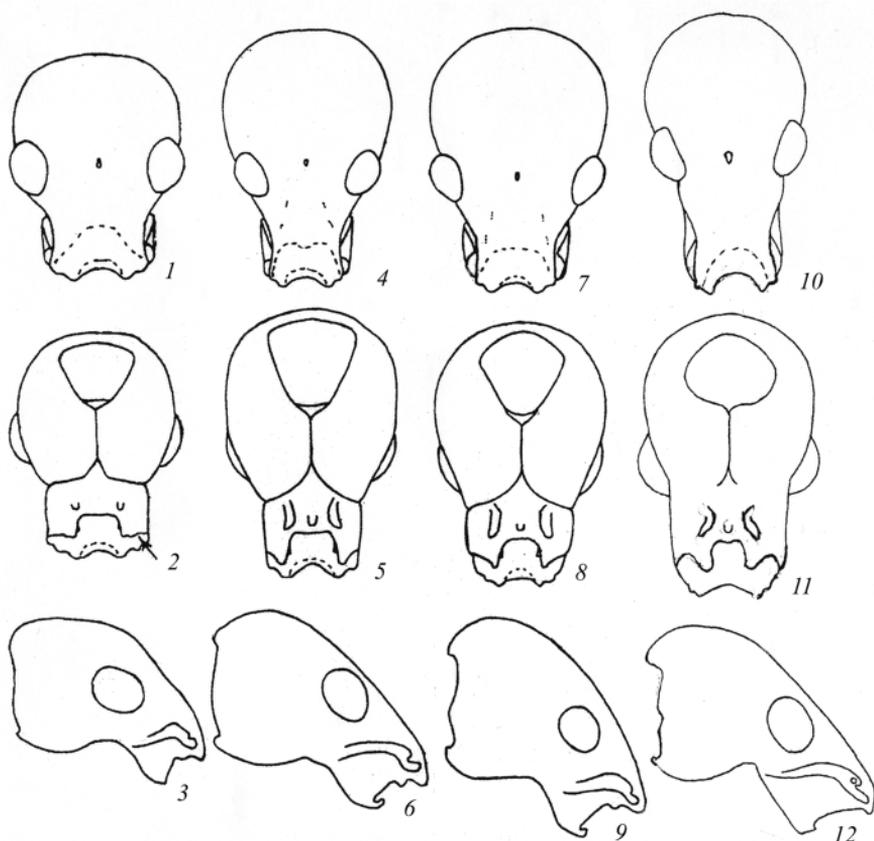


Рис. 3. *Paophilus afflatus* (Boh.) и *Polydrusus* spp., голова сверху (1, 4, 7, 10), снизу (2, 5, 8, 11) и сбоку (3, 6, 9, 12).

1–3 – *Paophilus afflatus*, 4–6 – *Polydrusus albilateralis* (Fst.), 7–9 – *P. hispidus* (Fst.), 10–12 – *P. confluens* Steph.

две пары видов из разных триб подсем. Entiminae настолько сходны габитуально, что с уверенностью различить их можно только внимательно изучив строение усиковых ямок (у *Phyllobius*) и бороздок (у *Polydrusus*), а также рукояти усиков, направленной выше глаз у *Phyllobius* и ниже их – у *Polydrusus*.

Paophilus albilateralis довольно обычен и широко распространен на юге Западной и крайнем юго-западе Восточной Сибири (Legalov, 2020) (в западной Туве; первый автор собирал его восточнее пос. Тэли в 1971 г.); *P. hispidus* в коллекции ЗИН на порядок менее обилён, но известен по 1 экз. из окрестностей Красноярска и также собран первым автором в западной Туве – близ пос. Кызыл-Мажалык 3 июля 1970 г. Оба вида распространены и на Алтае. Возможно, как и *P. confluens*, они связаны с бобовыми, но едва ли с караганой, на которой первый автор много собирал в Туве в 1979 и 1980 гг. и эти виды не встретил. Скорее они связаны с травянистыми бобовыми: по воспоминаниям первого автора, это может быть растущая на осыпях *Vicia costata*.

Близкие к *Paophilus albilateralis* и *P. hispidus* виды из Казахстана и Киргизии, *P. indutus* Faust, 1894, *P. dshungaricus* Bajtenov, 1974 и *P. ketmenicus* Bajtenov, 1974, также долж-

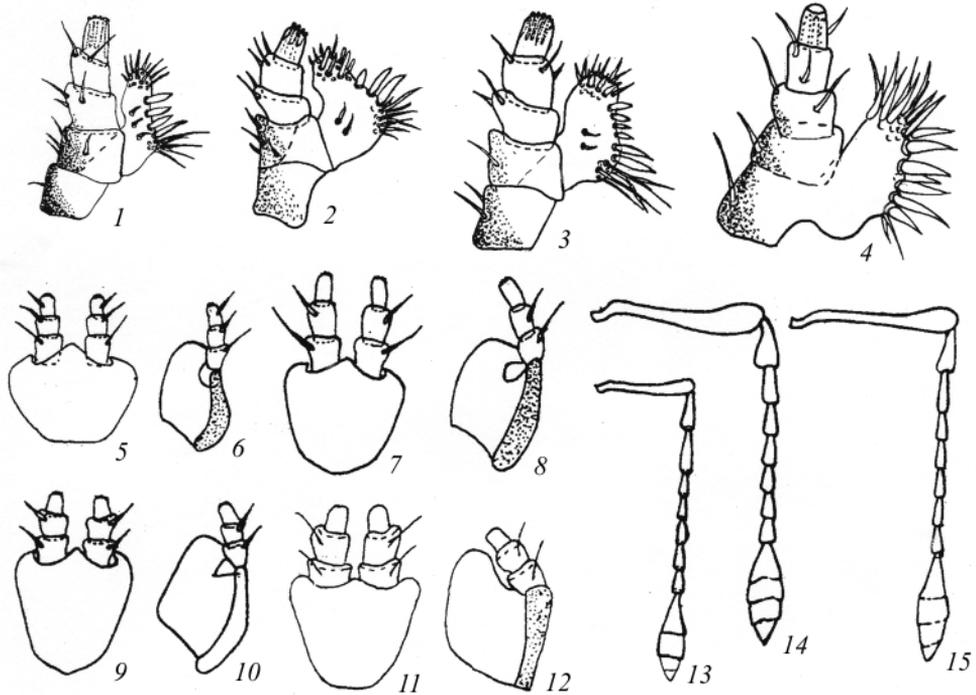


Рис. 4. *Paophilus afflatus* (Boh.) и *Polydrusus* spp., максилла (1–4), нижняя губа сверху и сбоку (5–12) и усик (13–15).

1, 5, 6, 13 – *Paophilus afflatus*; 2, 7, 8, 14 – *Polydrusus albilateralis* (Fst.); 3, 9, 10, 15 – *P. hispidus* (Fst.); 4, 11, 12 – *P. confluens* Steph.

ны быть перенесены в подрод *Eurodrusus*, но мы откладываем это таксономическое решение до более подробного обоснования.

Paophilus afflatus (Boheman, 1833) (рис. 3, 1–3; 4, 1, 5, 6, 13; 5, 1, 5; 6, 1, 4; 8, 1, 2).

С а м е ц. Головная капсула овальная, в крупной пунктировке; длина головотрубки меньше ширины (рис. 3, 1), переход от головной капсулы к головотрубке плавный. Лоб плоский, с точковидной ямкой в центре. Сросшиеся в один гулярные швы доходят до основания головотрубки, расходятся и продолжают по направлению к усиковым бороздкам. Тенториальные ямки очень маленькие, отросток суставной мандибулярной выемки сглажен, из-за чего вершинный край головотрубки с вентральной стороны по бокам почти прямой (на рис. 3, 2 показан стрелкой). Глаза крупные, выпуклые. Усиковые бороздки короткие, их верхний край посередине резко и почти перпендикулярно оси головотрубки загнут книзу (рис. 3, 3). Усики тонкие (рис. 4, 13), рукоять вдвое короче жгутика и доходит только до середины глаза. Членики жгутика удлинненные, 1-й чуть короче 2-го и равен ему по ширине; 3–7-й членики вдвое короче 2-го, длина их почти вдвое больше ширины. Булава веретеновидная, длина ее в 3.5 раза больше ширины. Мандибулы узкие, небольшие, на внешней стороне несут 3 длинных и 2 или 3 коротких щетинки.

Максиллы с узкой вытянутой малой, на внешнем крае которой расположены 14 коротких волосковидных щетинок; на жевательной поверхности 4 лациниальных зубца

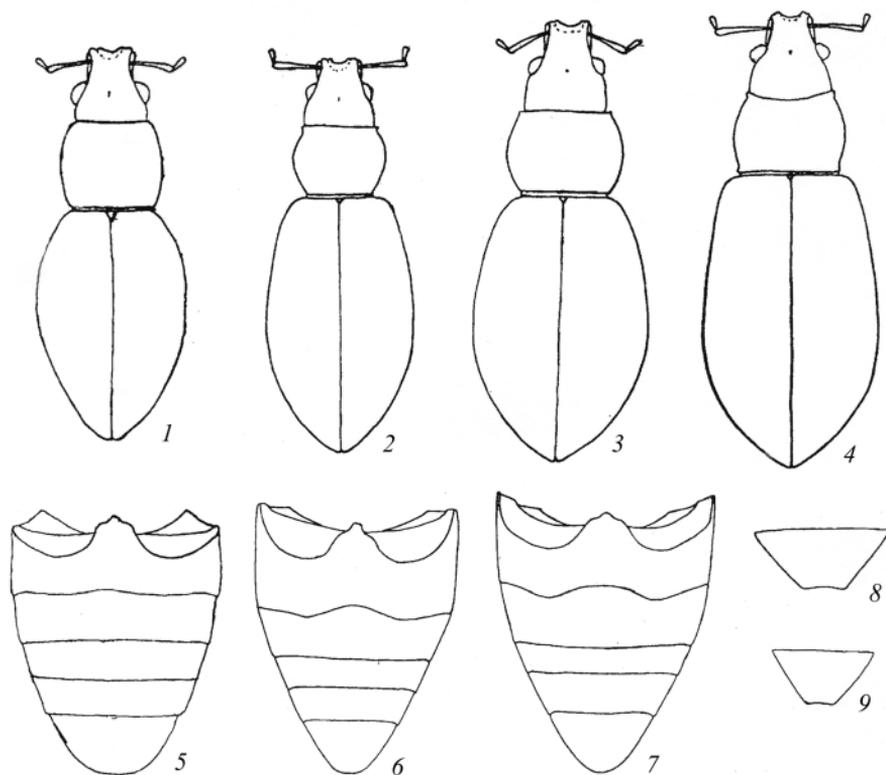


Рис. 5. *Paophilus afflatus* (Boh.) и *Polydrusus* spp., контур тела (1–4), брюшко снизу (5–7) и анальный стернит самца (8, 9).

1, 5 – *Paophilus afflatus*; 2, 6, 8 – *Polydrusus albilateralis* (Fst.); 3, 7, 9 – *P. hispidus* (Fst.); 4 – *P. confluens* Steph.

и 5 длинных щетинок, а также 2 ряда коротких склеротизованных щетинок (рис. 4, 1). Нижняя губа широкая, трапециевидная, прементум без щетинок; нижнегубные щупики цилиндрические, формула щетинок на них 1–1–1 (рис. 4, 5, 6), на последнем членике щупика 6 сенсилл.

Переднеспинка почти равной длины и ширины, слабо и равномерно округлена по бокам (рис. 5, 1), в крупной пунктировке.

Щиток маленький, треугольный, с округленной вершиной.

Надкрылья без плечевых бугорков, выпуклые, за серединой резко сужаются (рис. 5, 1). Боковой край надкрылий почти прямой. Крылья полностью редуцированы.

Стерниты брюшка выпуклые, шов между первыми двумя стернитами прямой (рис. 5, 5). Анальный стернит округлен на вершине.

Метэндостернит с укороченным тонким стеблем, маленькими ламинами, небольшим вентральным выступом и сильно раздвинутыми сухожилиями (рис. 6, 4).

Ноги средней длины; бедра умеренно утолщены, с небольшим бугорком на месте зубца. Голени в поперечном сечении овальные, по внутреннему краю слегка выемчатые. Вершины голеней с небольшим мукро, вооружены шпорами: передние – одной, средние и задние – двумя. Первые два членика лапки удлиненные (рис. 6, 1), 1-й вдвое

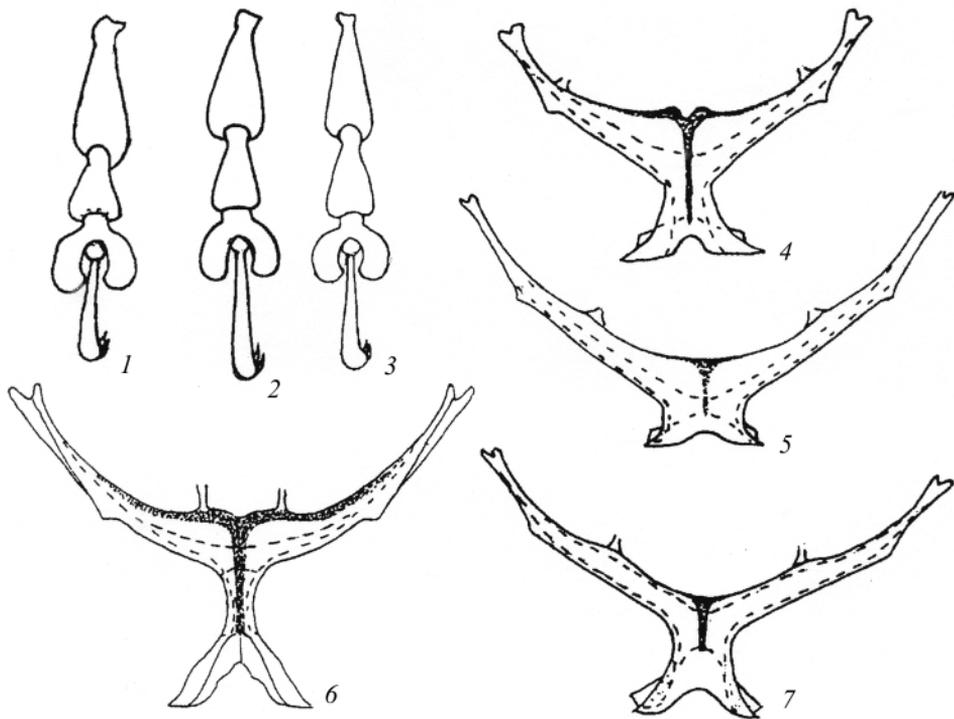


Рис. 6. *Paophilus afflatus* (Boh.) и *Polydrusus* spp., лапка (1–3) и метэндостернит (4–7).
1, 4 – *Paophilus afflatus*; 2, 5 – *Polydrusus albilaterus* (Fst.); 3, 7 – *P. hispidus* (Fst.); 6 – *P. confluens* Steph.

длиннее 2-го; 2-й и 3-й членики равной длины, коготковый членик чуть короче 1-го. Коготки сросшиеся.

Пенис сильно склеротизован, сильно изогнут, резко сужен на вершине (рис. 8, 1, 2), почти равен по длине аподемам.

Polydrusus (Eurodrusus) albilaterus (Faust, 1882), comb. n. и ***Polydrusus (Eurodrusus) hispidus*** (Faust, 1882), comb. n.

Polydrusus albilaterus и *P. hispidus* сходны и отличаются от *Paophilus afflatus* более широкой и короткой головной капсулой с мелкой пунктировкой; более узкой и длинной головотрубкой, длина которой у *P. albilaterus* больше ширины, а у *P. hispidus* равна ей; менее крупными и сильнее повернутыми вперед глазами (рис. 3, 4, 7). На вентральной стороне у вершины головотрубki есть небольшое вдавление, хорошо выраженный отросток суставной мандибулярной выемки, тенториальные ямки крупные (рис. 3, 5, 8). Усиковые бороздки плавно загибаются под нижний край глаза (рис. 3, 6, 9). Рукоять усика доходит до заднего края глаза и на треть короче жгутика (рис. 4, 14, 15) 1-й членик жгутика расширен на вершине и чуть длиннее 2-го; 3–7-й членики равной длины и на треть короче 1-го.

В строении ротового аппарата также есть отличия от *Paophilus afflatus*. Мандибулы умеренно широкие; максиллы с расширенной малой (рис. 4, 2, 3). Нижняя губа трапециевидной формы, но более узкая. Формула щетинок нижнегубных щупиков 1–1–0

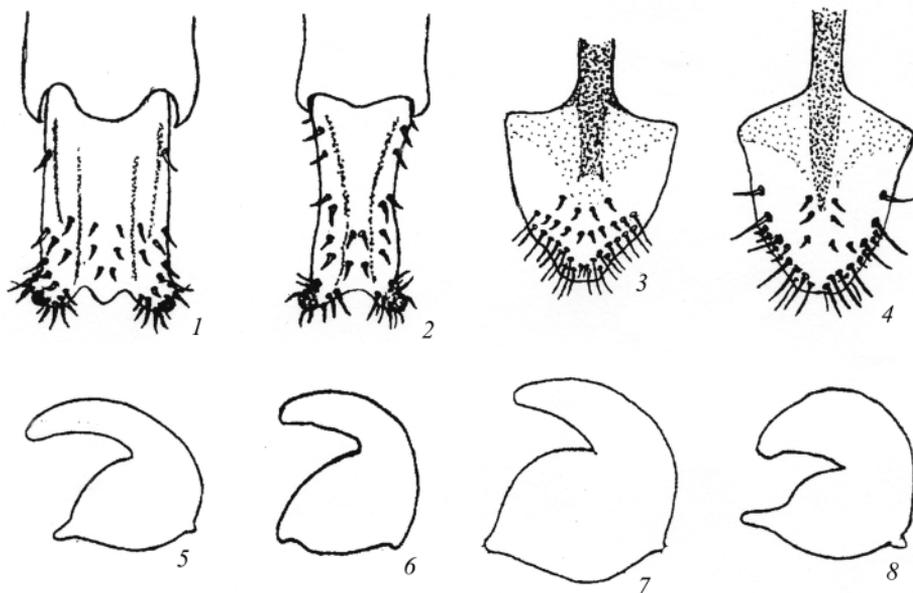


Рис. 7. *Polydrusus* spp., яйцеклад (1, 2), spiculum ventrale (3, 4) и сперматека (5–8).

1, 3, 5 – *Polydrusus albilateralis* (Fst.); 2, 4, 6 – *P. hispidus* (Fst.); 7 – *P. confluens* Steph.; 8 – *P. pulchellus* Steph.

(рис. 4, 7–10), на последнем членике щупика у *P. albilateralis* 11, а у *P. hispidus* 12 – сенсилл.

Переднеспинка у обоих видов слабопоперечная, в мелкой пунктировке, с округленными боками (рис. 5, 2, 3). Надкрылья в средней части и позади нее расширяются, плечевые бугорки довольно сильно округлены. Боковой край надкрылий слабо S-образно изогнут. Крылья редуцированы до узкой мембранозной полоски.

Стерниты брюшка плоские, шов между базальными стернитами изогнут, анальный стернит у самок с округленной (рис. 5, 6, 7), а у самцов с усеченной вершиной (рис. 5, 8, 9).

Метэндостернит отличается слабее раздвинутыми сухожилиями и длинными, равномерно расширенными ручками (рис. 6, 5, 7).

Бедрa у *P. hispidus* и *P. albilateralis* с очень маленьким зернышковидным зубчиком, иногда заметным только на передней паре. Голени у обоих видов с небольшим мукро, без шпор. Отличаются также пропорции члеников лапки – 1-й членик почти на треть длиннее 2-го; 3-й чуть короче 2-го, коготковый членик равен по длине 1-му (у *P. albilateralis*) или чуть длиннее его (у *P. hispidus*) (рис. 6, 2, 3). Пенис у обоих видов умеренно склеротизован и изогнут, на вершине плавно сужается (рис. 8, 3–6); аподемы длиннее пениса.

Все перечисленные признаки, отличающие *Polydrusus hispidus* и *P. albilateralis* от *Paophilus afflatus*, в свою очередь сближают их с видами подрода *Eurodrusus*, имеющими подобное строение головы, ротового аппарата (форму и хетотаксию максилл и нижней губы), ног (наличие небольшого зубца на бедре или бугорка, отсутствие шпор на голених, пропорции члеников лапки) и брюшка. Кроме того, *P. albilateralis* и

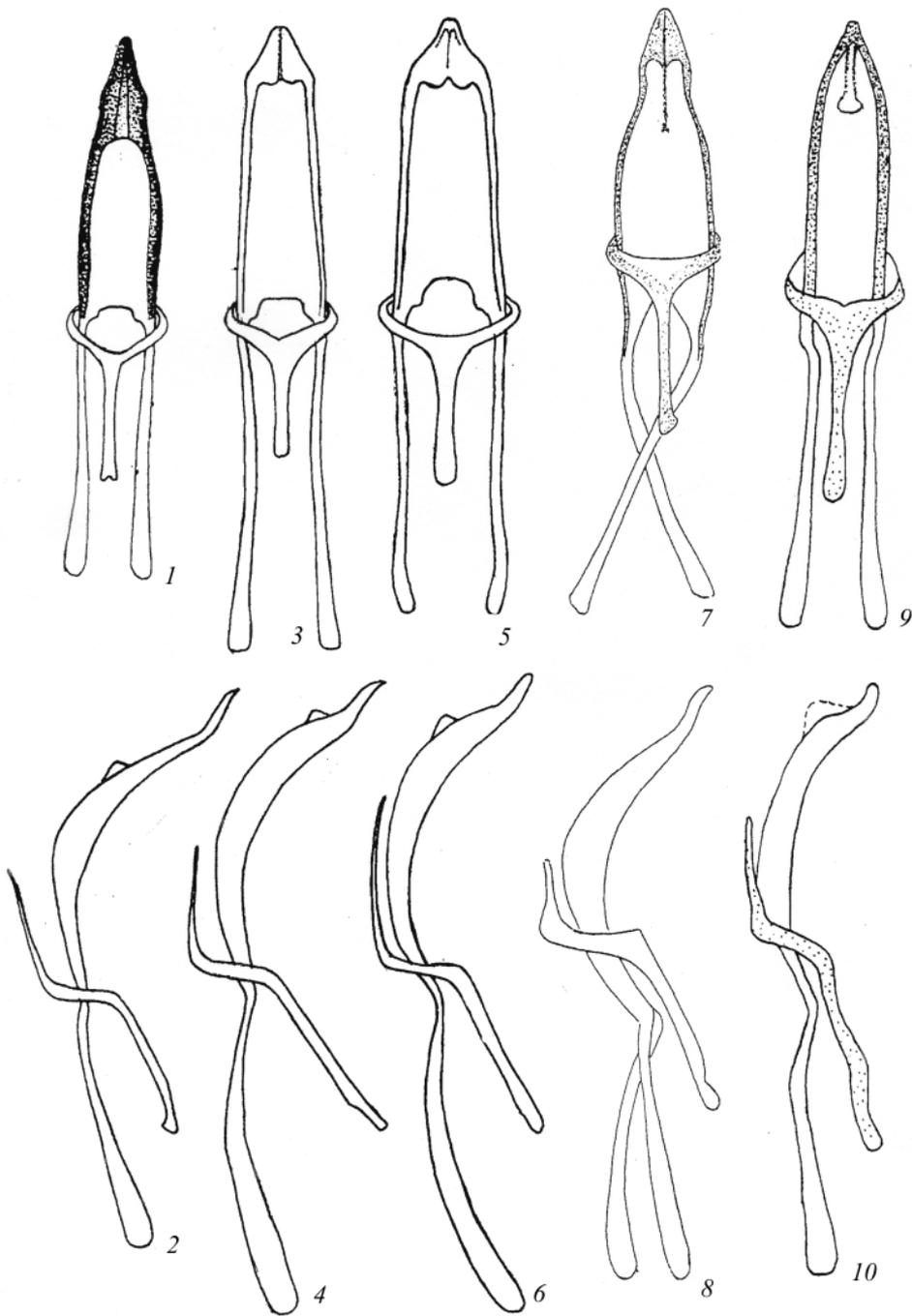


Рис. 8. *Paophilus afflatus* (Boh.) и *Polydrusus* spp., эдеагус снизу (1, 3, 5, 7, 9) и сбоку (2, 4, 6, 8, 10).

1, 2 – *Paophilus afflatus*; 3, 4 – *Polydrusus albilateralis* (Fst.); 5, 6 – *P. hispidus* (Fst.); 7, 8 – *P. confluens* Steph.; (9, 10) – *P. pulchellus* Steph.

P. hispidus сходны с видами подрода *Eurodrusus* по строению метэндостернита, но стебель его короче, чем у *Polydrusus confluens* (рис. 6, б). Длина стебля метэндостернита различается и у других близких видов рода *Polydrusus* (Мелешко, 2015). У сибирских видов есть сходство с *P. confluens* и в строении гениталий обоих полов. Яйцеклад у них слеротизован, стили окружены короткими хетами (рис. 7, 1, 2). Spiculum ventrale плавно сужается к вершине (рис. 7, 3, 4). Сперматека у *P. albilaterus* и *P. hispidus* толстая, с широко раздвинутыми и очень маленькими collum и ramus (рис. 7, 5, б), как у *P. confluens* и *P. pulchellus* Stephens, 1831 (рис. 7, 7, 8). По форме пениса оба вида более сходны с *P. pulchellus* (рис. 8, 9, 10) и отличаются от *P. confluens*, у которого пенис с перетяжкой у вершины (рис. 8, 7, 8).

По габитусу, опушению и строению головы *P. hispidus* ближе к *P. pulchellus*, а *P. albilaterus* – к *P. confluens*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко благодарны за изготовление фотографий жуков Г. Э. Давидьяну (Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, С.-Петербург, Пушкин) и К. В. Макарову (Московский государственный педагогический университет), сделавшему также ряд полезных замечаний к тексту статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа Б. А. Коротяева выполнена на основе коллекции ЗИН в рамках государственного задания № 1021051302540-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Коротяев Б. А. 1979. К познанию жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Монголии и сопредельных с ней территорий. I. Насекомые Монголии. Вып. 6. Л.: Наука, с. 135–183.
- Коротяев Б. А., Шикалова Е. А., Дорофеев В. И. 2021. Новые и малозвестные виды долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) из Саяно-Шушенского биосферного заповедника и Тувы. Энтомологическое обозрение **100** (4): 891–906.
<https://doi.org/10.31857/S0367144521040134>
- Мелешко Ж. Е. 2015. Особенности строения метэндостернита у видов рода *Polydrusus* Germ. (Curculionidae). Труды Белорусского государственного университета **10** (1): 271–276.
- Korotyaev B. A., Meleshko J. Ye. 1997. On the systematics of the weevil genus *Polydrusus* (Coleoptera: Curculionidae). Zoosystematica Rossica **6** (1/2): 275–286.
- Legalov A. A. 2020. Revised checklist of weevils (Coleoptera: Curculionoidea excluding Scolytidae and Platypodidae) from Siberia and the Russian Far East. Acta Biologica Sibirica **6**: 437–549.
<https://doi.org/10.3897/abs.6.e59314>

ON THE SYSTEMATICS OF THE WEEVIL GENERA *POLYDRUSUS* GERMAR AND *PAOPHILUS* FAUST (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: ENTIMINAE)

B. A. Korotyaev, J. Ye. Meleshko

Key words: *Paophilus*, *Eurodrusus*, *Polydrusus*, *Phyllobius*, *Angarophyllobius*, systematics, wingless species.

SUMMARY

Southern Siberian weevils *Paophilus albilaterus* Faust, 1882 and *P. hispidus* Faust, 1882 are transferred to the subgenus *Eurodrusus* Korotyaev et Meleshko, 1997 of the genus *Polydrusus* Germ. in which the following new combinations are formed: *Polydrusus albilaterus* (Faust, 1882), **comb. n.** and *Polydrusus hispidus* (Faust, 1882), **comb. n.**

УДК 595.771

**НОВЫЙ ВИД РОДА *BIBIO* GEOFFROY, 1764 – *B. KURENTZOVI*
SP. N., БЛИЗКИЙ К *B. CONSANGUINEUS* LOEW, 1869
(DIPTERA, BIBIONIDAE)**

© 2022 г. Н. П. Кривошеина

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

Поступила в редакцию 25.03.2021 г.

После доработки 18.11.2021 г.

Принята к публикации 18.11.2021 г.

Уточнены диагностические признаки *Bibio consanguineus* Loew, впервые найденного на Северном Кавказе. Описан новый вид *Bibio kurentzovi* sp. n. из Восточной Сибири и с Дальнего Востока России. Оба вида характеризуются затемненными бурыми крыльями, но различаются по строению шпор передних голеней, жилкованию крыла и строению гениталий.

Ключевые слова: *Bibio kurentzovi* sp. n., *Bibio consanguineus*, строение гениталий, тергит 9, церки, гипопрокт, эдеагус, жилкование крыла, шпоры передних голеней.

DOI: 10.31857/S0367144522010129

Bibio consanguineus Loew, 1869 относится к группе видов *B. pomonae* (Fabricius, 1775), характеризующейся темноокрашенным телом, за исключением рыжих бедер, и удлиненной поперечной жилкой *b-r*, обычно в 2 раза превышающей по длине поперечную жилку *r-m*. Вид хорошо отличается от других представителей этой группы равномерно окрашенным бурым крылом с более темным передним краем. Он был описан по материалу из горных районов Грузии (Ахалцихе) (Loew, 1869), и известно о нем было очень мало. Ранее *B. consanguineus* считался подвидом *B. pomonae* (Duda, 1930), в дальнейшем его рассматривали как транспалеарктический вид (Кривошеина, 1969; Krivosheina, 1986).

Автором был исследован материал по видам рода *Bibio* Geoffroy, 1764 с затемненными крыльями с территорий Северного Кавказа, Забайкальского края, Амурской обл. и юга Приморского края в коллекции Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН и в Зоологическом музее Московского государственного университета (Москва). Впервые проведено сравнительное изучение гениталий самца и выявлены различия в строении тергита 9, эдеагуса, церок, а также в строении шпор передних голеней и жилковании крыла у экземпляров из европейской и азиатской частей России, что позволило описать новый для науки вид *B. kurentzovi* sp. n.

Bibio kurentzovi N. Krivosheina, sp. n. (рис. 1, 1–3; 2, 1–6).

Материал. Голотип, ♂: **Россия, Приморский край**, ст. Приморская, заповедник «Кедровая Падь», лёт на свет, 16.IX.1968 (Н. Кривошеина). Паратипы: там же, 15.IX.1968 (Н. Кривошеина), 1 ♂; 15 и 17.IX.1968 (Н. Кривошеина), 2 ♀. **Россия. Забайкальский край**, Сохондинский заповедник, 5.VIII.1982 (В. Красильников), 1 ♂. *Амурская обл.* Зезя, 7.VIII.1975 (М. Данилевский), 1 ♂.

Голотип и паратипы нового вида хранятся в Зоологическом музее МГУ (Москва).

Самец, голотип. Тело черное, бедра рыжие, крыло светло-бурое с более темным передним краем, плечевой бортик бурый. Опушение тела черное, густое и длинное.

Голова. Черная, сверху шаровидная, с глазами голоптического типа. Антенны черные, флагеллум 8-члениковый. Щупики черные, с длинным цилиндрическим последним члеником, по длине в 5 раз превышающим ширину. Предпоследний членик на четверть короче последнего и немного длиннее предшествующего. Опушение головы черное, опушение глаз темно-бурое. Длина волосков опушения глаз не превышает длину первых двух члеников антенн, опушение головы длиннее, особенно с вентральной стороны.

Грудь. Черная, плечевой бортик бурый. Среднеспинка черная с тонкими поперечными и продольными микробороздками, более густыми и тонкими ближе к боковой стороне: средний и задний отделы среднеспинки блестящие, сбоку в мелкой пунктировке. На среднеспинке опушение образует 4 продольных ряда, разделенных широкими голыми полосками. В переднем отделе среднеспинки волоски немного, а в заднем – в 1.5 раза длиннее, чем волоски на глазах. Анэпистерны с густым пучком волосков. Волоски на щитке немного превосходят его по длине.

Крыло. Светло-бурое с легким желтоватым оттенком и более темным передним краем. Костальная ячейка перед субкостой бурая, а за субкостой светлая, прозрачная. Радиальная ячейка и расширенная часть передней базальной ячейки также бурые. Участок мембраны крыла непосредственно за передней базальной ячейкой с беловатой продольной полоской. Остальная поверхность крыла светло-бурая, с легким желтоватым оттенком. Передние жилки (костальная и радиальные) темно-бурые, задние (медиальные и кубитальная) – светло-бурые, с желтоватым оттенком (рис. 1, 1). Крыловой глазок узкий, бурый в центре, темно-бурый, почти черный по краю, темнее поверхности костальной ячейки, смещен к вершине крыла от уровня соприкосновения поперечных жилок *b-r* и *r-m*. Участок радиальной жилки перед глазком (*S*) в 1.5 раза короче глазка. Поперечная радиальная жилка *b-r* немного более чем вдвое длиннее *r-m*. Жужжальца черные.

Конечности. Коксы и трохантеры черные, бедра рыжие, голени и лапки темно-бурые, сочленения голеней с бедрами черные. Длина задних голеней почти в 3 раза превосходит длину метатарсуса (8.5 : 3.0). Шпоры передних голеней рыжие, узкие, вершина внутренней шпоры достигает середины наружной шпоры (за основание наружной шпоры принимается ее граница с вершиной голени). Наружная шпора и метатарсус в основании практически равной ширины (рис. 1, 2). Длинные и густые волоски расположены на передних коксах, где на передней поверхности их длина достигает ширины коксы, а на задней поверхности превышает ширину коксы почти в 1.5 раза; на остальных коксах волоски значительно короче. Длина волосков передних бедер составляет до половины ширины бедра, на средних бедрах длина волосков большей частью равна ширине бедра, но у части волосков в 1.5 раза превосходит ее. Волоски и щетинки на задних бедрах и всех лапках значительно короче.

Брюшко. Темно-бурое, боковые края тергитов немного светлее. Волоски на брюшке короче, чем на щитке.

Гениталии (рис. 2). Тергит 9 с двумя закругленными асимметричными лопастями (рис. 2, 3). Поверхность лопастей с длинными, довольно густыми щетинками, расположенными

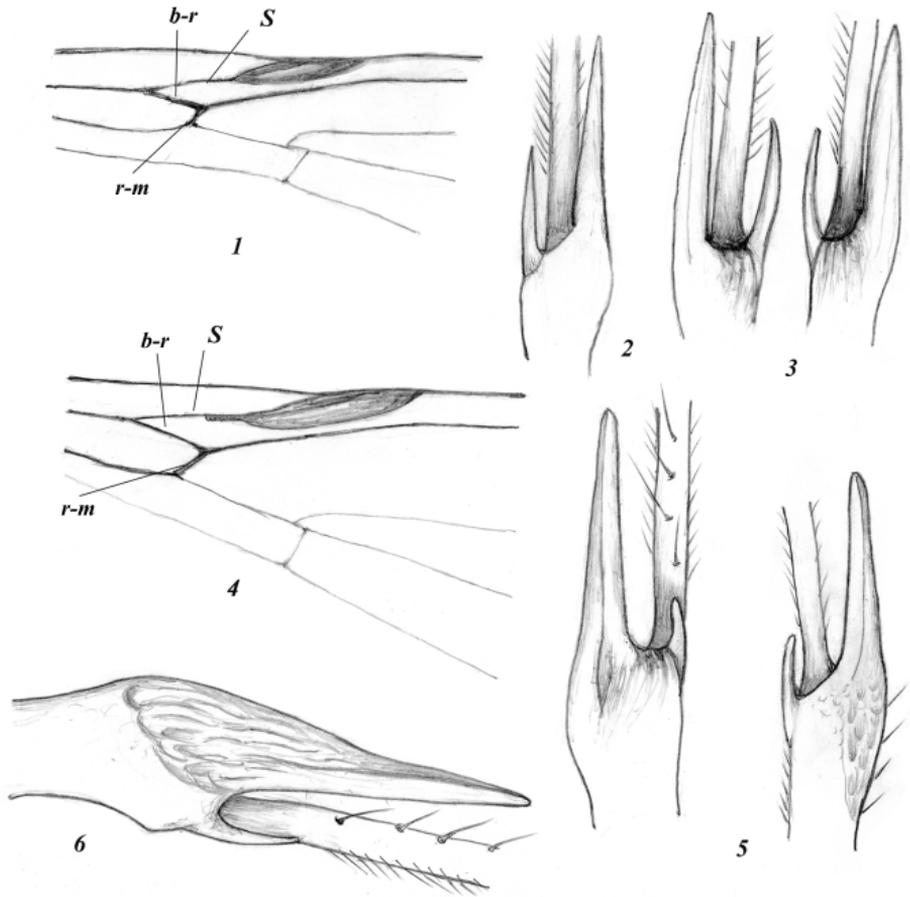


Рис. 1. *Bibio kurentzovi* sp. n. (1–3) и *B. consanguineus* Loew (4–6).

1, 4 – передний край крыла самца; 2, 5 – шпоры передних голеней самца; 3, 6 – шпоры передних голеней самки.

b-r – базально-радиальная поперечная жилка, *r-m* – радиально-медиальная поперечная жилка, *S* – отрезок радиальной жилки перед глазком.

преимущественно на их внутренней стороне в вершинной половине. Лопasti разделены конусо-видной выемкой, равномерно сужающейся к основанию тергита и закругленной на дне. Глубина выемки составляет $2/3$ высоты тергита. Поверхность тергита вдоль выемки светлая, участок тергита непосредственно под выемкой с единичными мелкими шипиками, окруженными голыми, лишенными волосков и шипиков участками (рис. 2, 4). Стернит 9 с глубокой выемкой по наружному краю (рис. 2, 1), глубина вырезки составляет $2/3$ ее ширины. Наружная поверхность среднего отдела стернита с многочисленными короткими рассеянными волосками и редкими щетинками. Вдоль средней линии стернита волоски немного гуще. Гоностили дуговидно изогнуты или почти прямые, длина их суженной части слегка превышает длину расширенного основания (рис. 2, 6). Аподема гонококситы с расширенным вершинным отделом и стержневидным основанием. Церки широкие, их длина немного превышает ширину, вершина закруглена, слегка срезана с внутренней стороны (рис. 2, 2). Поверхность церок с тонкими короткими волосками, более длинными вдоль их внутреннего края. Вершина церок с длинными крепкими щетинками. Гипопрокт в виде полупрозрачной пластинки с затемненной треугольной площадкой в основа-

нии. Поверхность площадки в переднем отделе с овальными голыми поперечными затемненными мелкими пластинками, а в среднем отделе с более крупными пластинками, несущими тупые и невысокие черные бугорки. Сбоку от треугольной площадки расположены бугорки, несущие на вершине по 2–5 тонких волосков. Эдеагус широкий, с тупой закругленной вершиной и параллельными боковыми сторонами (рис. 2, 5), в базальной половине постепенно сужается и соединен с узкой короткой трубкой аподемы эдеагуса. Длина его вершинного отдела у голотипа относится к длине сужающегося базального отдела и к длине аподемы эдеагуса как 20 : 10 : 11. У паратипов соотношение частей лишь слегка варьирует (18 : 9 : 8; 21 : 9 : 10; 19 : 11 : 10). Во всех случаях расширенная часть занимает практически половину длины эдеагуса, включая аподему. Парамеры в виде двух пар дуговидно изогнутых стержней (рис. 2, 5). Одна пара сильно склеротизована и немного расширена на примыкающем к эдеагусу конце; второй ее конец со склеротизованным темным крючком соединен через многокамерные структуры со стержневидным отделом аподемы гонококситы. Вторая пара парамер слабо склеротизована, ее расширенный конец соединен с комплексом камер аподемы гонококситы; второй, светлый тонкий и заостренный конец располагается параллельно расширенной части эдеагуса и доходит до вершинного отдела его оболочки. Парамеры соединены лентовидной, слабо склеротизованной пластинкой, расположенной в обычном положении на уровне среднего отдела эдеагуса. Парамеры вместе с эдеагусом прикрыты полупрозрачной колоколовидной оболочкой.

Длина тела 9.5–10 мм.

Примечание. Наблюдаются небольшие вариации в окраске и строении тела у паратипов. Так, окраска плечевого бортика может быть от темно-желтой до бурой. Поперечная радиальная жилка *b-r* в 1.5–3.0 раза длиннее *r-m*. Длина отрезка радиальной жилки перед глазком (*S*) немного превосходит длину глазка, равна ей или в 1.5 раза меньше. Медиальная поперечная жилка обычно отходит за развилком, реже – перед ним. Длина задних голеней иногда немного более чем втрое превосходит длину метатарсуса (8 : 2.5). Вырезка тергита 9 иногда сужена в основании.

Самка. Голова. Черная, удлиненная, с глазами дихоптического типа, плоской дорсальной поверхностью, с массивным, высоким глазковым бугорком; длина затылочного отдела достигает длины лба. Ширина лба равна общей ширине глаз (вид сверху). Треугольный передний отдел лба не блестящий, на всем протяжении с хорошо видимыми четкими поперечными бороздками. Небольшой бугорок расположен на вершине треугольного выступа. Вся остальная поверхность лба матовая, в мелкой пунктировке. Передняя половина лба между черным треугольником и средним отделом с тонкими поперечными морщинками и единичными щетинками без бугорков в основании. Щетинки на участке лба между его средним отделом и глазковым бугорком с четкими возвышениями в основании. Длина редких щетинок в передней половине лба равна высоте глазкового бугорка, длина щетинок перед бугорком немного превосходит ее. Густой пучок щетинок, расположенных в заднем отделе глазкового бугорка, наклонен вперед и не достигает переднего края бугорка.

Грудь. Черная, плечевой бортик буровато-рыжий на всем протяжении. Среднеспинка с более короткими, чем у самца, волосками. Длина волосков в переднем отделе среднеспинки не превышает их длину в среднем отделе лба, на заднеспинке – равна длине волосков перед глазковым бугорком, на щитке – не более 2/3 его длины.

Крыло. Окраска крыла немного интенсивнее, чем у самца. Наиболее темные, бурые участки – передний край костальной ячейки перед субкостой, радиальная ячейка и передняя базальная. Узкая продольная светлая полоска расположена непосредственно за базальной ячейкой. Остальная поверхность крыла светло-бурая, с желтоватым оттенком. Передние жилки (костальная и радиальные) темно-бурые, задние (медиальные и кубитальная) желтые. Поперечная радиальная жилка *b-r* в 2 раза длиннее *r-m*. Отрезок радиальной жилки перед глазком (*S*) в 1.5 раза короче глазка. Крыловой глазок темный и слегка смещен к вершине крыла, располагаясь дистальнее уровня соприкосновения *b-r* с *r-m*. Жужжальца черные.

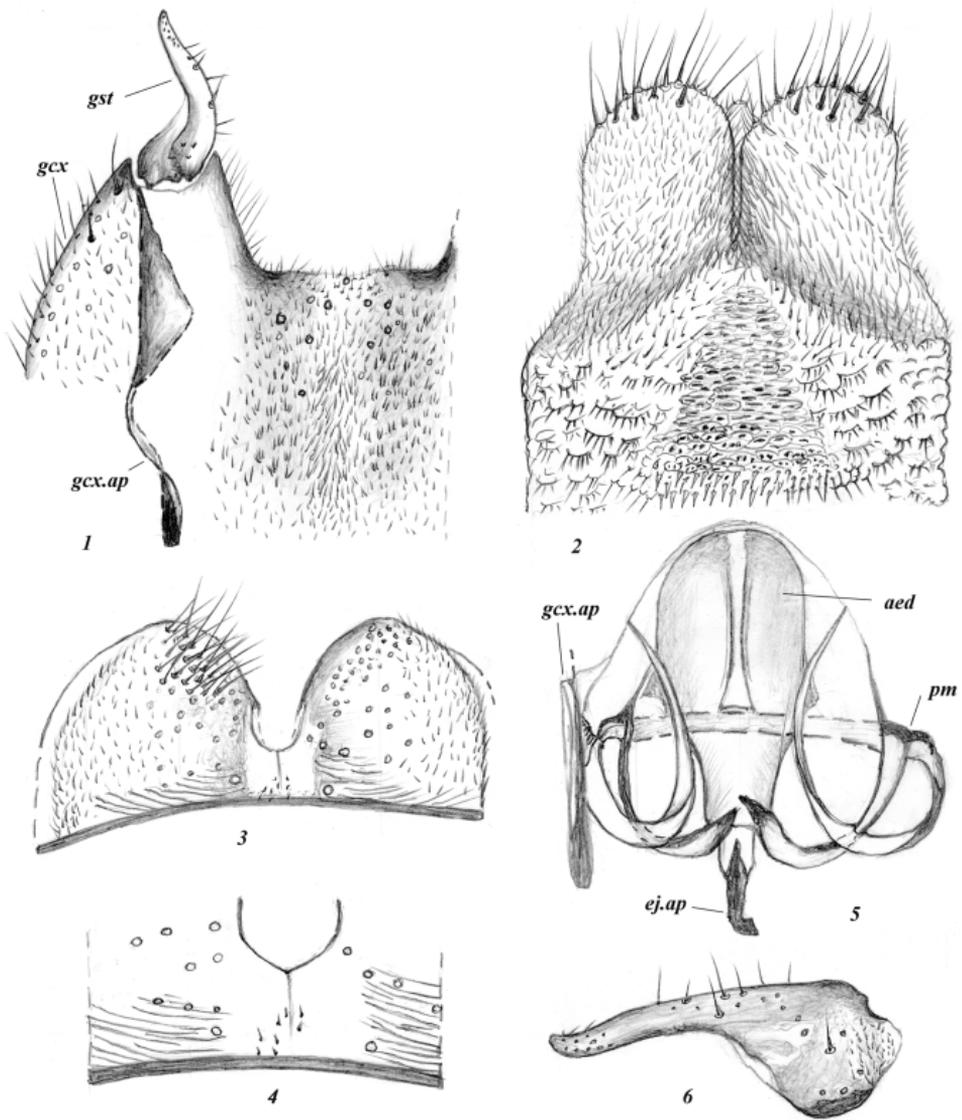


Рис. 2. *Bibio kurentzovi* sp. n., гениталии самца.

1 – стернит 9 снаружи, 2 – церки и гипопрокт, 3 – тергит 9 снаружи, 4 – срединный отдел тергита 9,
5 – фаллосома (эдеагус и параметры), 6 – гоностиль.

aed – эдеагус, *ej. ap* – аподема эдеагуса, *gcx* – гонококсит, *gcx. ap* – аподема гонококсита, *gst* – гоностиль,
pm – параметры.

Конечности. Коксы, трохантеры, голени и лапки черно-бурые, бедра рыжие. Задние бедра в основании с широким размытым буроватым кольцом, а их вершина – с узким черным кольцом. Шпоры передних голеней как у самца (рис. 1, 3). Внутренняя шпора почти достигает середины наружной шпоры. Коксы с относительно редкими волосками, наиболее длинными на передней и средней парах, их длина составляет не менее половины ширины кокс. Длина волосков на пе-

редних и задних бедрах составляет от 1/5 до 1/4 их ширины, на средних бедрах длина волосков составляет до половины ширины бедра.

Брюшко. Черно-бурое, в тонких волосках, длина которых составляет до половины длины тергита. Церки черные.

Длина тела 11.5–12.0 мм.

Распространение. Россия: Забайкальский край, Амурская обл., юг Приморского края. В Южном Приморье собран в дубняках на склонах сопки, обращенных к морскому побережью.

Этимология. Вид назван в честь выдающегося биолога, энтомолога, биогеографа, основателя дальневосточной школы энтомологов Алексея Ивановича Куренцова.

***Bibio consanguineus* Loew, 1869 (рис. 1, 4–6; 3, 1–6).**

Материал. Россия, Адыгея: Лагонаки, 29–30 и 27–30.VI.2011 (Н. Вихрев), 1 ♂, 1 ♀; хр. Инженерный, 20.VI.1995 (А. Гусаков), 1 ♂.

Самец. Тело черное, бедра рыжие, крыло равномерно бурое с затемненным передним краем, плечевой бортик черный. Опушение тела черное, умеренно густое.

Голова. Черная, сверху шаровидная, глаза голоптического типа. Антенны черные, флагеллум 8-члениковый. Щупики черные, с длинным цилиндрическим последним члеником, по длине в 5 раз превышающим ширину. Предпоследний членик на четверть короче последнего и немного длиннее предшествующего. Опушение головы черное, опушение глаз темно-бурое. Длина опушения глаз не превышает длину первых двух члеников антенн, опушение головы длиннее, особенно с вентральной стороны.

Грудь. Черная, плечевой бортик черный, ближе к боковой стороне груди темно-бурый. Среднеспинка черная. Опушение умеренно густое, черное. Длина волосков на переднем отделе среднеспинки такая же, как на глазах, а в заднем отделе лишь слегка превосходит ее. Волоски на щитке длиннее, в 1.5 раза превосходят его по длине.

Крыло. Крылья почти равномерно бурые, с более затемненным передним краем. Костальная ячейка перед субкостой и радиальная ячейка в переднем отделе и у глазка темно-бурые. Участок крыла вдоль жилки R_{4+5} и передняя базальная ячейка немного светлее костальной ячейки, но заметно темнее задней части мембраны крыла. Узкая светлая продольная полоска расположена непосредственно за передней базальной ячейкой. Передние жилки (костальная и радиальные) темно-бурые, задние медиальная – от светло-бурой до темно-бурой, кубитальная – темно-бурая. Поперечная радиальная жилка $b-r$ в 2–3 раза длиннее $r-m$ (рис. 1, 4). Отрезок радиальной жилки перед глазком (S) в 2.5 раза короче глазка. Глазок в центре светлее, с четко очерченным задним краем, его узкая удлиненная передняя часть располагается непосредственно над точкой соединения $b-r$ с $r-m$. Жужжальца черные.

Конечности. Коксы и трохантеры черные, бедра рыжие с черным кольцом на вершине, основание бедер без затемнения, голени и лапки темно-бурые. Шпоры передних голеней бурые, не заостренные, с округленной вершиной (рис. 1, 5). Внутренняя шпора короткая, составляет 1/5–1/4 длины наружной шпоры. Наружная шпора в основании расширена, ее ширина в 1.5 раза превосходит ширину метатарсуса. Задние голени почти в 3 раза длиннее метатарсуса (8.5 : 3). Длина волосков на передних бедрах составляет не более половины ширины бедра, на задних бедрах – менее половины, длина части волосков на средних бедрах равна ширине бедра или в 1.5 раза превосходит ее.

Брюшко. Черное, со светло-бурыми боковыми сторонами тергитов и черным опушением.

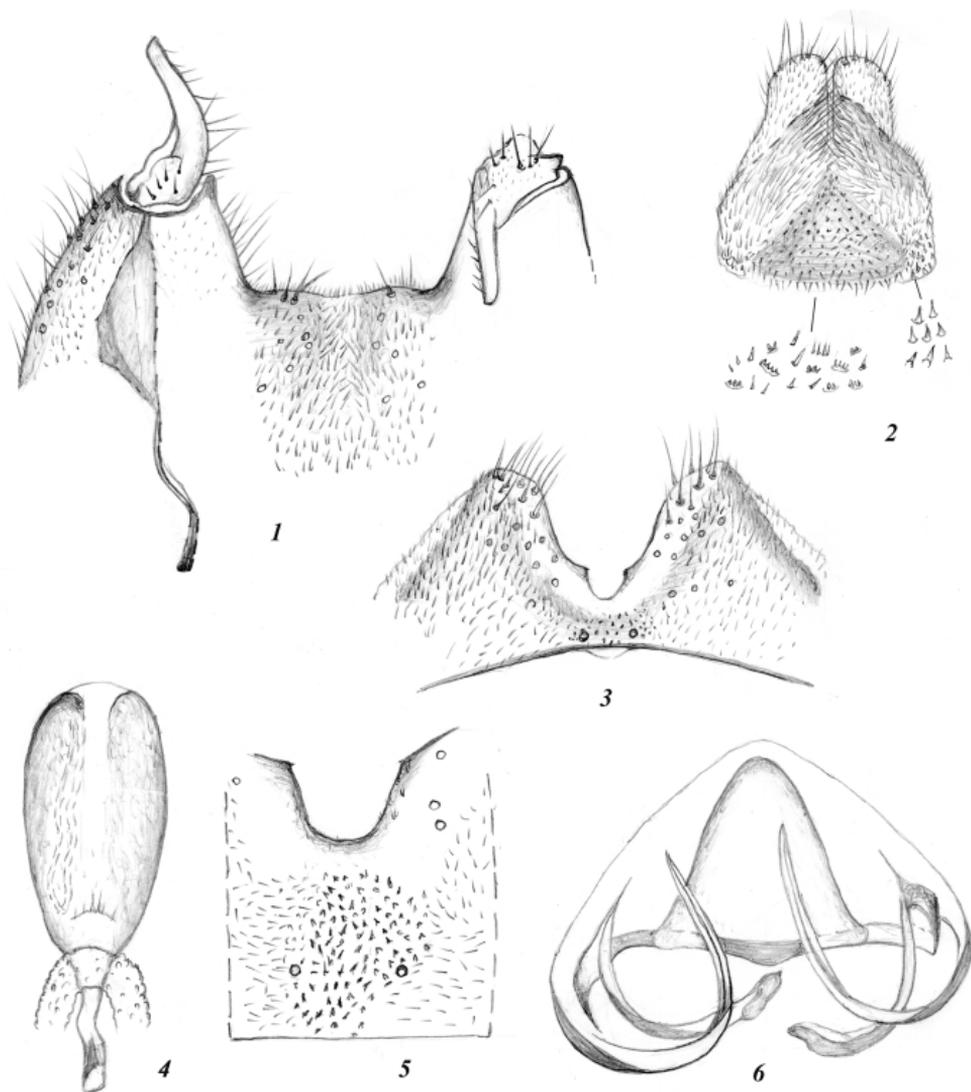


Рис. 3. *Bibio consanguineus* Loew, гениталии самца.

1 – передний отдел стернита 9 снаружи, 2 – церки и гипопрокт, 3 – тергит 9 снаружи, 4 – эдеагус, 5 – срединный отдел тергита 9, 6 – парамеры.

Гениталии (рис. 3). Тергит 9 с глубокой выемкой, разделяющей его наружный край на две лопасти (рис. 3, 3). Лопасты конусовидные, симметричные, закруглены на вершине. Разделяющая их выемка по глубине превышает $2/3$ длины тергита, с заметно обособленным, закругленным основанием. Лопасты тергита вдоль края выемки с широкой светлой полосой, лишенной волосков, но с редкими длинными щетинками, наиболее густыми непосредственно на вершине лопастей. Базальная часть тергита под выемкой с густо расположенными темными шипиками, к ним вплотную примыкают тонкие волоски, располагающиеся вдоль всей базальной поверхности тергита и наружной части его лопастей (рис. 3, 3, 5). Стернит 9 с широкой выемкой, зани-

мающей не менее трети его ширины на уровне выемки (рис. 3, 1). Глубина выемки немного меньше ее ширины. Наружная поверхность стернита в среднем отделе непосредственно под выемкой с простыми тонкими волосками и длинными разреженными щетинками. Гоностили слегка дуговидно изогнуты, длина расширенной части немного превосходит длину узкого вершинного отдела. Аподема гоноксита с удлинненным расширенным вершинным отделом в виде усеченного треугольника и со стержневидным основанием. Церки широкие, на вершине округлены и несколько скошены вдоль наружного края (рис. 3, 2). Поверхность церок в нежных тонких волосках и с длинными крепкими щетинками на вершине. На внутренней стороне церок волоски более длинные, густые и перекрещивающиеся. Гипопрокт в виде светлой пластинки с затемненной треугольной площадкой в основании с различными кутикулярными структурами: единичными шипиками, группами из 2 или 3 шипиков, а также мелкими пластинками, несущими до 6 тупых шипиков. По бокам треугольной площадки расположены преимущественно тонкие волоски и единичные шипики. Эдеагус удлинненно-овальной формы, широкий на большем протяжении, с тупой закругленной вершиной, без четкого разграничения на отдели в базальной половине, с коротким суженным основанием и достаточно длинной трубчатой аподемой (рис. 3, 4). Базальный сужающийся отрезок эдеагуса короткий, а аподема более длинная (3 : 7). Расширенная часть эдеагуса в 3 раза превышает по длине базальный трубчатый отдел. Эдеагус прикрыт 2 парными, дуговидно закругленными стержнями парамер, соединенными узкой поперечной перевязью в основании конусовидного чехлика эдеагуса (рис. 3, 6).

Длина тела 12 мм.

С а м к а. Голова. Лоб черный, спереди треугольной формы, в центре с небольшим бугорком, перед которым поверхность лба гладкая и блестящая, а за бугорком – с несколькими поперечными бороздками. Далее поверхность лба матовая, до середины глаз с тонкими поперечными бороздками и простыми редкими щетинками без возвышений в основании. Перед глазковым бугорком в основании щетинки расположены невысокие плоские бугорки. Вся поверхность лба с редкими крепкими щетинками, длина которых возрастает по мере приближения к глазковому бугорку, но не превышает его высоту.

Грудь. Черная, плечевой бортик практически черный (вид сверху), темно-бурый по самому наружному краю. Опушение тела короткое. Длина волосков на щитке составляет 1/3–1/2 его длины, на конечностях длина волосков не превышает половину их ширины.

Крыло. Передний узкий край крылового глазка расположен над точкой соприкосновения *b-r* с *r-m*. Отрезок радиальной жилки перед глазком в 2 раза короче глазка, а *b-r* в 2 раза превосходит по длине *r-m*. Жужжальца черные.

Конечности. Бедра всех пар рыжие. Передние голени черные, лапки черно-бурые. Средние и задние голени и лапки черные. Внутренняя шпора передних голеней слегка дуговидно изогнута, достигает 1/4–1/3 длины наружной шпоры. Наружная шпора в основании более чем в 2 раза шире метатарсуса, в грубых продольных морщинах (рис. 1, 6).

Брюшко. Черное, церки черные.

Распространение. Вид описан из Грузии, указан для Боснии и Черногории, северной Монголии, в России – для восточных регионов европейской части и Сибири (Duda, 1930), южной части Западной и Восточной Сибири (Krivoshchina, 1986). Исследование дополнительных материалов показывает, что сведения о распространении вида на территории России требуют уточнения.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ *VIBIO KURENTZOVI* SP. N. И *V. CONSANGUINEUS*

Bibio kurentzovi sp. n. С а м е ц. Плечевой бортик по краям от светло-бурого до бурого. Шпоры передних голеней рыжие, удлинненные, заостренные; внутренняя шпора

тонкая, наружная по ширине равна метатарсусу (см. рис. 1, 2). Внутренняя шпора передних голеней по длине составляет половину наружной шпоры. Поперечная радиальная жилка $b-r$ в 1.5–3.0 раза длиннее $r-m$ (см. рис. 1, 1). У голотипа $b-r$ немного более чем вдвое длиннее $r-m$. Крыловой глазок расположен дистальнее уровня соприкосновения $b-r$ с $r-m$. Отрезок радиальной жилки перед глазком (S) в 1.5 раза короче крылового глазка. Тергит 9 под выемкой с единичными разрозненными шипиками, не окруженными волосками (см. рис. 2, 3). Эдеагус в вершинной половине расширен, с конусовидно и ступенчато сужающимся базальным отделом и трубчатой аподемой (см. рис. 2, 5). Расширенный отдел эдеагуса равен по длине базальному отделу, вместе с аподемой.

С а м к а. Плечевой бортик буровато-рыжий. Наружная шпора передних голеней без заметного расширения в основании (см. рис. 1, 3). Длина внутренней шпоры составляет половину длины наружной шпоры. Отрезок радиальной жилки перед глазком в 1.5 раза короче глазка.

Bibio consanguineus Loew. С а м е ц. Плечевой бортик черный. Шпоры передних голеней бурые, тупые, с округленной вершиной (см. рис. 1, 5). Внутренняя шпора короткая, ее длина составляет $1/5-1/4$ длины наружной шпоры. Поперечная радиальная жилка $b-r$ в 2–3 раза длиннее $r-m$. Отрезок радиальной жилки перед крыловым глазком в 2.5 раза короче глазка (см. рис. 1, 4). Тергит 9 под выемкой с многочисленными склеротизованными шипиками, окруженными волосками, расположенными на всем протяжении базального отдела тергита 9 (см. рис. 3, 3). Эдеагус на большем протяжении удлинненно-овальный, с коротким более узким базальным отделом, соединенным с трубчатой удлинненной аподемой (см. рис. 3, 4). Расширенный отдел эдеагуса в 3 раза длиннее суженного трубчатого отдела.

С а м к а. Плечевой бортик черный. Наружная шпора передних голеней расширена в основании (см. рис. 1, 6). Длина внутренней шпоры составляет $1/4-1/3$ длины наружной шпоры. Передний край крылового глазка расположен над точкой соприкосновения $b-r$ с $r-m$. Отрезок радиальной жилки перед глазком в 2 раза короче глазка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен А. Л. Озерову (Зоологический музей МГУ) за предоставление для изучения коллекционных материалов по роду *Bibio*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кривошеина Н. П. 1969. Сем. Bibionidae – Комары-толстоножки. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Т. 5. Двукрылые, блохи. Первая часть. М.; Л.: Наука, с. 433–442.
- Duda O. 1930. Bibionidae. In: E. Lindner (ed.). Die Fliegen der palaearktischen Region. Lieferung 45. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Erwin Nägele) G. M. B. H., p. 1–72.
- Krivosheina N. P. 1986. Family Bibionidae. In: Á. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 4. Sciaridae–Anisopodidae. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 319–330.
- Loew H. 1869. Beschreibungen europäischer Dipteren. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. Vol. 1. Halle: H. W. Schmidt, xvi + 310 + [2] p.

A NEW SPECIES OF THE GENUS *BIBIO* GEOFFROY, 1764 – *B. KURENTZOVI*
SP. N., CLOSE TO *B. CONSANGUINEUS* LOEW, 1869
(DIPTERA, BIBIONIDAE)

N. P. Krivosheina

Key words: *Bibio kurentzovi* sp. n., *B. consanguineus*, morphology of male genitalia, tergite 9, cercus, hypoproct, aedeagus, wing venation, fore tibial spurs.

SUMMARY

Diagnostic characters of *Bibio consanguineus* Loew, for the first time recorded from the North Caucasus are precised. A new species *Bibio kurentzovi* **sp. n.** from East Siberia and the Far East of Russia is described. Both species have darkened brownish wings but differ in the structure of spurs on fore tibiae, wing venation and morphology of the male genitalia.

КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ

УДК 595.768.23 (470.23-25 + 470.23)

НОВЫЕ ДЛЯ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА И ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ ВИДЫ ДОЛГОНОСИКОВ-СЕМЯЕДОВ (COLEOPTERA, APIONIDAE)

© 2022 г. А. Г. Коваль, ^{1*} Б. А. Коротяев ^{2**}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург, Пушкин, 196608 Россия

* e-mail: agkoval@yandex.ru

² Зоологический институт РАН

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

**e-mail: korotyay@rambler.ru

Поступила в редакцию 13.01.2022 г.

После доработки 15.02.2022 г.

Принята к публикации 15.02.2022 г.

На Северо-Западе России в последние годы были обнаружены два вида долгоносиков-семеедов (Coleoptera, Apionidae), которые ранее не были известны для этого региона: в С.-Петербурге – *Aspidapion radiolus* (Gyll.), в Гатчинском р-не Ленинградской обл. – *Alocentron curvirostre* (Gyll.). *Aspidapion radiolus* впервые указан также с юга Красноярского края по сборам начала 70-х гг. XX века.

Ключевые слова: Apionidae, *Alocentron curvirostre*, *Aspidapion radiolus*, Северо-Запад России.

DOI: 10.31857/S0367144522010130

В конце 1960-х годов началось глобальное потепление климата, наиболее заметное в высоких широтах Северного полушария (Будыко, 1980). Потепление продолжается на всей территории России в целом за год и во все сезоны. Скорость роста осредненной по стране среднегодовой температуры за период 1976–2020 гг. составила 0.51 °С. При этом на территории России преобладает также тенденция к увеличению годовой суммы осадков в среднем на 2.2 % за каждые 10 лет (Доклад ..., 2021). Такие климатические изменения, прежде всего потепление, – очевидные предпосылки (вероятно, важнейшие) продвижения на север распространенных южнее видов насекомых, а также находок на Северо-Западе России редких насекомых, которые при таких изменениях стали встречаться чаще (Коваль, Гусева, 2008).

При изучении энтомофауны Северо-Запада в XXI в. в С.-Петербурге и Ленинградской обл. были обнаружены новые для региона виды насекомых. Так, только за последние годы в С.-Петербурге из жесткокрылых насекомых (Coleoptera) были найдены

долгоносики (Curculionidae) *Polydrusus formosus* (Mayer) (Коротяев и др., 2015) и пять видов рода *Otiorhynchus* Germ. (Коротяев, Андреева, 2016; Коротяев и др., 2018; Жукова, Коротяев, 2020), божьи коровки (Coccinellidae) *Calvia decemguttata* (L.) и *Harmonia axyridis* (Pall.) (Коротяев и др., 2015; Korotyaev, 2016), а также опасный вредитель ясеней, инвазивный вид златки *Agrilus planipennis* Fairm. (Buprestidae) (Musolin et al., 2021). Кроме того, в С.-Петербурге (Пушкин) была отмечена муха-журчалка *Cheilosia vulpina* (Mg.) (Diptera, Syrphidae) (Коваль и др., 2018). В Ленинградской обл. недавно были впервые обнаружены листоед *Crioceris duodecimpunctata* (L.) (Coleoptera, Chrysomelidae) (Мосейко, Андреева, 2015) и муха-толкунчик *Rhamphomyia marginata* (F.) (Diptera, Empididae) (Коваль, Гусева, 2018). Заслуживает внимания и первая с конца XIX в. находка в Ленинградской обл. (Гатчинский р-н, дер. Меньково) жужелицы *Calosoma maderae* F. [= *C. auro-punctatum* (Hbst.)] (Carabidae) (Гусева, Коваль, 2015); этот вид занесен в Красную книгу Ленинградской области (Катаев, 2018).

Недавно в С.-Петербурге и Ленинградской обл. были обнаружены еще 2 вида долгоносиков-семяеядов, которые не были ранее известны для Северо-Запада России. Эти находки соответствуют общей тенденции пополнения списков видов насекомых региональной фауны, но, возможно, отчасти они объясняются также и повышенным интересом к сборам насекомых в последние годы, и бóльшим вниманием к собираемым материалам. Как показывает наличие в коллекции ЗИН 2 экз. *Aspidapion radiolus* (Kby.), собранных в начале 70-х гг. XX века в двух поселках на юге Красноярского края и не найденных с тех пор в Восточной Сибири за многие годы изучения сибирской фауны (Legalov, 2020), полнота знаний о составе фауны большинства регионов страны и о распространении большей части видов, не говоря уж об особенностях их образа жизни, оставляют желать лучшего.

***Alocentron curvirostre* (Gyllenhal, 1833).**

М а т е р и а л. Россия. Ленинградская обл., Гатчинский р-н, окр. дер. Меньково, обочина поля, 20.V.2019 (А. Г. Коваль, О. Г. Гусева), 1 экз. (ЗИН).

Долгоносик был собран при кошени разнотравья на обочине поля, граничащей со смешанным лесом. Среди травянистых растений в этом месте были отмечены представители семейства мальвовых (Malvaceae) – мальва лесная (*Malva sylvestris* L.) и шток-роза розовая (*Alcea rosea* L.). Эти декоративные растения, культивируемые на садовых и приусадебных участках, часто дичают (Гельтман, 2006); по всей видимости, на них *Alocentron curvirostre* и развивался.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид известен из Центральной и Восточной Европы, Алжира, с юга европейской части России, из Закавказья, с Ближнего Востока (Alonso-Zarazaga et al., 2022); указан в последней работе также из Западной Сибири, но в списке А.А. Легалова (Legalov, 2020) этого вида нет.

***Aspidapion radiolus* (Marshall, 1802).**

М а т е р и а л. Россия. С.-Петербург, Кировский р-н, ул. Маршала Казакова 9, на шток-розе розовой (*Alcea rosea* L.), VII.2020 (Б.А. Коротяев), 4 экз.; 12.VII.2021 (Б.А. Коротяев), 1 экз.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Тропическая и Северная Африка, почти все страны Европы, в том числе и европейская часть России, Ближний Восток, Закавказье, Западная (Legalov, 2020) и Восточная Сибирь (Красноярский край: Ермаковский р-н, пос. Григорьевка, на декоративном

мальвовом, 1.VI.1972 (Б.А. Коротяев), 1 экз.; пос. Шушенское, 28.VIII.1973 (Б.А. Коротяев), 1 экз.), первое указание; Казахстан, Узбекистан, Таджикистан (Alonso-Zarazaga et al., 2022).

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко признательны О. Г. Гусевой (Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, С.-Петербург, Пушкин) за помощь при полевых исследованиях, в том числе и в сборе одного из двух новых для региона долгоносиков-семяе-дов, и В. Н. Григоренко (Симферополь) за помощь в определении растений.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0665-2014-0009 Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений (ВИЗР) и государственного задания Зоологического института РАН (рег. № 1021051302540-6) на основе коллекции ЗИН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Будыко М. И. 1980. Климат в прошлом и будущем. Л.: Гидрометеоздат, 352 с.
- Гельтман Д. В. 2006. Сем. Malvaceae Juss. – Мальвовые. В кн.: А. Л. Буданцев, Г. П. Яковлев (ред.). Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 256–260.
- Гусева О. Г., Коваль А. Г. 2015. Влияние окультуривания дерново-подзолистой почвы на структуру комплексов и обилие напочвенных хищных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) на Северо-Западе России. Энтомологическое обозрение **94** (3): 519–531.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2020 год. 2021. М.: Росгидромет, 104 с.
- Жукова Е. А., Коротяев Б. А. 2020. Интересные находки грибов и насекомых на территории Летнего сада Санкт-Петербурга. В кн.: Д. Л. Мусолин, Н. И. Кириченко, А. В. Селиховкин (ред.). Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О. А. Катаева). Материалы Всероссийской конференции с международным участием. Санкт-Петербург, 24–27 ноября 2020 г. СПб.: СПбГЛТУ, с. 160–161.
<https://spbftu.ru/wp-content/uploads/2020/10/Kataev-Readings-XI-2020.pdf>
- Катаев Б. М. 2018. Красотел золотистоточечный *Calosoma maderae* Fabricius, 1775 [= *Calosoma auropunctatum* (Herbst, 1784)]. В кн.: Ю. Н. Бубличенко, С. М. Голубков, П. В. Кияшко (гл. науч. редакторы). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 273–274.
- Коваль А. Г., Гусева О. Г. 2008. Изменение комплекса насекомых-фитофагов как следствие потепления климата. Защита и карантин растений **1**: 42–43.
- Коваль А. Г., Гусева О. Г. 2018. Редкие и охраняемые виды членистоногих в агроландшафтах Ленинградской области. Вестник защиты растений **2**: 61–63.
- Коваль А. Г., Гусева О. Г., Шпанев А. М. 2018. Мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae) агроландшафтов Санкт-Петербурга и Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **97** (3): 415–422.
- Коротяев Б. А., Андреева С. В. 2016. Об акклиматизации долгоносика *Otiorhynchus smreczynskii* Smoluch, 1968 (Coleoptera, Curculionidae) в Санкт-Петербурге. Энтомологическое обозрение **95** (1): 249–252.
- Коротяев Б. А., Жукова Е. А., Шалакитская О. В. 2015. О завезенном виде жуков-долгоносиков *Polydrusus formosus* (Mayer) (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) в Летнем саду Санкт-Петербурга. Энтомологическое обозрение **94** (4): 835–838.
- Коротяев Б. А., Катаев Б. М., Ковалев А. В. 2018. О находке в Санкт-Петербурге на сирени (*Syringa* L.) еще трех видов долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae). Энтомологическое обозрение **97** (1): 93–101.
- Мосейко А. Г., Андреева С. В. 2015. О нахождении трещалки двенадцатиточечной, *Crioceris duodecimpunctata* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Chrysomelidae), в Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **94** (4): 902–903.
- Alonso-Zarazaga M. A., Barrios H., Borovec R., 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., Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. Part 1: Introduction and catalogue. Work version 2.8, 2022 [URL: <https://weevil.myspecies.info/content/palaearctic-catalogue>]
- Korotyaev B. A. 2016. New data on the changes in the abundance and distribution of several species of beetles (Coleoptera) in European Russia and the Caucasus. *Entomological Review* **96** (5): 620–630. <https://doi.org/10.1134/S0013873816050080>
- Legalov A. A. 2020. Revised checklist of weevils (Coleoptera: Curculionoidea excluding Scolytidae and Platypodidae) from Siberia and the Russian Far East. *Acta Biologica Sibirica* **6**: 437–549. <https://doi.org/10.3897/abs.6.e59314>
- Musolin D. L., Selikhovkin A. V., Peregodova E. Y., Popovichev B. G., Mandelshtam M. Y., Baranchikov Y. N., Vasaitis R. 2021. North-westward expansion of the invasive range of emerald ash borer, *Agrilus planipennis* Fairmaire (Coleoptera: Buprestidae) towards the EU: from Moscow to Saint Petersburg. *Forests* **12** (502): 1–10. <https://spbftu.ru/wp-content/uploads/2020/10/Kataev-Readings-XI-2020.pdf>

SPECIES OF APIONIDS (COLEOPTERA, APIONIDAE)
NEW TO ST. PETERSBURG AND LENINGRAD PROVINCE

A. G. Koval, B. A. Korotyaev

Key words: Apionidae, *Alocentron curvirostre*, *Aspidapion radiolus*, Northwestern Russia.

S U M M A R Y

Two apionids (Coleoptera, Apionidae) new to the fauna of Northwestern European Russia have been found in the recent years: *Aspidapion radiolus* (Gyll.) in St. Petersburg, and *Alocentron curvirostre* (Gyll.) in Gatchinskii District of Leningrad Province.

Авторский указатель статей за 2021 г., том С

Содержание	Вып.	Стр.
Авторский указатель за 2020 г., том ХСІХ	1	229
Айбулатов С. В. См. Халин А. В. и др.	2	272
Айбулатов С. В. См. Халин А. В. и др.	4	755
Аникин В. В. См. Рихтер Я. А. и др.	1	208
Багачанова А. К. См. Нарчук Э. П.	2	327
Безман-Мосейко О. С. См. Белякова Н. А. и др.	3	493
Безман-Мосейко О. С. См. Резник С. Я. и др.	1	5
Белокобыльский С. А. См. Волкович М. Г. и др.	4	953
Белякова Н. А. См. Резник С. Я. и др.	1	5
Белякова Н. А., Овчинников А. Н., Безман-Мосейко О. С., Резник С. Я. Сравнительное исследование фенотипической структуры и фотопериодических реакций самок из московской, белгородской и сочинской популяций азиатской божьей коровки <i>Harmonia axyridis</i> (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae)	3	493
Бидзиля А. В. См. Будашкин Ю. И.	2	459
Блинштейн С. Я. Интересная находка <i>Bledius mulsanti</i> Rosenhauer (Coleoptera, Staphylinidae) в Приамурье	4	860
Будашкин Ю. И., Бидзиля А. В. Обзор рода <i>Aporiptura</i> Falkovitsh, 1972 (Lepidoptera, Coleophoridae) с описанием нового вида из Крыма	2	459
Верещагина А. Б., Гандрабур Е. С. Особенности развития осенних поколений и откладки яиц у <i>Metopolophium dirhodum</i> Walk. (Hemiptera, Sternorrhyncha: Aphididae)	4	708
Винокуров Н. Н. См. Коротяев Б. А. и др.	4	872
Винокуров Н. Н. См. Хрулева О. А.	2	298
Винокуров Н. Н., Луо Чжаохуэй. <i>Eremosaldula</i> Vinokurov et Luo – новый род полужесткокрылых сем. Saldidae (Heteroptera, Leptopodomorpha) из Северо-Западного Китая	4	880
Волкович М. Г., Овчинникова О. Г., Самарцева Ю. В., Белокобыльский С. А. Памяти Виктора Анатольевича Кривохатского (1954–2021)	4	953

Габдуллина А. У. См. Коротяев Б. А.	1	192
Гандрабур Е. С. См. Верещагина А. Б.	4	708
Ганушкина Л. А. См. Федорова М. В. и др.	3	556
Гилев А. В. См. Косякова А. Ю. и др.	4	728
Горбунов П. Ю. См. Миронов В. Г. и др.	3	657
Горохов А. В. Новые семейство, род и вид примитивных эмбий из триаса Киргизии и замечания по классификации отряда Embioptera	3	663
Гусева О. Г. Стафилиниды рода <i>Stenus</i> Latreille, 1797 (Coleoptera, Staphylinidae) в Ленинградской области	2	364
Дедюхин С. В., Коротяев Б. А. Интересные находки долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionioidea) вблизи границы между Европой и Азией	2	439
Дорофеев В. И. См. Коротяев Б. А. и др.	4	891
Дорофеев В. И. См. Мосейко А. Г. и др.	4	862
Евдокарова Т. Г., Кухарчик Г. Первая находка трипса <i>Tenothrips reichardt</i> (Priesner, 1926) (Thysanoptera, Thripidae) в Якутии	2	360
Жантиев Р. Д., Корсуновская О. С. Функции хордотональных сенсилл кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae)	3	523
Жуковская М. И., Северина И. Ю., Исавнина И. Л., Князев А. Н. Формирование моторных команд у насекомых: роль сенсорного окружения	3	538
Захарова Е. Ю. См. Солонкин И. А. и др.	3	570
Зиновьева А. Н. Полужесткокрылые сем. Lygaeidae (Heteroptera) северо-востока европейской части России	1	97
Иванова Г. П. См. Сухорученко Г. И. и др.	2	249
Иващенко Л. О. См. Романенко М. О. и др.	4	797
Исавнина И. Л. См. Жуковская М. И. и др.	3	538
Калашян М. Ю. Новый вид златок рода <i>Cantonius</i> Théry, 1929 (Coleoptera, Vuprestidae) из Китая с номенклатурными и синонимическими замечаниями к родам <i>Cantonius</i> и <i>Cantoniellus</i> Kalashian, 2004	1	146
Князев А. Н. См. Жуковская М. И. и др.	3	538
Князев С. А. См. Миронов В. Г. и др.	3	657
Князев С. А. См. Мосейко А. Г. и др.	4	862
Козлова Е. Г. См. Сухорученко Г. И. и др.	2	249
Корзеев А. И., Стекольников А. А. Мускулатура гениталий самцов голубянок трибы Miletini (Lepidoptera, Lycaenidae: Miletinae)	1	59

Коротяев Б. А. Новый вид жуков-долгоносиков подрода <i>Angarophyllobius</i> Korytujev et Egorov (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae, род <i>Phyllobius</i> Germ.) с северного побережья Байкала	1	201
Коротяев Б. А. О находке долгоносика <i>Orchestes ruber</i> (Т.-М.) (Coleoptera, Curculionidae: Rhamphini) на вязе приземистом в Абакане	3	688
Коротяев Б. А. См. Дедюхин С. В.	2	439
Коротяев Б. А., Винокуров Н. Н., Кузьмина С. А. О находках в Якутии трех западнопалеарктических видов долгоносиков подсем. Entiminae (Coleoptera, Curculionidae)	4	872
Коротяев Б. А., Габдуллина А. У. Новый и малоизвестный виды долгоносиков рода <i>Otiorrhynchus</i> Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) из Катон-Карагайского национального парка (Юго-Западный Алтай)	1	192
Коротяев Б. А., Шикалова Е. А., Дорофеев В. И. Новые и малоизвестные виды долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) из Саяно-Шушенского биосферного заповедника и Тувы	4	891
Корсуновская О. С. См. Жантиев Р. Д.	3	523
Косякова А. Ю., Гилев А. В., Ноймейер Р. П., Русина Л. Ю. Фенотипическая изменчивость осы <i>Polistes albellus</i> Giordani Soika, 1976 (Hymenoptera, Vespidae)	4	728
Красавина Л. П. См. Сухорученко Г. И. и др.	2	249
Кривохатский В. А. Обзор и анализ генезиса фауны муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) Мадагаскара по материалам коллекции Зоологического института в Санкт-Петербурге	1	111
Кривошеина М. Г. См. Кривошеина Н. П.	1	34
Кривошеина Н. П., Кривошеина М. Г. Новые сведения о личинках сирфид рода <i>Eumerus</i> Meigen, 1822 (Diptera, Syrphidae)	1	34
Кузьмина С. А. См. Коротяев Б. А. и др.	4	872
Кулакова О. И. См. Татаринов А. Г.	2	265
Кулакова О. И., Татаринов А. Г. Фенотипическая изменчивость и эколого-географические особенности чернушки <i>Erebia lena</i> Christoph, 1889 (Lepidoptera, Satyridae) на европейском Северо-Востоке России	2	265
Кухарчик Г. См. Евдокарова Т. Г.	2	360
Лапина Н. А., Фарисенков С. Э., Петров П. Н., Полилов А. А. Влияние миниатюризации на строение крыльев и механику полета насекомых	4	814
Литовкин С. В., Сажнев А. С., Прокин А. А. Водолюбы подрода <i>Lumetus</i> Zaitzev (Coleoptera, Hydrophilidae: <i>Enochrus</i> Thomson) фауны России и сопредельных стран	2	390

Луо Чжаохуэй. См. Винокуров Н. Н.	4	880
Лухтанов В. А. См. Махов И. А.	4	836
Махинова И. М. См. Федорова М. В. и др.	3	556
Махов И. А. Дополнения ко второму изданию Каталога чешуекрылых (Lepidoptera) России по трем восточносибирским регионам. Часть 1	2	375
Махов И. А., Лухтанов В. А. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Байкальского региона: уточнение видового состава и результаты молекулярного ДНК-баркодинга	4	836
Мионов В. Г. Морфология и биология преимагинальных стадий некоторых видов пядениц рода <i>Eupithecia</i> Curt. (Lepidoptera, Geometridae)	1	79
Мионов В. Г., Князев С. А., Горбунов П. Ю. Новые для фауны Казахстана виды пядениц трибы Eupitheciini (Lepidoptera, Geometridae)	3	657
Мионова А. С. См. Чернышева О. А. и др.	4	946
Митина Г. В., Степаньчева Е. А., Чоглокова А. А., Черепанова М. А. Особенности поведенческих реакций персиковой тли <i>Myzus persicae</i> (Sulzer, 1776) (Hemiptera, Aphididae) на летучие органические соединения энтомопатогенных грибов рода <i>Lecanicillium</i>	4	697
Мосейко А. Г. См. Шпанев А. М.	1	49
Мосейко А. Г., Князев С. А., Дорофеев В. И. Новые данные о распространении и кормовых растениях жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) на юге Западной Сибири	4	862
Мусолин Д. Л. См. Саулич А. Х.	1	14
Мусолин Д. Л., Саулич А. Х. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Orthotyliinae, трибы Halticini и Orthotylini	3	506
Нарчук Э. П., Багачанова А. К. Злаковые мухи подсемейств Siphonellopsinae и Chloropinae (Diptera, Chloropidae) и их распространение в разных ландшафтах Якутии	2	327
Нарчук Э. П., Парамонов Н. М., Сулейманова Т. А. Типовые экземпляры двукрылых семейств Cypselosomatidae, Micropezidae и Tethinidae (Diptera, Acalyrtratae) в коллекции Зоологического института Российской академии наук в Санкт-Петербурге	2	474
Нарчук Э. П., Парамонов Н. М., Сулейманова Т. А. Типовые экземпляры мух-шаровок (Diptera, Ascoceridae) в коллекции Зоологического института Российской академии наук в Санкт-Петербурге	3	674
Нарчук Э. П., Парамонов Н. М., Сулейманова Т. А. Типовые экземпляры мух-копьевосток (Diptera, Lonchaeidae) в коллекции Зоологического института Российской академии наук в Санкт-Петербурге	4	927
Ноймейер Р. П. См. Косякова А. Ю. и др.	4	728

Овчинников А. Н. См. Белякова Н. А. и др.	3	493
Овчинников А. Н. См. Резник С. Я. и др.	1	5
Овчинникова А. А. См. Резник С. Я. и др.	1	5
Овчинникова О. Г. См. Волкович М. Г. и др.	4	953
Отчет о деятельности Русского энтомологического общества за 2019 и 2020 гг.	2	483
Парамонов Н. М. См. Нарчук Э. П. и др.	2	474
Парамонов Н. М. См. Нарчук Э. П. и др.	3	674
Парамонов Н. М. См. Нарчук Э. П. и др.	4	927
Петров А. В. Определительная таблица и аннотированный список короедов рода <i>Scolytus</i> Geoffroy, 1762 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) европейской части России	4	907
Петров П. Н. См. Лапина Н. А. и др.	4	814
Полилов А. А. См. Лапина Н. А. и др.	4	814
Прокин А. А. См. Литовкин С. В. и др.	2	390
Резник С. Я. См. Белякова Н. А. и др.	3	493
Резник С. Я., Овчинников А. Н., Овчинникова А. А., Безман-Мосейко О. С., Белякова Н. А. О репродуктивной диапаузе хищной божьей коровки <i>Cheilomenes sexmaculata</i> (Fabricius, 1781) (Coleoptera, Coccinellidae)	1	5
Рихтер Т. Я. См. Рихтер Я. А. и др.	1	208
Рихтер Я. А., Рихтер Т. Я., Аникин В. В. Андрей Андреевич Рихтер, его жизнь и научная деятельность (к 110-летию Андрея Андреевича Рихтера)	1	208
Романенко М. О., Угву Дж. А., Иващенко Л. О. Микобиота короедов рода <i>Ips</i> DeGeer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Iprini) и ее хозяйственное значение	4	797
Романцов П. В. К познанию фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Восточной Сибири и юга Дальнего Востока России	1	153
Русина Л. Ю. См. Косякова А. Ю. и др.	4	728
Русинек О. Т. См. Чернышева О. А. и др.	4	946
Савицкий В. Ю. Новый вид жуков-долгоносиков рода <i>Dermatodina</i> Faust (Coleoptera, Curculionidae) из Вьетнама	1	181
Савицкий В. Ю. О некоторых видах жуков-долгоносиков подсем. Entiminae (Coleoptera, Curculionidae), описанных В. И. Мочульским из Японии, и новые данные по морфологии триб Seneorhinini и Tanymecini	2	417

Сажнев А. С. См. Литовкин С. В. и др.	2	390
Самарцева Ю. В. См. Волкович М. Г. и др.	4	953
Саулич А. Х. См. Мусолин Д. Л.	3	506
Саулич А. Х., Мусолин Д. Л. Сезонное развитие клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae): подсем. Mirinae, триба Stenodemini	1	14
Северина И. Ю. См. Жуковская М. И. и др.	3	538
Синклер Б. Дж. См. Хрулева О. А. и др.	3	602
Смук В. В. См. Шпанев А. М.	4	720
Солонкин И. А., Захарова Е. Ю., Шкурихин А. О. Нарушения жилкования крыльев боярышницы <i>Aporia crataegi</i> L. (Lepidoptera, Pieridae): взгляд с позиций современной фенетики	3	570
Сорокина В. С. См. Тридрих Н. Н.	3	637
Софронов А. П. См. Софронова Е. В.	3	590
Софронова Е. В., Софронов А. П. К фауне полужесткокрылых насекомых (Heteroptera) реликтовых сообществ вяза японского в низовьях р. Селенга (Республика Бурятия)	3	590
Стекольников А. А. См. Корзеев А. И.	1	59
Степанычева Е. А. См. Митина Г. В. и др.	4	697
Сулейманова Т. А. См. Нарчук Э. П. и др.	2	474
Сулейманова Т. А. См. Нарчук Э. П. и др.	3	674
Сулейманова Т. А. См. Нарчук Э. П. и др.	4	927
Сухорученко Г. И., Иванова Г. П., Красавина Л. П., Козлова Е. Г., Трапезнико-ва О. В. Влияние фунгицида Луна Транквилити на вредных членистоногих и хищных клещей в защищенном грунте	2	249
Сычева К. А. См. Федорова М. В. и др.	3	556
Трапезникова О. В. См. Сухорученко Г. И. и др.	2	249
Тридрих Н. Н., Сорокина В. С. Население настоящих мух (Diptera, Muscidae) пойменных, лесных и болотных биотопов Северной Охотии (Магаданская область, Россия)	3	637
Угву Дж. А. См. Романенко М. О. и др.	4	797
Фарисенков С. Э. См. Лапина Н. А. и др.	4	814
Федорова М. В., Шайкевич Е. В., Сычева К. А., Халин А. В., Махинова И. М., Ганушкина Л. А. Морфологические и генетические различия между комарами <i>Culex vagans</i> Wiedemann, 1828 и <i>Culex torrentium</i> Martini, 1925 (Diptera, Culicidae)	3	556

Филоненко И. В. См. Халин А. В. и др.	2	272
Филоненко И. В. См. Халин А. В. и др.	4	755
Халин А. В. См. Федорова М. В. и др.	3	556
Халин А. В., Айбулатов С. В., Филоненко И. В. Распространение кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) на Северо-Западе России: виды родов <i>Anopheles</i> Meigen, <i>Coquillettidia</i> Dyar, <i>Culex</i> L. и <i>Culiseta</i> Felt	2	272
Халин А. В., Айбулатов С. В., Филоненко И. В. Распространение кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) на Северо-Западе России: виды рода <i>Aedes</i> Meigen	4	755
Хрулева О. А., Винокуров Н. Н. Состав фауны и особенности биотопического распределения полужесткокрылых (Heteroptera) в окрестностях Певека (Чукотский АО)	2	298
Хрулева О. А., Шамшев И. В., Синклер Б. Дж. Эмпидоидные двукрылые (Diptera: Brachystomatidae, Empididae, Nybotidae) острова Врангеля (Чукотский АО): состав и особенности распределения фауны	3	602
Черепанова М. А. См. Митина Г. В. и др.	4	697
Чернышева О. А., Миронова А. С., Русинек О. Т. Памяти А. С. Плешанова (1941–2011)	4	946
Чоглокова А. А. См. Митина Г. В. и др.	4	697
Шайкевич Е. В. См. Федорова М. В. и др.	3	556
Шамшев И. В. См. Хрулева О. А. и др.	3	602
Шикалова Е. А. См. Коротяев Б. А. и др.	4	891
Шкурихин А. О. См. Солонкин И. А. и др.	3	570
Шпанев А. М., Мосейко А. Г. Крестоцветные блошки (<i>Phyllotreta</i> spp.; Coleoptera, Chrysomelidae) на посевах ярового рапса в Ленинградской области	1	49
Шпанев А. М., Смух В. В. Особенности пространственного распределения жука-щелкуна <i>Adrastus pallens</i> (F.) (Coleoptera, Elateridae) в агроландшафтах северо-запада России	4	720

Author index for 2021, volume C

Contents	N	Page
Aibulatov S. V. See Khalin A. V. a. others	2	272
Aibulatov S. V. See Khalin A. V. a. others	4	755
Anikin V. V. See Richter Ya. A. a. others	1	208
Author index for 2020, volume XCIX	1	229
Bagachanova A. K. See Nartshuk E. P.	2	327
Belokobylskij S. A. See Volkovitsh M. G. a. others	4	953
Belyakova N. A. See Reznik S. Ya. a. others	1	5
Belyakova N. A., Ovchinnikov A. N., Bezman-Moseyko O. S., Reznik S. Ya. Comparative study of phenotypic structure and photoperiodic responses of females from Moscow, Belgorod, and Sochi populations of the Asian ladybird <i>Harmonia axyridis</i> (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae)	3	493
Bezman-Moseyko O. S. See Belyakova N. A. a. others	3	493
Bezman-Moseyko O. S. See Reznik S. Ya. a. others	1	5
Bidzilya O. V. See Budashkin Yu. I.	2	459
Blinstein S. J. An interesting finding of <i>Bledius mulsanti</i> Rosenhauer (Coleoptera, Staphylinidae) in the Amur region	4	860
Budashkin Yu. I., Bidzilya O. V. Review of the genus <i>Aporiptura</i> Falkovitsh, 1972 (Lepidoptera, Coleophoridae) with description of a new species from Crimea	2	459
Cherepanova M. A. See Mitina G. V. a. others	4	697
Chernysheva O. A., Mironova A. S., Rusinek O. T. Homage to A. S. Pleshanov (1941–2011)	4	946
Chogloкова A. A. See Mitina G. V. a. others	4	697
Dedyukhin S. V., Korotyaev B. A. Interesting records of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) near the boundary between Europe and Asia	2	439
Dorofeyev V. I. See Korotyaev B. A. a. others	4	891
Dorofeyev V. I. See Moseyko A. G. a. others	4	862

Evdokarova T. G., Kucharczyk H. First record of <i>Tenothrips reichardti</i> (Priesner, 1926) (Thysanoptera, Thripidae) from Yakutia	2	360
Farisenkov S. E. See Lapina N. A. a. others	4	814
Fedorova M. V., Shaikevich E. V., Sycheva K. A., Khalin A. V., Makhinova I. M., Ganushkina L. A. Morphological and genetic differences between mosquitoes <i>Culex vagans</i> Wiedemann, 1828 and <i>Culex torrentium</i> Martini, 1925 (Diptera, Culicidae)	3	556
Filonenko I. V. See Khalin A. V. a. others	2	272
Filonenko I. V. See Khalin A. V. a. others	4	755
Gabdullina A. U. See Korotyaev B. A.	1	192
Gandrabur E. S. See Vereschagina A. B.	4	708
Ganushkina L. A. See Fedorova M. V. a. others	3	556
Gilev A. V. See Kosyakova A. Yu. a. others	4	728
Gorbunov P. Yu. See Mironov V. G. a. others	3	657
Gorochov A. V. New family, genus and species of the primitive Embioptera from the Triassic of Kyrgyzstan and remarks on the classification of this order	3	663
Guseva O. G. Rove beetles of the genus <i>Stenus</i> Latreille, 1797 (Coleoptera, Staphylinidae) in Leningrad Province	2	364
Isavnina I. L. See Zhukovskaya M. I. a. others	3	538
Ivanova G. P. See Sukhoruchenko G. I. a. others	2	249
Ivashchanka L. O. See Ramanenka M. O. a. others	4	797
Khalin A. V. See Fedorova M. V. a. others	3	556
Khalin A. V., Aibulatov S. V., Filonenko I. V. Mosquito distribution in Northwestern Russia: species of the genera <i>Anopheles</i> Meigen, <i>Coquillettidia</i> Dyar, <i>Culex</i> L. and <i>Culiseta</i> Felt (Diptera, Culicidae)	2	272
Khalin A. V., Aibulatov S. V., Filonenko I. V. Mosquito distribution in Northwestern Russia: <i>Aedes</i> Meigen species (Diptera, Culicidae)	4	755
Khruleva O. A., Shamshev I. V., Sinclair B. J. The empidoid flies (Diptera: Brachystomatidae, Empididae, Hybotidae) of Wrangel I. (Chukchi Autonomous Area): composition and distribution of the fauna	3	602
Khruleva O. A., Vinokurov N. N. Composition of the fauna and pattern of biotopic distribution of bugs (Heteroptera) in the vicinity of Pevek (Chukotka Autonomous Okrug)	2	298
Knyazev A. N. See Zhukovskaya M. I. a. others	3	538
Knyazev S. A. See Mironov V. G. a. others	3	657

Knyazev S. A. See Moseyko A. G. a. others	4	862
Korotyaev B. A. A new species of the weevil subgenus <i>Angarophyllobius</i> Korotyaev et Egorov (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae, genus <i>Phyllobius</i> Germ.) from northern coast of Lake Baikal	1	201
Korotyaev B. A. On the finding of the weevil <i>Orchestes ruber</i> (T.-M.) (Coleoptera, Curculionidae: Rhamphini) on the Siberian Elm in Abakan	3	688
Korotyaev B. A. See Dedyukhin S. V.	2	439
Korotyaev B. A., Gabdullina A. U. A new and a little known species of the weevil genus <i>Otiorhynchus</i> Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) from Katon-Karagay National Park (South-Western Altai)	1	192
Korotyaev B. A., Shikalova E. A., Dorofeyev V. I. New and little known species of the weevils (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) from Sayano-Shushenskii Biosphere Nature Reserve (West Sayan mountains) and Tuva	4	891
Korotyaev B. A., Vinokurov N. N., Kuzmina S. A. On findings of three Western Palaearctic species of the weevil subfamily Entiminae (Coleoptera, Curculionidae) in Yakutia	4	872
Korsunovskaya O. S. See Zhantiev R. D.	3	523
Korzeev A. I., Stekolnikov A. A. Male genitalia muscles of the blues' tribe Miletini (Lepidoptera, Lycaenidae: Miletinae)	1	59
Kosyakova A. Yu., Gilev A. V., Neumeyer R. P., Rusina L. Yu. Phenotypic variability of <i>Polistes albellus</i> Giordani Soika, 1976 (Hymenoptera, Vespidae)	4	728
Kozlova E. G. See Sukhoruchenko G. I. a. others	2	249
Krasavina L. P. See Sukhoruchenko G. I. a. others	2	249
Krivokhatsky V. A. A review of the antlion fauna (Neuroptera, Myrmeleontidae) of Madagascar and analysis of its genesis based on the collection of the Zoological Institute, St. Petersburg	1	111
Krivosheina M. G. See Krivosheina N. P.	1	34
Krivosheina N. P., Krivosheina M. G. New data on the larvae of the hoverfly genus <i>Eumerus</i> Meigen, 1822 (Diptera, Syrphidae)	1	34
Kucharczyk H. See Evdokarova T. G.	2	360
Kulakova O. I., Tatarinov A. G. On phenotypic variability, ecological and geographical features of <i>Erebia lena</i> Christoph, 1889 (Lepidoptera, Satyridae) in Northeastern European Russia	2	265
Kuzmina S. A. See Korotyaev B. A. a. others	4	872
Lapina N. A., Farisenkov S. E., Petrov P. N., Polilov A. A. The effects of miniaturization on wing structure and flight mechanics in insects	4	814

Litovkin S. V., Sazhnev A. S., Prokin A. A. Species of the subgenus <i>Lumetus</i> Zaitzev (Coleoptera, Hydrophilidae: <i>Enochrus</i> Thomson) of the fauna of Russia and adjacent countries	2	390
Lukhtanov V. A. See Makhov I. A.	4	836
Luo Zhaohui see Vinokurov N. N.	4	880
M. Yu. Kalashian. A new species of the buprestid genus <i>Cantonius</i> Théry, 1929 (Coleoptera, Buprestidae) from China with nomenclatural and synonymic notes on the genera <i>Cantonius</i> and <i>Cantoniellus</i> Kalashian, 2004	1	146
Makhinova I. M. See Fedorova M. V. a. others	3	556
Makhov I. A. Additions to the second edition of the Catalogue of the Lepidoptera of Russia: East Siberian regions. Part 1	2	375
Makhov I. A., Lukhtanov V. A. Geometrid moths (Lepidoptera, Geometridae) of the Baikal region: additions to the species list and results of DNA barcoding	4	836
Mironov V. G. Morphology and biology of the preimaginal stages of some species of the geometrid moth genus <i>Eupithecia</i> Curt. (Lepidoptera, Geometridae)	1	79
Mironov V. G., Knyazev S. A., Gorbunov P. Yu. Species of geometrid moths of the tribe Eupitheciini (Lepidoptera, Geometridae) new to the fauna of Kazakhstan	3	657
Mironova A. S. See Chernysheva O. A. a. others	4	946
Mitina G. V., Stepanycheva E. A., Chogloкова A. A., Cherepanova M. A. Behavioral reactions of the peach aphid <i>Myzus persicae</i> (Sulzer, 1776) (Hemiptera, Aphididae) to volatile organic compounds of entomopathogenic fungi of the genus <i>Lecanicillium</i>	4	697
Moseyko A. G. See Shpanev A. M.	1	49
Moseyko A. G., Knyazev S. A., Dorofeyev V. I. New data on the distribution and host plants of the leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) in the south of West Siberia	4	862
Musolin D. L. See Saulich A. Kh.	1	14
Musolin D. L., Saulich A. Kh. Seasonal development of plant bugs (Heteroptera, Miridae): subfamily Orthotylinae, tribes Halticini and Orthotylini	3	506
Nartshuk E. P., Bagachanova A. K. On the fauna of the grassfly subfamilies Siphonellopsinae and Chloropinae (Diptera, Chloropidae) and their distribution in different landscapes of Yakutia	2	327
Nartshuk E. P., Paramonov N. M., Suleymanova T. A. Type specimens of the ball flies (Diptera, Acroceridae) in the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg	3	674

Nartshuk E. P., Paramonov N. M., Suleymanova T. A. Types of the dipterans of the families Cypselosomatidae, Micropezidae and Tethinidae (Diptera, Acalyptratae) in the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg	2	474
Nartshuk E. P., Paramonov N. M., Suleymanova T. A. Types of the dipterous family of lance flies (Diptera, Lonchaeidae) in the collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg	4	927
Neumeyer R. P. See Kosyakova A. Yu. a. others	4	728
Ovchinnikov A. N. See Belyakova N. A. a. others	3	493
Ovchinnikov A. N. See Reznik S. Ya. a. others	1	5
Ovchinnikova A. A. See Reznik S. Ya. a. others	1	5
Ovtshinnikova O. G. See Volkovitsh M. G. a. others	4	953
Paramonov N. M. See Nartshuk E. P. a. others	2	474
Paramonov N. M. See Nartshuk E. P. a. others	3	674
Paramonov N. M. See Nartshuk E. P. a. others	4	927
Petrov A. V. Key to and annotated list of species of the bark-beetle genus <i>Scolytus</i> Geoffroy, 1762 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) from European Russia	4	907
Petrov P. N. See Lapina N. A. a. others	4	814
Polilov A. A. See Lapina N. A. a. others	4	814
Prokin A. A. See Litovkin S. V. a. others	2	390
Ramanenka M. O., Ugwu J. A., Ivashchanka L. O. Mycobiota of bark beetles of the genus <i>Ips</i> DeGeer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Ipini) and its economic impact	4	797
Report on activities of the Russian Entomological Society for 2019 and 2020	2	483
Reznik S. Ya. See Belyakova N. A. a. others	3	493
Reznik S. Ya., Ovchinnikov A. N., Ovchinnikova A. A., Bezman-Moseyko O. S., Belyakova N. A. On the reproductive diapause in a predatory ladybird <i>Cheilomenes sexmaculata</i> (Fabricius, 1781) (Coleoptera, Coccinellidae)	1	5
Richter T. Ya. See Richter Ya. A. a. others	1	208
Richter Ya. A., Richter T. Ya., Anikin V. V. Andrey Andreevich Richter, his life and scientific activity (110th anniversary of Andrey Andreevich Richter)	1	208
Romantsov P. V. To the knowledge of the fauna of leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of East Siberia and the south of the Russian Far East	1	153

Rusina L. Yu. See Kosyakova A. Yu. a. others	4	728
Rusinek O. T. See Chernysheva O. A. a. others	4	946
Samartseva Yu. V. See Volkovitsh M. G. a. others	4	953
Saulich A. Kh. See Musolin D. L.	3	506
Saulich A. Kh., Musolin D. L. Seasonal development of plant bugs (Heteroptera, Miridae): subfamily Mirinae, tribe Stenodemini	1	14
Savitsky V. Yu. A new species of the weevil genus <i>Dermatodina</i> Faust (Coleoptera, Curculionidae) from Vietnam	1	181
Savitsky V. Yu. On some weevil taxa of the subfamily Entiminae (Coleoptera, Curculionidae) described by V. I. Motschulsky from Japan and new data on the morphology of the tribes Cneorhinini and Tanymecini	2	417
Sazhnev A. S. See Litovkin S. V. a. others	2	390
Severina I. Ju. See Zhukovskaya M. I. a. others	3	538
Shaikevich E. V. See Fedorova M. V. a. others	3	556
Shamshev I. V. See Khruleva O. A. a. others	3	602
Shikalova E. A. See Korotyayev B. A. a. others	4	891
Shkurikhin A. O. See Solonkin I. A. a. others	3	570
Shpanev A. M., Moseyko A. G. Cruciferous flea beetles (<i>Phyllotreta</i> spp.; Coleoptera, Chrysomelidae) on the spring rape crops in Leningrad Province	1	49
Shpanev A. M., Smuk V. V. Spatial distribution of the click beetle <i>Adrastus pallens</i> (F.) (Coleoptera, Elateridae) in the agricultural landscapes of the North-West of Russia	4	720
Sinclair B. J. See Khruleva O. A. a. others	3	602
Smuk V. V. See Shpanev A. M.	4	720
Sofronov A. P. See Sofronova E. V.	3	590
Sofronova E. V., Sofronov A. P. New data on the Heteroptera fauna of Japanese elm relict communities in the lower reaches of the Selenga River (Republic of Buryatia)	3	590
Solonkin I. A., Zakharova E. Yu., Shkurikhin A. O. Wing venation abnormalities in the black-veined white <i>Aporia crataegi</i> L. (Lepidoptera, Pieridae): insight in terms of the modern phenetics	3	570
Sorokina V. S. See Tridrikh N. N.	3	637
Stekolnikov A. A. See Korzeev A. I.	1	59
Stepanycheva E. A. See Mitina G. V. a. others	4	697

Sukhoruchenko G. I., Ivanova G. P., Krasavina L. P., Kozlova E. G., Trapeznikova O. V. Effect of the fungicide Luna Tranquility on harmful arthropods and predatory mites in protected grounds	2	249
Suleymanova T. A. See Nartshuk E. P. a. others	2	474
Suleymanova T. A. See Nartshuk E. P. a. others	3	674
Suleymanova T. A. See Nartshuk E. P. a. others	4	927
Sycheva K. A. See Fedorova M. V. a. others	3	556
Tatarinov A. G. See Kulakova O. I.	2	265
Trapeznikova O. V. See Sukhoruchenko G. I. a. others	2	249
Tridrikh N. N., Sorokina V. S. Muscid fly (Diptera, Muscidae) distribution in the river floodplain, forest and swamp biotopes of Northern Okhotia (Magadan Province, Russia)	3	637
Ugwu J. A. See Ramanenka M. O. a. others	4	797
Vereschagina A. B., Gandrabur E. S. Characteristics of the development of autumn generations and oviposition in <i>Metopolophium dirhodum</i> Walk. (Hemiptera, Sternorrhyncha: Aphididae)	4	708
Vinokurov N. N. See Khruleva O. A.	2	298
Vinokurov N. N. See Korotyaev B. A. a. others	4	872
Vinokurov N. N., Luo Zhaohui. <i>Eremosaldula</i> Vinokurov et Luo – a new genus of the shore bugs (Heteroptera, Leptopodomorpha: Saldidae) from North-Western China	4	880
Volkovitsh M. G., Ovtshinnikova O. G., Samartseva Yu. V., Belokobylskij S. A. In memoriam: Viktor Anatolievich Krivokhatsky (1954–2021)	4	953
Zakharova E. Yu. See Solonkin I. A. a. others	3	570
Zhantiev R. D., Korsunovskaya O. S. Functions of chordotonal sensilla in bushcrickets (Orthoptera, Tettigoniidae)	3	523
Zhukovskaya M. I., Severina I. Ju., Isavnina I. L., Knyazev A. N. The contribution of sensory stimulation to motor performance in insects	3	538
Zinovyeva A. N. The seed bugs (Heteroptera, Lygaeidae) of the North-East of European part of Russia	1	97