Учредители:

ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН

ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ

Главный редактор Б. А. КОРОТЯЕВ

Редакционная коллегия

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

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

ТОМ С
2021

Журнал основан в 1901 г.
Выходит 4 раза в год

МОСКВА
ООО «ОБЪЕДИНЁННАЯ РЕДАКЦИЯ»

ENTOMOLOGICHESKOE OBOZRENIE

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

Editorial Board

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

Coordinating Editor Yu. V. ASTAFUROVA

VOL. C
2021

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

СОДЕРЖАНИЕ

Г. В. Митина, Е. А. Степанычева, А. А. Чоглокова, М. А. Черепанова. Особенности поведенческих реакций персиковой тли *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Hemiptera, Aphididae) на летучие органические соединения энтомопатогенных грибов рода *Lecanicillium* 697

А. Б. Верещагина, Е. С. Гандрабур. Особенности развития осенних поколений и откладки яиц у *Metopolophium dirhodum* Walk. (Hemiptera, Sternorrhyncha: Aphididae) 708

А. М. Шпанев, В. В. Смук. Особенности пространственного распределения жука-щелкуна *Adrastus pallens* (F.) (Coleoptera, Elateridae) в агроландшафтах северо-запада России 720

А. Ю. Косякова, А. В. Гилев, Р. П. Ноймейер, Л. Ю. Русина. Фенотипическая изменчивость осы *Polistes albellus* Giordani Soika, 1976 (Hymenoptera, Vespidae) 728

А. В. Халин, С. В. Айбулатов, И. В. Филоненко. Распространение кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) на Северо-Западе России: виды рода *Aedes* Meigen 755

М. О. Романенко, Дж. А. Угву, Л. О. Иващенко. Микобиота короедов рода *Ips* DeGeer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Ipini) и ее хозяйственное значение 797

Н. А. Лапина, С. Э. Фарисенков, П. Н. Петров, А. А. Полилов. Влияние миниатюризации на строение крыльев и механику полета насекомых 814

И. А. Махов, В. А. Лухтанов. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Байкальского региона: уточнение видового состава и результаты молекулярного ДНК-баркодинга 836

С. Я. Блинштейн. Интересная находка *Bledius mulsanti* Rosenhauer (Coleoptera, Staphylinidae) в Приамурье 860

А. Г. Мосейко, С. А. Князев, В. И. Дорофеев. Новые данные о распространении и кормовых растениях жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) на юге Западной Сибири 862

Б. А. Коротяев, Н. Н. Винокуров, С. А. Кузьмина. О находках в Якутии трех западнопалеарктических видов долгоносиков подсем. Entiminae (Coleoptera, Curculionidae) 872

Н. Н. Винокуров, Луо Чжаохуэй. *Eremosaldula* Vinokurov et Luo – новый род полужесткокрылых сем. Saldidae (Heteroptera, Leptopodomorpha) из Северо-Западного Китая 880

Б. А. Коротяев, Е. А. Шикалова, В. И. Дорофеев. Новые и малоизвестные виды долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) из Саяно-Шушенского биосферного заповедника и Тувы 891

А. В. Петров. Определительная таблица и аннотированный список короедов рода *Scolytus* Geoffroy, 1762 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) европейской части России 907

Э. П. Нарчук, Н. М. Парамонов, Т. А. Сулейманова. Типовые экземпляры мух-копьехвосток (Diptera, Lonchaeidae) в коллекции Зоологического института Российской академии наук в Санкт-Петербурге 927

Памятные даты

О. А. Чернышева, А. С. Миронова, О. Т. Русинек. Памяти А. С. Плешанова (1941–2011) 946

Потери науки

М. Г. Волкович, О. Г. Овчинникова, Ю. В. Самарцева, С. А. Белокобыльский. Памяти Виктора Анатольевича Кривохатского (1954–2021) 953

CONTENTS

G. V. Mitina, E. A. Stepanycheva, A. A. Choglokova, M. A. Cherepanova. Behavioral reactions of the peach aphid *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Hemiptera, Aphididae) to volatile organic compounds of entomopathogenic fungi of the genus *Lecanicillium* 697

A. B. Vereschagina, E. S. Gandrabur. Characteristics of the development of autumn generations and oviposition in *Metopolophium dirhodum* Walk. (Hemiptera, Sternorrhyncha: Aphididae) 708

A. M. Shpanev, V. V. Smuk. Spatial distribution of the click beetle *Adrastus pallens* (F.) (Coleoptera, Elateridae) in the agricultural landscapes of the north-west of Russia 720

A. Yu. Kosyakova, A. V. Gilev, R. P. Neumeyer, L. Yu. Rusina. Phenotypic variability of *Polistes albellus* Giordani Soika, 1976 (Hymenoptera, Vespidae) 728

A. V. Khalin, S. V. Aibulatov, I. V. Filonenko. Mosquito distribution in North-western Russia: *Aedes* Meigen species (Diptera, Culicidae) 755

M. O. Ramanenka, J. A. Ugwu, L. O. Ivashchanka. Mycobiota of bark beetles of the genus *Ips* DeGeer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Ipini) and its economic impact 797

N. A. Lapina, S. E. Farisenkov, P. N. Petrov, A. A. Polilov. The effects of miniaturization on wing structure and flight mechanics in insects 814

I. A. Makhov, V. A. Lukhtanov. Geometrid moths (Lepidoptera, Geometridae) of the Baikal region: additions to the species list and results of DNA barcoding 836

S. J. Blinstein. An interesting finding of *Bledius mulsanti* Rosenhauer (Coleoptera, Staphylinidae) in the Amur region 860

A. G. Moseyko, S. A. Knyazev, V. I. Dorofeyev. New data on the distribution and host plants of the leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) in the south of West Siberia 862

B. A. Korotyaev, N. N. Vinokurov, S. A. Kuzmina. On findings of three Western Palaearctic species of weevil subfamily Entiminae (Coleoptera, Curculionidae) in Yakutia 872

N. N. Vinokurov, Luo Zhaohui. *Eremosaldula* Vinokurov et Luo – a new genus of the shore bugs (Heteroptera, Leptopodomorpha: Saldidae) from North-Western China 880

B. A. Korotyaev, E. A. Shikalova, V. I. Dorofeev. New and little known species of the weevils (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) from Sayano-Shushenskii Biosphere Reserve (West Sayan mountains) and Tuva 891

A. V. Petrov. Key to and annotated list of species of the bark-beetle genus *Scolytus* Geoffroy, 1762 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) from European Russia 907

E. P. Nartshuk, N. M. Paramonov, T. A. Suleymanova. Types of the dipterous family of lance flies (Diptera, Lonchaeidae) in the collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences in St. Petersburg 927

Biographies of scientists

O. A. Chernysheva, A. S. Mironova, O. T. Rusinek. Homage to A. S. Pleshanov (1941–2011) 946

Obituary

M. G. Volkovitsh, O. G. Ovtshinnikova, Yu. V. Samartseva, S. A. Belokobylskij. In memoriam: Viktor Anatolievich Krivokhatsky (1954–2021) 953

УДК 595.753:632.937.14

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ ПЕРСИКОВОЙ ТЛИ *MYZUS PERSICAE* (SULZER, 1776) (HEMIPTERA, APHIDIDAE) НА ЛЕТУЧИЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ ГРИБОВ РОДА *LECANICILLIUM*

©2021 г. Г. В. Митина,* Е. А. Степанычева, А. А. Чоглокова,*** М. А. Черепанова******

Всероссийский институт защиты растений
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия
*e-mail: galmit@rambler.ru (автор, ответственный за переписку),
**e-mail: stepanycheva@yandex.ru, ***e-mail: 4oglik@inbox.ru
**** e-mail: cherepma@mail.ru

Поступила 12.05.2021 г
После доработки 20.09.2021 г.
Принята к публикации 20.09.2021 г.

При оценке эффективности энтомопатогенных грибов для контроля численности опасного фитофага и переносчика вирусов растений тли *Myzus persicae* необходимо учитывать влияние спор и спорулирующего мицелия грибов на ее поведение, связанное с выбором растений для питания и развития потомства. В лабораторных опытах установлено, что 5 штаммов грибов рода *Lecanicillium* (из 13 изученных), отличавшихся видовой принадлежностью, вызывали выраженную репеллентную реакцию у самок персиковой тли. Индекс агрегации (ИА) варьировал от –22.7 до –39.7, при этом отмечено снижение числа личинок дочернего поколения в 1.6–4.2 раза на опытных листьях. Выявлены существенные различия в способности различных видов грибов заражать личинок персиковой тли: наиболее вирулентным был *L. longisporum* (89 % смертности личинок при концентрации конидий 1×10^7 спор/мл), а *L. psalliotae* был практически непатогенным для тли. Все штаммы, проявившие репеллентность, обладали и выраженной патогенностью, обратное не всегда верно.

Ключевые слова: *Myzus persicae*, поведенческие реакции, энтомопатогенные грибы, *Lecanicillium*, летучие органические соединения, вирулентность.

DOI: 10.31857/S0367144521040018

Персиковая тля (синонимы: персиковая зеленая, оранжерейная, табачная) *Myzus persicae* (Sulzer) (Масляков, Ижевский, 2011) распространена во многих географических регионах и относится к числу наиболее важных вредителей, в том числе в России. Этот вид представляет опасность для более чем 400 видов растений из 50 семейств – плодовых (персик, миндаль, абрикос, дикая вишня, слива), зеленных, овощных – открытого и закрытого грунта (Васильев, Лившиц, 1984; Blackman, Eastop, 2000). В те-

плицах встречается форма с неполным циклом развития, способная размножаться непрерывно в течение всего года с высоким уровнем воспроизводства (Попов, 1988). Помимо прямого повреждения растений при питании зеленая персиковая тля может передавать более 100 вирусов растений (Eskandari et al., 1979; Bwye et al., 1997; Пазюк и др., 2017), причем нимфы и имаго способны участвовать в этом в равной степени (Namba, Sylvester, 1981; Какарека и др., 2019). При производстве семенного безвирусного картофеля в теплицах появление даже единичных особей *M. persicae* может быть опасным (Зейрук и др., 2017). В настоящее время в мире отмечается развитие популяций тлей, устойчивых к инсектицидам из различных химических групп (Foster et al., 2003; Dewar et al., 2007; Leeuwen et al., 2010). Благодаря своим биологическим и экологическим особенностям тли проявляют чувствительность к энтомопатогенным грибам (ЭГ) – важным компонентам экосистем, которые существенно сокращают численность тлей, формируя устойчивые очаги инфекции (Samson et al., 1988; Steinkraus, 2006; Sinha et al., 2016). Для биологической борьбы с тлями в мировой практике применяются природные патогены сосущих насекомых и клещей, например, ЭГ из рода *Lecanicillium* W. Gams et Zare (Hypocreales, Cordycipitaceae) (Faria, Wraight, 2007; Goettel et al., 2008).

В современных работах изучаются многофакторные взаимодействия ЭГ с членистоногими, включая не только патогенность, но и влияние грибов на поведенческие реакции хозяев (Lord, 2001; Roy et al., 2006; Baverstock et al., 2010). Поскольку распознавание запахов важно для обеспечения выживания и размножения насекомых, их поведенческие реакции на грибной патоген могут оказывать существенное влияние на эффективность грибов как средств биологической защиты. Споры и мицелий ЭГ могут выделять летучие органические соединения (ЛОС) – продукты их метаболизма (Crespo et al., 2008; Müller et al., 2013) из разных химических групп (Splivallo et al., 2007; Campos et al., 2010; Kramer, Abraham, 2012), которые распространяются с воздушными потоками или через почву (Morath et al., 2012) и могут непосредственно влиять на поведенческие реакции членистоногих. Например, ЭГ из родов *Metarhizium* и *Beauveria* выделяют ЛОС, действующие на насекомых и других беспозвоночных как аттрактанты и/или репелленты; они могут идентифицироваться насекомыми как сигналы о наличии возможных партнеров, пищи, подходящих мест для откладывания яиц или опасностей, которых следует избегать (Rohlfs et al., 2005). Негативное влияние конидий ЭГ на выбор кормового растения обнаружено для бахчевой тли *Aphis gossypii* Glover (Gurulingappa et al., 2010). ЭГ также могут проявлять эндофитные свойства, проникая в ткани растения и влияя на его метаболизм, в результате чего выделяются ЛОС, которые изменяют пищевую привлекательность растений для тлей (Manoussopoulos et al., 2019). Такие особенности могут быть использованы при оценке эффективности ЭГ в отношении опасного фитофага *M. persicae*. Влияние ЭГ на поведение *M. persicae* ранее не изучалось, поэтому в нашей работе мы сфокусировались на изучении поведенческих реакций *M. persicae* на летучие соединения мицелия и спор ЭГ из рода *Lecanicillium* и на оценке патогенности грибов в отношении этого фитофага.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Энтомологический материал

Культуру персиковой тли *M. persicae* содержали на проростках конских (садовых, обыкновенных) бобов (*Vicia faba* L.) при температуре 24 ± 1 °С и продолжительности светового дня 18 ч. Реакции на ЛОС оценивали в опытах с половозрелыми самками. Для определения вирулентности ЭГ самок отсаживали на лист боба на сутки с целью получения личинок одного возраста.

Микологический материал

В экспериментах использовали 7 видов грибов (всего было отобрано 13 штаммов) из рода *Lecanicillium* (табл. 1), хранящихся в Коллекции патогенных микроорганизмов ВИЗР (WFCC WDCM № 760, УНО). Штаммы Vl 5-Vl 71 собраны и выделены Б. А. Борисовым (Россия, Москва).

Типовой штамм ARSEF 8057 *Lecanicillium pissodis* Kope et I. Leal и штамм ARSEF 2332 *Lecanicillium dimorphum* (J. D. Chen) Zare et W. Gams получены из коллекции ARSEF USDA (США). Штаммы Vit 71 и Vit 117 *Lecanicillium attenuatum* Zare et W. Gams были получены от Г. Р. Леднева (Россия, С.-Петербург). Изучаемые штаммы были выделены из различных насекомых и субстратов. Виды грибов ранее были идентифицированы с помощью метода мультилокусного генотипирования (Mitina et al., 2017; Леднев и др., 2019). Штаммы поддерживались в пробирках на агаризованной среде Чапека при 4 °С и пересевались 1 раз в год.

Влияние грибов рода *Lecanicillium* на поведенческие реакции персиковой тли *Myzus persicae*

Опыты проводились со спорулирующим мицелием (агаровые блоки диаметром 9 мм, которые вырезали микробиологическим пробойником из свежей 10-суточной культуры ЭГ, выращенной на среде Чапека). В качестве камеры использовали чашки Петри с двумя листьями боба, на которых размещали по агаровому блоку (с мицелием и с чистой средой), в центр камеры выпускали по 20 самок персиковой тли. Учет распределения тлей на листьях и числа отродившихся личинок проводили через сутки.

Характер реакции насекомых на ЛОС оценивали по индексу агрегирования (ИА), рассчитываемому по формуле (Pascual-Villalobos, Robledo, 1998):

$$ИА = (О - К / О + К) \times 100,$$

где О – количество насекомых в опыте, К – количество насекомых, находившихся в контроле.

При положительной величине ИА реакция оценивается как аттрактивная, при отрицательной – как репеллентная.

Изменение числа личинок дочернего поколения по отношению к контролю = (число личинок в контроле – число личинок в опыте) / число личинок в контроле × 100.

Вирулентность штаммов грибов рода *Lecanicillium* в отношении персиковой тли *Myzus persicae*

Оценку вирулентности ЭГ в отношении персиковой тли проводили по разработанной авторами методике в пластиковых камерах объемом 50 см^3 с микроотверстиями. В камеры заливали 1%-ный агар толщиной 5 мм и после застывания агара размещали лист боба диаметром 3–3.5 см абаксиальной стороной вверх. Для получения личинок младших возрастов на лист боба помещали по 7 самок тли, затем камеры закрывали и оставляли при дневном свете и 25 °С. Через сутки самок тли удаляли, оставляя только отрожденных личинок (10–25 особей на лист). Концентра-

Таблица 1. Список штаммов и видов ЭГ рода *Lecanicillium*

Вид*	Штамм	Хозяин, субстрат	Географическое происхождение
L. attenuatum	Vit 71 Vit 117	Большой еловый короед *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Curculionidae)	Россия: Карелия
L. dimorphum	Vl 79	Почва	Кипр
	2332	Тли (Hemiptera: Aphididae)	США: Айдахо (г. Парма)
L. lecanii	F 2	Неидентифицированное насекомое	Молдова
	Vl 5	Ежевичная белокрылка *Pealius setosus* Danzig (Hemiptera: Aleyrodidae)	Грузия: Аджария
	Vl 29	Жимолостная белокрылка *Aleyrodes lonicerae* Walker (Hemiptera: Aleyrodidae)	Грузия: Аджария
L. longisporum	Vl 13	Тля (Hemiptera: Aphididae)	Англия
L. muscarium	Vl 21	Оранжерейная белокрылка *Trialeurodes vaporariorum* Westw. (Hemiptera: Aleyrodidae)	Центральная Россия: Московская обл. (г. Раменское)
	Vl 61	Урединиопустулы возбудителя ржавчины *Phragmidium* sp. на *Rubus* sp.	Юг России: Краснодарский край (Мостовской р-н)
	Vl 72	Жимолостная белокрылка *Aleyrodes lonicerae* Walker (Hemiptera: Aleyrodidae)	Центральная Россия: Московская обл. (г. Долгопрудный)
L. pissodis	8057	Coleoptera: Curculionidae	Канада: Ванкувер
L. psalliotae	Vl 78	Неидентифицированное насекомое	Кипр

Примечание. * В современной классификации часть видов рода *Lecanicillium* перенесена в род *Akanthomyces*: *Akanthomyces muscarius* (= *L. muscarium*), *Akanthomyces lecanii* (= *L. lecanii*), *Akanthomyces dipterigenus* (= *L. longisporum*) и *Akanthomyces pissodis* (= *L. pissodis*) (Kepler et al., 2017). Поскольку принадлежность этих видов к роду *Akanthomyces* остается дискуссионной, в нашей работе используются традиционные названия видов.

ция конидиальной суспензии была подобрана с учетом устойчивости тест-объекта к заражению и составила 1×10^7 спор/мл. Листья бобов вместе с тлей окунали в суспензию на 5 сек, подсушивали на воздухе и раскладывали на агар в камеры. Подсчитывали число живых личинок на листе сразу после обработки, а затем число живых и мертвых личинок и личинок с внешними признаками микоза на 3-и и 7-е сутки после заражения.

Расчет биологической эффективности проводили путем оценки снижения численности подопытных особей относительно исходной с поправкой на контроль по формуле Хендерсона–Тилтона:

$$Э = 100 \times (1 - Оп \times Кд/Од \times Кп),$$

где Э – эффективность, выраженная процентом снижения численности насекомых с поправкой на контроль; Од – число живых особей перед обработкой в опыте; Оп – число живых особей после обработки в опыте; Кд – число живых особей в контроле в предварительном учете; Кп – число живых особей в контроле в последующие учеты.

Статистическая обработка

Результаты были статистически обработаны с помощью однофакторного анализа ANOVA (SigmaPlot версия 12.5 Systat Software), для сравнения средних значений использовали тест Tukey's HSD.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение поведенческих реакций самок персиковой тли в ответ на присутствие спорулирующего мицелия ЭГ показало, что из 13 протестированных штаммов мицелий пяти штаммов (Vl 13, Vl 21, Vl 79, 2332, Vit 117) оказывал выраженное репеллентное действие на самок тли. Индекс агрегации (ИА) варьировал от -22.7 до -39.7, при этом отмечено снижение числа личинок дочернего поколения на опытных листьях в 1.6–4.2 раза (табл. 2). Наиболее репеллентными были штаммы Vl 13 *L. longisporum*, а также штаммы 2332 и Vl 79 *L. dimorphum*. Таким образом, в условиях свободного выбора самки для питания и развития потомства отдавали явное предпочтение контрольным листьям (с блоками агара без гриба) перед листьями, содержащими на поверхности блоки с культурой грибов этих штаммов.

ЭГ рода *Lecanicillium* сильно различались по способности заражать личинок персиковой тли. Наиболее вирулентным для персиковой тли был штамм Vl 13 *L. longisporum*, который уже на 3-и сутки вызывал заражение 89 % личинок, все они на 7-е сутки обрастали мицелием (табл. 3). Высокую смертность на 3-и сутки вызывал также штамм Vl 5 *L. lecanii* – 76.7 %. Заражение остальными штаммами происходило медленнее: смертность на 3-и сутки не превышала 50 %, но на 7-е сутки заражение большинством этих штаммов приводило к гибели более 70 % особей. У штамма Vl 78 *L. psalliotae* патогенность практически отсутствовала, смертность тли на 7-е сутки составила около 10 %. Штамм Vl 79 *L. dimorphum* был средневирулентным и вызывал 56.5%-ную смертность личинок на 7-е сутки.

Проявление признаков микоза не всегда было напрямую связано с показателем смертности личинок. Отдельные штаммыв (Vl 61 *L. muscarium* и Vit 71 *L. attenuatum*) вызывали высокую смертность тли, что может быть связано с проявлением токсических свойств этих штаммов, и гриб на погибших особях часто не развивался.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами результаты показывают, что споры и мицелий изученных видов и штаммов ЭГ рода *Lecanicillium* могут не только проявлять патогенные свойства, но и выделять ЛОС, влияющие на поведенческие реакции персиковой тли. Преобладающими были реакции репеллентности.

Штамм Vl 13 *L. longisporum*, вызывающий максимальную смертность личинок персиковой тли, характеризовался и самой высокой степенью репеллентности в отношении самок этого вида (ИА=-39.7). ЛОС мицелия высокопатогенных для тли штаммов 2332 и Vl 79 *L. dimorphum*, Vl 21 *L. muscarium* и Vit 117 *L. attenuatum* проявляли репеллентные свойства, при этом происходило существенное снижение числа личинок дочернего поколения. И, напротив, у штамма Vl 78 *L. psalliotae*, не патогенного для личинок тли, ЛОС не оказывали влияния и на поведение фитофага. Штамм Vl 5 оказывал слабое аттрактивное действие и также не оказывал влияние на числен-

Таблица 2. Влияние мицелия грибов рода *Lecanicillium* на ольфакторные реакции персиковой тли *Myzus persicae* (Sulz.)

Вид	Штамм	Число самок на лист		*ИА*	*F*	*p*	Число личинок дочернего поколения		Уменьшение числа личинок дочернего поколения, %	*F*	*p*
		Опыт	Контроль				Опыт	Контроль			
L. attenuatum	Vit 71	7.2 ± 0.6 a	8.6 ± 0.6 a	–8.9	2.938	0.095	5.0 ± 0.4 a	5.7 ± 0.8 a	11.5	0.549	0.463
	Vit 117	5.4 ± 0.8 a	9.0 ± 0.9 b	–25.0	9.228	0.007	4.5 ± 0.4 a	9.9 ± 0.7 b	54.5	42.743	3.818^{E-6}
L. dimorphum	Vl 79	4.9 ± 1.2 a	11.2 ± 1.1 b	–39.1	14.375	0.001	3.4 ± 0.8 a	7.3 ± 1.0 b	53.4	8.747	0.008
	2332	5.3 ± 0.6 a	11.3 ± 0.4 b	–36.1	73.303	9.201^{E-8}	3.4 ± 0.4 a	5.5 ± 0.4 b	38.2	18.990	0.000
L. lecanii	F2	7.3 ± 0.6 a	8.4 ± 0.7 a	–7.0	1.502	0.236	4.6±0.4 a	5.3±0.6 a	13.2	1.089	0.311
	Vl 5	9.1 ± 1.2 a	6.9 ± 1.2 a	+13.8	1.801	0.196	5.6 ± 0.7 a	5.0 ± 0.6 a	12.0	0.403	0.534
	Vl 29	7.1 ± 0.5 a	9.1 ± 0.8 a	–12.3	4.401	0.050	4.6 ± 0.3 a	5.4 ± 0.6 a	14.8	1.346	0.261
L. longisporum	Vl 13	4.7 ± 0.8 a	10.9 ± 0.8 b	–39.7	30.083	0.000	1.3 ± 0.2 a	5.4 ± 0.6 b	75.9	41.449	4.653^{E-6}
L. muscarium	Vl 21	5.8 ± 0.6 a	9.2 ± 0.8 b	–22.7	10.929	0.004	1.5 ± 0.3 a	3.1 ± 0.4 b	51.6	8.409	0.010
	Vl 61	7.9 ± 0.5 a	7.8 ± 0.7 a	+0.3	0.004	0.953	4.0 ± 0.4 a	4.1 ± 0.5 a	2.4	0.027	0.871
	Vl 72	6.6 ± 0.7 a	8.6 ± 0.9 a	–13.2	3.435	0.080	4.3 ± 0.5 a	5.1 ± 0.8 a	15.7	0.748	0.398
L. pissodis	8057	6.4 ± 0.6 a	7.9 ± 0.9 a	–10.5	1.960	0.178	3.9 ± 0.5 a	4.7 ± 0.6 a	17.0	1.047	0.320
L. psalliotae	Vl 78	7.5 ± 1.0 a	7.8 ± 0.9 a	–2.0	0.054	0.819	4.5 ± 0.8 a	5.4 ± 0.9 a	16.7	0.566	0.463

Примечание. Одинаковыми буквами отмечены варианты, достоверно не отличающиеся от контроля при $P \leq 0.05$, попарное сравнение.

Таблица 3. Вирулентность энтомопатогенных грибов из рода *Lecanicillium* для персиковой тли *Myzus persicae* (Sulz.)

Вид	Штамм	Смертность личинок в разные сроки после заражения, среднее ±, %		Доля личинок с признаками микоза на 7-е сутки, %
		3-и сутки	7-е сутки	
L. attenuatum	Vit 71	43.3 ± 2.6	87.7 ± 4.6	60.8 ± 6.5
	Vit 117	41.3 ± 2.7	81.3 ± 7.2	84.3 ± 8.1
L. dimorphum	Vl 79	0	56.5 ± 5.6	86.2 ± 3.9
	2332	9.5 ± 3.2	73.4 ± 9.9	82.9 ± 6.3
L. lecanii	F2	43.9 ± 1.7	89.2 ± 3.1	90.0 ± 3.4
	Vl 5	76.7 ± 4.1	95.9 ± 4.1	85.7 ± 4.9
	Vl 29	4.98 ± 4.2	97.3 ± 1.8	84.1 ± 2.6
L. longisporum	Vl 13	88.7 ± 5.5	100.0	90.4 ± 7.4
L. muscarium	Vl 21	0	90.0 ± 3.6	84.3 ± 8.4
	Vl 61	28.2 ± 8.1	97.9 ± 2.1	58.7 ± 13.6
	Vl 72	42.7 ± 2.3	74.8 ± 11.1	78.2 ± 9.4
L. pissodis	8057	0	84.6 ± 6.2	83.1 ± 2.07
L. psalliotae	Vl 78	0	9.6 ± 6.9	37.6 ± 23.9
Контроль	–	0	3.6 ± 2.9	0

ность потомства. Снижение количества личинок дочернего поколения могло происходить не только из-за меньшего количества самок тли, находящихся на растениях, но и из-за снижения привлекательности пищевого субстрата для питания и рождения личинок. Эти сведения согласуются с данными других авторов, изучающими проблему на других видах ЭГ и насекомых. Так, установлено негативное влияние ЭГ видов *Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare et W. Gams и *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. на выбор и количество проколов кормового растения бахчевой тлей *Aphis gossypii* (Gurulingappa et al., 2010). Репеллентные для бананового долгоносика *Cosmopolites sordidus* Germar соединения обнаружены в составе ЛОС гипокреальных грибов, выделенных из этого же хозяина (Lozano-Soria et al., 2020). Нашими исследованиями ранее было показано, что в реакциях личинок и имаго западного цветочного трипса *Frankliniella occidentalis* Pergande на летучие соединения мицелия грибов *L. muscarium* и *B. bassiana* преобладал репеллентный эффект, приводящий к существенному снижению численности потомства (Митина и др., 2019).

В настоящей работе установлено, что все штаммы ЭГ, спорулирующий мицелий которых значительно снижал привлекательность пищевого субстрата для питания и развития потомства фитофага, обладали и выраженной патогенностью. Можно предположить, что штаммы, патогенные для тли, отличаются составом ЛОС, при этом тля может обнаруживать присутствие патогена и избегать контакта с инфицированным субстратом. Подобная связь между патогенностью и репеллентностью установлена для грибов из родов *Metarhizium* и *Beauveria* в отношении термитов (Mburu et al.,

2011), обнаружена также связь между патогенностью и составом ЛОС (Hussain et al., 2010; Holighaus et al., 2019). Предполагается, что реакции, направленные на обнаружение патогена и его избегание, выработаны насекомыми для защиты от грибной инфекции в процессе коэволюции (Roy et al., 2006; Baverstock et al., 2010; Ortiz-Urquiza, Keyhani, 2013).

Однако не всегда высокопатогенные штаммы проявляют репеллентность. В наших опытах штамм Vl 5, ЛОС которого обладали слабым аттрактивным действием, можно охарактеризовать как высоковирулентный в отношении персиковой тли (гибель достигала 95.9 % особей на 7-е сутки). Аттрактивные свойства имели патогенные для коллембол грибы *Beauveria bronginiartii* (Saccardo) Petch и *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin (Dromph, Vestergaard, 2002).

Пока нами не установлено прямой зависимости активности ЛОС от видовой принадлежности грибов. Рядом авторов показаны различия в количественном и качественном составе ЛОС у различных штаммов *B. bassiana* (Mburu et al., 2013; Weikl et al., 2016). Ходжа с соавт. (Khoja et al., 2021) показали, что состав ЛОС и их концентрация различаются у конидий разных штаммов *M. brunneum*, штаммы по-разному влияли на поведение нематоды *Meloidogyne hapla* Chitwood. Реакция жуков амбарного долгоносика на присутствие летучих соединений разных штаммов *L. muscarium* была от слабо репеллентной и нейтральной до аттрактивной (Митина и др., 2020).

Нами показано, что ЛОС двух штаммов – 2332 и Vl 13, относящихся к разным видам, но выделенных из тлей (Hemiptera: Aphididae), характеризуются близкой степенью репеллентности в отношении самок персиковой тли. Можно предположить, что источник выделения штамма ЭГ (хозяин, субстрат) имеет большее значение для проявления репеллентных и патогенных свойств, но для подтверждения этой гипотезы необходимо расширение круга исследуемых штаммов и изучение состава их ЛОС.

Выявленное нами репеллентное действие ЛОС некоторых ЭГ может играть значительную роль в процессе колонизации персиковой тли, характеризующейся высокой степенью воспроизводства, что позволит не только снизить поврежденность растений фитофагом, но и минимизировать возможность передачи вирусной инфекции (Stevens, Lacomme, 2017).

Новые данные важно учитывать при выборе штаммов ЭГ и оценке их эффективности против *M. persicae*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 20-016-00241).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Зейрук В. Н., Белякова Н. А., Белов Г. Л., Васильева С. В., Деревягина М. К., Митина Г. В. 2017. Биологическая защита меристемного семенного картофеля от вредителей-переносчиков вирусов в закрытом грунте. Защита картофеля **4**: 3–11. http://www.kartofel.org/

Какарека Н. Н., Толкач В. Ф., Сапоцкий М. В., Волков Ю. Г., Щелканов М. Ю. 2019. Насекомые – переносчики вирусных заболеваний картофеля на Дальнем Востоке. Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова **30**: 191–199. doi: 10.25221/kurentzov.30.18

Леднев Г. Р., Левченко М. В., Казарцев И. А. 2019. Энтомопатогенные грибы в популяциях жуков-короедов Карелии: видовой состав и вирулентность. В кн.: Материалы Второй Всероссийской конференции с международным участием «Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике». Красноярск: Институт леса СО РАН, с. 107–108.

Масляков В. Ю., Ижевский С. С. 2011. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН, 289 с.

Митина Г. В., Степанычева Е. А., Петрова М. О. 2019. Особенности влияния летучих соединений мицелия энтомопатогенных грибов и экстрактов из них на поведенческие реакции и жизнеспособность западного цветочного трипса *Frankliniella occidentalis* (Pergande). Паразитология **53** (3): 230–240. doi: 10.1134/S0031184719030050

Митина Г. В., Селицкая О. Г., Щеникова А. В. 2020. Влияние летучих соединений энтомопатогенных грибов *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. и *Lecanicillium muscarium* R. Zare et W. Gams на поведение жуков амбарного долгоносика *Sitophilus granarius* (Coleoptera, Dryophthoridae) и оценка вирулентности разных штаммов этих грибов. Энтомологическое обозрение **99** (2): 307–316. doi: 10.31857/S0367144520020069

Пазюк И. М., Фоминых Т. С., Медведева К. Д. 2017. Оценка возможности переноса Y вируса картофеля хищным клопом *Orius majusculus* Reuter (Hemiptera, Anthocoridae) и обыкновенной злаковой тлёй *Schizaphis graminum* Rondani (Homoptera: Aphididae). Вестник защиты растений **91** (1): 26–33.

Попов Н. А., Белоусов Ю. В. 1988. Методика массового разведения хищной галлицы на злаковых тлях. В кн.: Применение биологических методов защиты растений в сельскохозяйственном производстве. Кишинев, с. 3–9.

Baverstock J., Helen E. R., Pell J. K. 2010. Entomopathogenic fungi and insect behavior: from unsuspecting hosts to targeted vectors. BioControl **55**: 89–102. https://doi.org/10.1007/s10526-009-9238-5

Blackman R. L., Eastop V. F. 2000. Aphids on the World's Crops: an Identification and Information Guide. 2nd ed. NY: John Wiley et Sons Ltd, 476 p.

Bwye A. M., Proudlove W., Berlandier F. A., Jones R. A. C. 1997. Effects of applying insecticides to control aphid vectors and cucumber mosaic virus in narrow-leafed lupins (*Lupinus angustifolius*). Australian Journal of Experimental Agriculture **37**: 93–102. https://doi.org/10.1071/EA96041

Campos V. P., De Pinho S. C. R., Freire E. S. 2010. Volatiles produced by interacting microorganisms potentially useful for the control of plant pathogens. Ciência e Agrotecnologia **34** (3): 525–535. doi: 10.1590/S1413-70542010000300001

Crespo R., Pedrini N., Juárez M. P., Bello G. M. D. 2008. Volatile organic compounds released by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. Microbiological Researches **163** (2): 148–151. doi: 10.1016/j.micres.2006.03.013

Dewar A. M. 2007. Chemical control. In: H. F. van Emden, R. Harrington (eds). Aphids as Crop Pests. Wallingford: CAB International, p. 391–422. doi: 10.1079/9780851998190.0000

Dromph K. M., Vestergaard S. 2002. Pathogenicity and attractiveness of entomopathogenic hyphomycete fungi to collembolans. Applied Soil Ecology **21** (3): 197–210. doi: 10.1016/S0929-1393(02)00092-6

Eskandari F., Sylvester E. S., Richardson J. 1979. Evidence for lack of propagation of potato leaf roll virus in its aphid vector, *Myzus persicae*. Phytopathology **69**: 45–47.

Faria M. R., Wraight S. P. 2007. Mycoinsecticides and mycoacaricides: A comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types. Biological Control **43** (3): 237–256. doi: 10.1016/j.biocontrol.2007.08.001

Foster S. P., Denholm I., Thompson R. 2003. Variation in response to neonicotinoid insecticide in peach-potato aphids, *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). Pest Management Science **59** (2): 166–173. https://doi.org/10.1002/ps.570

Goettel M. S., Koike M., Kim J. J., Aiuchi D., Shinya R., Brodeur J. 2008. Potential of *Lecanicillium* spp. for management of insects, nematodes and plant diseases. Journal of Invertebrate Pathology **98** (3): 256–261. doi: 10.1016/j.jip.2008.01.009

Gurulingappa P., McGee P. A., Sword G. 2011. Endophytic *Lecanicillium lecanii* and *Beauveria bassiana* reduce the survival and fecundity of *Aphis gossypii* following contact with conidia and secondary metabolites. Crop Protection **30**: 349e353. doi: 10.1016/j.cropro.2010.11.017

Holighaus G., Rohlfs M. 2019. Volatile and non-volatile fungal oxylipins in fungus-invertebrate interactions. Fungal Ecology **38**: 28–36. doi: 10.1016/J.FUNECO.2018.09.005

Hussain A. I., Anwar F., Shahid M., Ashraf M., Przybylski R. 2010. Chemical composition, antioxidant and antimicrobial activities of essential oil of spearmint (*Mentha spicata* L.) from Pakistan. Journal of Essential Oil Research **22**: 78–84. https://doi.org/10.1080/10412905.2010.9700269

Kepler R. M., Luangsa-ard J. J., Hywel-Jones N. L., Quandt C. A., Gi-Ho Sung, Rehner S. A., Aime M. C., Henkel T. W., Sanjuan T., Zare R., Chen M., Zhengzhi L., Rossman A. Y., Spatafora J. W., Shrestha B. 2017.

A phylogenetically-based nomenclature for Cordycipitaceae (Hypocreales). IMA Fungus **8** (2): 335–353. doi: 10.5598/imafungus.2017.08.02.08

Khoja S., Eltayef K. M., Baxter I., Myrta A., Bull J. C., Butt T. M. 2021. Volatiles of the entomopathogenic fungus, *Metarhizium brunneum*, attract and kill plant parasitic nematodes. Biological Control **152**:104472. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104472

Kramer R., Abraham W. R. 2012. Volatile sesquiterpenes from fungi: What are they good for? Phytochemistry Reviews **11**: 15–37. https://doi.org/10.1007/s11101-011-9216-2

Leeuwen T. V., Vontas J., Tsagkarakou A., Dermauw W., Tirry L. 2010. Acaricide resistance mechanisms in the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* and other important Acari: A review. Insect Biochemistry and Molecular Biology **40** (8): 563–572. doi: 10.1016/j.ibmb.2010.05.008

Lord J. C. 2001. Desiccant dusts synergize the effect of *Beauveria bassiana* (Hyphomycetes: Moniliales) on stored-grain beetles. Journal of Economic Entomology **94** (2): 367–372. doi: 10.1603/0022-0493-94.2.367

Lozano-Soria A., Picciotti U., Lopez-Moya F., Lopez-Cepero J., Porcelli F., Lopez-Llorca L. V. 2020. Volatile organic compounds from entomopathogenic and nematophagous fungi, repel banana black weevil (*Cosmopolites sordidus*). Insects **11** (8): 509. https://doi.org/10.3390/insects11080509

Manoussopoulos Y., Mantzoukas S., Lagogiannis I., Goudoudaki S., Kambouris M. 2019. Effects of three strawberry entomopathogenic fungi on the prefeeding behavior of the aphid *Myzus persicae.* Journal of Insect Behavior **32**: 99–108. https://doi.org/10.1007/s10905-019-09709-w

Mburu D. M., Ndung'u M. W., Maniania N. K., Hassanali A. 2011. Comparison of volatile blends and gene sequences of two isolates of *Metarhizium anisopliae* of different virulence and repellency toward the termite *Macrotermes michaelseni*. Journal of Experimental Biology **214**: 956–962. doi: 10.1242/jeb.050419

Mburu D. M., Maniania N. K., Hassanali A. 2013. Comparison of volatile blends and nucleotide sequences of two *Beauveria bassiana* isolates of different virulence and repellency towards the termite *Macrotermes michaelseni*. Journal of Chemical Ecology **39**: 101–108. doi: 10.1007/s10886-012-0207-6

Mitina G., Kazartsev I., Vasileva A., Yli-Mattila T. 2017. Multilocus genotyping based species identification of entomopathogenic fungi of the genus *Lecanicillium* (= *Verticillium lecanii* s. l.). Journal of Basic Microbiology **57** (11): 950–961. doi: 10.1002/jobm.201700092

Morath S. U., Hung R., Bennett J. W. 2012. Fungal volatile organic compounds: A review with emphasis on their biotechnological potential. Fungal Biology Reviews **26**: 73–83. https://doi.org/10.1016/j.fbr.2012.07.001

Müller A., Faubert P., Hagen M., Castell W., Polle A., Schnitzler J. P., Rosenkranz M. 2013. Volatile profiles of fungi—chemotyping of species and ecological functions. Fungal Genetics and Biology **54**: 25–33. doi: 10.1016/j.fgb.2013.02.005

Namba R., Sylvester E. S. 1981. Transmission of cauliflower mosaic virus by the green peach, turnip, cabbage, and pea aphids. Journal of Economic Entomology **74** (5): 546–551. https://doi.org/10.1093/jee/74.5.546

Ortiz-Urquiza A., Keyhani N. O. 2013. Action on the surface: entomopathogenic fungi versus the insect cuticle. Insects **4** (3): 357–374. doi: 10.3390/insects4030357

Pascual-Villalobos M. J., Robledo A. 1998. Screening for anti-insect activity in Mediterranean plants. Industrial Crop and Products **8** (3): 183–194. https://doi.org/10.1016/S0926-6690(98)00002-8

Rohlfs M., Obmann B. R., Petersen R. 2005. Competition with filamentous fungi and its implication for a gregarious lifestyle in insects living on ephemeral resources. Ecological Entomology **30**: 556–563. https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00722.x

Roy H. E., Steinkraus D. C., Eilenberg J., Hajek A. E., Pell J. K. 2006. Bizarre interactions and endgames: entomopathogenic fungi and their arthropod hosts. Annual Review of Entomology **51**: 331–357. doi: 10.1146/annurev.ento.51.110104.150941

Samson R. A., Evans H. C., Latgé J.-P. 1988. Atlas of Entomopathogenic Fungi. Berlin: Springer-Verlag, 187 p.

Sinha K. K., Choudhary A. K., Kumari P. 2016. Entomopathogenic fungi. In: Ecofriendly Pest Management for Food Security. San Diego: Academic Press, p. 475–505.

Splivallo R., Bossi S., Maffei M., Bonfante P. 2007. Discrimination of truffle fruiting body versus mycelial aromas by stir bar sorptive extraction. Phytochemistry **68**: 2584–2598. doi: 10.1016/j.phytochem.2007.03.030

Steinkraus D. C. 2006. Factors affecting transmission of fungal pathogens of aphids. Journal of Invertebrate Pathology **92** (3): 125–131. https://doi.org/10.1016/j.jip.2006.03.009

Stevens M., Lacomme C. 2017. Transmission of plant viruses. In: H. F. van Emden, R. Harrington (eds). Aphids as Crop Pests. 2nd ed. UK: CAB International, p. 323–361. doi 10.1079/9781780647098.0000

Weikl F., Ghirardo A., Schnitzler J. P., Pritsch K. 2016. Sesquiterpene emissions from *Alternaria alternata* and *Fusarium oxysporum*: effects of age, nutrient availability, and co-cultivation. Scientific Reports **6** (1): 22152. https://doi.org/10.1038/srep22152

FEATURES OF THE BEHAVIORAL REACTIONS OF THE PEACH APHID *MYZUS PERSICAE* (SULZER, 1776) (HEMIPTERA, APHIDIDAE) TO VOLATILE ORGANIC COMPOUNDS OF ENTOMOPATHOGENIC FUNGI OF THE GENUS *LECANICILLIUM*

G. V. Mitina, E. A. Stepanycheva, A. A. Choglokova, M. A. Cherepanova

Key words: *Myzus persicae*, behavioral reactions, entomopathogenic fungi, *Lecanicillium*, volatile organic compounds, virulence.

SUMMARY

For evaluating the effectiveness of entomopathogenic fungi against the dangerous phytophage and virus carrier *Myzus persicae* Sulzer it is necessary to take into account the effect of fungal spores and mycelium on the behaviour of aphids connected with the selection of plant and offspring development. In the laboratory experiments it was found that five out of 13 strains of different species of the genus *Lecanicillium* caused the repellency reaction of the peach aphid females. The aggregation index (AI) varied from -22.7 up to -39.7, and a decrease in the number of larvae of the daughter generation by 1.6–4.2 times was observed. Significant differences in the ability of various fungi species to infect peach aphid larvae were revealed: *Lecanicillium longisporum* was the most virulent against the peach aphid (89% of larval mortality at a conidia concentration of 1×10^7 spores / ml), while *L. psalliotae* was practically non-pathogenic for aphids. All strains showing a significant repellency possessed also pronounced pathogenicity, the opposite is not always correct.

УДК 595.7-153.11

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ОСЕННИХ ПОКОЛЕНИЙ И ОТКЛАДКИ ЯИЦ У *METOPOLOPHIUM DIRHODUM* WALK. (HEMIPTERA, STERNORRHYNCHA: APHIDIDAE)

© 2021 г. А. Б. Верещагина,* Е. С. Гандрабур**

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
Шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург, Пушкин, 196608 Россия
*e-mail: aphidabver@gmail.com, **e-mail: helenagandrabur@gmail.com

Поступила в редакцию 19.07.2021 г.
После доработки 4.08.2021 г.
Принята к публикации 4.08.2021 г.

В течение трех лет изучалось развитие осенних поколений популяции тли *Metopolophium dirhodum* Walk. в окрестностях С.-Петербурга. Отмечена способность этого вида развиваться на *Rosa rugosa* Thunb., *R. canina* L. и *R. glauca* Pourr. Впервые установлено, что наряду с ремиграцией *M. dirhodum* на шиповники развитие и репродукция овипар могут происходить одновременно и на вторичном хозяине (пшенице). Место откладки яиц тлями на шиповниках различается в зависимости от видовых особенностей растений: на *R. rugosa* и *R. canina* яйца откладываются преимущественно около шипов или на шипах (96.3 % и не менее 70.5 % соответственно). На бесшипном *R. glauca* – только на листьях. Опушенные и железистые листья *R. rugosa* имаго овипар не заселяли. При ремиграции с пшеницы овипары предпочитали заселять и откладывать яйца на *R. glauca*, а не на *R. rugosa* (F = 12.9, p = 0.002 и F = 12.3, p = 0.003 соответственно), однако весной из яиц на листьях *R. glauca* основательницы не появились, а на шипах *R. canina* выжило около 80 % яиц. Отмечена способность тлей питаться на опавших листьях и молодых стеблях шиповника до наступления устойчивых заморозков (-5…-9 °C). Погодные изменения осенью, в том числе понижение среднесуточной температуры на 5.1°, вызвали увеличение продолжительности преимагинального развития самцов (F = 20.9, p = 0.00002) и растянутость их лёта. Определены некоторые параметры развития гинопар. Выявленные особенности осенних поколений *M. dirhodum* могут быть использованы при планировании мер контроля численности данного вредителя и в селекции шиповника.

Ключевые слова: тли, ремигранты, овипары, яйца, шиповник, шипы, листья, распределение, вторичный хозяин, питание.

DOI: 10.31857/S036714452104002X

Тли – широко известные вредители зерновых культур. Всего среди них отмечено 10 вредящих злакам видов (Бокина, 2009), из которых черемухово-злаковая тля [*Rhopalosiphum padi* (L.)], большая злаковая тля (*Sitobion avenae* F.) и розанно-злаковая тля (*Metopolophium dirhodum* Walk.) имеют наибольшее экономическое значение для многих стран и территорий, в том числе и для Северо-Запада России. *Metopolophium dirhodum* реже доминирует на злаковых посевах, чем *Rh. padi* или *S. avenae* (Берим,

2008), и поэтому меньше привлекает внимание специалистов, из-за чего многие детали развития этого вида остаются неясными. Однако в Центральной Европе, Северной и Южной Америке *M. dirhodum* относится к массовым вредителям (Honěk et al., 2018). Крупные вспышки численности этого вида в Англии (1979 г.) и Шотландии (1982 г.) выявили большой потенциал его вредоносности на зерновых культурах (Howard, Dixon, 1992). Питание *M. dirhodum* на флаговом и предфлаговом листьях, где формируются ассимиляты, питающие колос, развитие вторичной инфекции на ее экскрементах и перенос вирусов вызывают существенное снижение продуктивности растений (van Emden, Harrington, 2007). Если на юге ареала *M. dirhodum* живет анолоциклически (без обоеполого размножения) только на вторичных хозяевах – представителях порядка Poales, то в более северной части – голоциклически (с обоеполым размножением) и сезонной сменой первичных (зимних, древесных) и вторичных (летних, травянистых) хозяев, т. е. двудомно. В качестве первичных хозяев указываются различные виды рода *Rosa* L. (Alford, 2012) и наиболее часто упоминаются *R. rugosa* и *R. canina* (Lubiarz, Cichocka, 2014). На шиповнике тли зимуют в фазе яйца. Весной из яиц выходят основательницы, способные питаться только на первичном хозяине (Мамонтова, 1973; Williams, Dixon, 2007). Потомки основательниц в мае – начале июня мигрируют на сельскохозяйственные и дикорастущие злаки, а осенью ремигранты (гинопары и самцы) возвращаются на шиповник. Гинопары партеногенетически воспроизводят овипар, которые после спаривания откладывают яйца (Honěk, Martinkova, 2004; Krzyźanowski, 2017). В Польше отмечено анолоциклическое развитие тли в теплицах только на розах (Kmieć, 2006). Значимость повреждения шиповников определяется их широким использованием в озеленении, как лекарственных и пищевых растений. В России широко ведется селекция садового шиповника, в том числе с повышенной устойчивостью к болезням и вредителям (Ильин, 2017). Наиболее значимыми для культивирования и селекции считаются *R. rugosa*, *R. canina* и *R. glauca*, особенно бесшипная форма (Евтухова, 2016). Особенности развития осенних поколений и вредоносность тлей на шиповниках изучены еще недостаточно.

Целью работы было выявление особенностей развития, ремиграции и откладки яиц у *M. dirhodum* на первичных хозяевах в условиях северо-запада европейской части России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основной объект исследования – тля *M. dirhodum* с гетероцийным голоциклическим циклом развития, обитающая в окр. С.-Петербурга. Модельные опыты выполняли в течение 3 лет в проветриваемых вегетационных помещениях без отопления. В качестве растений-хозяев использовали изолированные побеги или трехлетние саженцы *R. rugosa*, *R. canina* и *R. glauca*.

Rosa rugosa (роза морщинистая) – один из самых распространенных видов шиповников в городах и пригородах. Ветви растений опушены и густо покрыты разнотипными шипами; листья крупные, темно-зеленые, морщинистые, с короткостебельчатыми желёзками и густым (особенно по жилкам) опушением с адаксиальной стороны. Вегетация начинается в первой декаде апреля. Характеризуется продолжительным цветением, зимостойкостью и засухоустойчивостью. Листопад заканчивается во второй половине октября – ноябре (Евтухова, 2016; Плантариум…, 2007–2021).

Rosa glauca (= *R. rubrifolia* Vill., роза сизая, краснолистная) также широко используется в озеленении. Характеризуется красновато-коричневыми, практически бесшипными ветвями; листья красновато-зеленые, снизу по главной жилке шиповатые, сложные – состоят из 5–7 листочков. Относится к видам с ранним началом вегетации. Цветение в июне, обычно продолжается две недели. Листопад заканчивается немного раньше, чем у *R. rugosa*. *Rosa glauca* зимостоек, не дает корневых отпрысков (Евтухова, 2016; Gardenia.RU, 2004–2021).

Rosa canina (роза собачья) – кустарник с обильными шипами на многочисленных корневых отпрысках и более редкими – на главных побегах. Листья гладкие или иногда на адаксиальной стороне по жилкам с редкими железками. Начало вегетации приходится на первые числа апреля. Цветет в мае–июне. Листопад заканчивается в начале ноября или раньше, как у *R. rugosa* (Евтухова, 2016; Плантариум…, 2007–2021).

Саженцы шиповников были приобретены в ООО «Павловский питомник» и содержались в пластиковых сосудах диаметром 34 см. Вторичным хозяином служила яровая мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. сорт Ленинградская 6. Пшеницу высевали в сосуды диаметром 14 см по 10 семян и в фазе кущения заселяли тлями. Тлей воспитывали под изоляторами из прозрачной ткани в течение всего сезона.

В первый год исследований (2018) была поставлена задача изучения миграции и откладки яиц осенними поколениями тлей на изолированные побеги *R. rugosa* и *R. glauca.*

В опыте использовали 9 клонов *M. dirhodum*, собранных на посевах пшеницы в Пушкинском р-не С.-Петербурга и Гатчинском р-не Ленинградской обл. в первой декаде июля. Каждый клон содержали в отдельном сосуде под изолятором.

Через каждые 2–3 недели в отдельных помещениях насекомых пересаживали на свежие растения пшеницы и вновь закрывали изоляторами. Перед началом осенней миграции в конце сентября в каждом сосуде обитало около 200 тлей. Второго октября в сосуды с пшеницей ставили по одному однолетнему побегу *R. rugosa* и *R. glauca* длиной 20–21 см на расстоянии 12 см от центра сосуда. Учеты количества крылатых ремигрантов, имаго овипар и яиц на шиповнике проводили 5, 10 и 17 октября. Во второй учет были поставлены свежие побеги, а тли с неопавших листьев были пересажены на свежие. Как черенки *R. rugosa*, так и опавшие листья *R. glauca* с яйцами были оставлены в сосудах. В последнем учете подсчитаны также крылатые тли, имаго овипар и яйца на пшенице и тли в верхней части садков. Бескрылых партеногенетических самок и личинок не учитывали. После учетов листья *R. glauca* с яйцами тлей были вынесены на улицу и помещены у основания кустов шиповника. Весной 2019 г. проверено наличие личинок основательниц.

Во второй год исследований (2019) в отличие от предыдущего года было изучено поведение осенних поколений и откладка яиц *M. dirhodum* на трехлетних саженцах (n = 3) *R. canina.* Для этого в период массовой откладки яиц (15 октября) к каждому из саженцев в пластиковых сосудах диаметром 34 см помещали по 2 сосуда (диаметр 9 см) с пшеницей, в массе заселенной тлями, и накрывали общим садком. Растения шиповника имели шипы лишь в нижней части стеблей. Основной учет отложенных яиц был проведен 22 ноября, далее наблюдения проводились до полной гибели насекомых 16 января. Регистрировали локализацию и численность яиц. Яйца были оставлены на зимовку, а весной подсчитано количество появившихся личинок основательниц. 30 личинок были пересажены на всходы пшеницы, и было подсчитано количество погибших особей.

Были установлены также некоторые параметры развития ремигрантов, определяющие численность зимующих яиц. Для этого 18 сентября в пяти изолированных сосудах с пшеницей были оставлены только личинки тлей. Через сутки в верхнюю часть садков мигрировали особи, перелинявшие на имаго. Садки с крылатыми тлями были надеты на сосуды с тремя побегами шиповника *R. glauca* в каждом. Через 6 дней был проведен учет количества гинопар и родившихся овипар, самцы были удалены, а гинопары (103 особи) пересажены на свежие побеги шиповника.

Дальнейшие учеты и пересадки гинопар производили по мере увядания побегов шиповника. Отмечали продолжительность жизни имаго и реализованную плодовитость гинопар.

Для определения срока преимагинального развития самцов 17 сентября и 25 октября от тридцати бескрылых самок с вторичного хозяина изолировали однодневное потомство в пяти сосудах с пшеницей. Сразу после линьки потомства на имаго 107 особей было вскрыто. На основании наличия эмбрионов были подсчитаны гинопары и самцы. Потенциальная плодовитость гинопар определена путем учета эмбрионов с пигментированными глазами.

В третий год исследований (2020) отмечена локализация яиц *M. dirhodum* при заселении саженцев *R. canina* только ремигрантами. Для этого в период массового лёта гинопар (18 сентября) на саженцы шиповника ($n = 6$) были надеты садки с большим количеством ремигрантов, скопившихся в результате миграции с пшеницы. Учет отложенных яиц проведен 28 октября в период окончания листопада. Наблюдения за жизнеспособностью овипар, продолжавших жить на коре побегов и опавших листьях, проводили до 1 декабря.

В последние два года исследований регистрировали сроки появления гинопар, самцов и яиц, а также сроки листопада *R. canina*. Данные по температуре воздуха (World-Weather.ru, 2021), использованные при последующем анализе результатов исследований, приведены в табл. 1.

Экспериментальные результаты были обработаны с помощью дисперсионного анализа ANOVA в программе Statistica. Для статистической обработки данных был использован однофакторный дисперсионный анализ с применением теста Фишера. Значимость различий между средними значениями определяли с помощью критерия Стьюдента (t-тест).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На северо-западе европейской части России на посевах зерновых культур *M. dirhodum* встречается ежегодно, однако в течение 5 лет в окр. С.-Петербурга обнаружить этот вид на шиповнике нам не удалось.

В 2018 г. были начаты исследования пригодности видов шиповника для развития тлей. Для этого в течение лета поддерживали развитие 9 клонов *M. dirhodum* на пшенице сорта Ленинградская 6. К середине сентября среди потомков каждого из клонов

Таблица 1. Температура воздуха (°C) на территории С.-Петербурга (г. Пушкин) в период проведения исследований осенних поколений *Metopolophium dirhodum* Walk. (World-Weather.ru, 2021)

Год	Месяц	Среднесуточная (декада)			Максимальная (дни)	Минимальная (дни)	Средняя за месяц
		1-я	2-я	3-я			
2019	сентябрь	16.6	11.0	7.0	25 (2, 10)	0 (26)	11.5
	октябрь	4.7	7.6	5.7	13 (25)	-3; -4 (6, 30, 31)	6.0
	ноябрь	0.5	5.7	-1.3	10 (14)	-5; -9 (23, 24)	1.5
	декабрь	1.6	0.9	1.6	6 (6, 7)	-6 (29)	1.5
2020	январь	1.7	3.1	-0.1	8 (16)	-4 (27, 28)	1.5
	сентябрь	15.0	12.1	14.7	23 (3, 24)	7 (18, 20)	14.0
	октябрь	13.1	7.8	7.4	18 (2, 3, 5)	0 (21)	9.4
	ноябрь	5.9	2.9	1.8	11 (7)	-3 (11)	3.5

на пшенице неожиданно были обнаружены не только гинопары и самцы, но и большое количество овипар и яиц, которые были отложены на листья. Когда в сосуды с пшеницей поместили побеги шиповников *R. rugosa* и *R. glauca*, ремигранты и овипары начали переходить на них со злака. Изменения их численности при перемещениях отмечали в течение 12 дней до окончания откладки яиц (табл. 2, 3).

В процессе опыта ремигранты совершали полеты различной длительности, частично погибали; их количество на растениях не увеличивалось, но всегда было выше на *R. glauca*, чем на *R. rugosa* (табл. 2). В период первого учета эти различия оказались несущественными, поскольку в отличие от быстро расселившихся овипар многие ремигранты не завершили облигатного полета и не осели. Ко второму учету избирательность ремигрантов при выборе растения была доказана ($F = 3.80$, $p = 0.069$). В результате проведения двух первых учетов отмечено высоко достоверное влияние вида шиповника на число переходящих на него с пшеницы овипар. Второй и третий учеты показали также сильную зависимость числа отложенных овипарами яиц от вида шиповника (табл. 2). В обоих случаях – и для заселения, и при откладке яиц – тли предпочитали *R. glauca.* В конце опыта (17 октября) на пшенице оставалось 10 крылатых особей (4.9 %), 17 имаго овипар (6.5 %) и 42 яйца (7.8 %). В верхней части садков

Таблица 2. Влияние вида шиповника на количество ремигрантов, овипар и яиц *Metopolophium dirhodum* Walk. при миграции с пшеницы сорта Ленинградская 6

Дата	Вид шиповника	Число особей разных форм на побег		
		Ремигранты	Овипары	Яйца
		$\bar{X} \pm SE$	$\bar{X} \pm SE$	$\bar{X} \pm SE$
5.X.2018	*Rosa rugosa* Thunb.	6.7 ± 1.26	4.0 ± 1.12	0.33 ± 0.23
	R. glauca Pourr.	9.0 ± 2.54	14.4 ± 2.69	1.44 ± 0.78
10.X.2018	*R. rugosa*	3.22 ± 1.10	7.44 ± 1.86	2.78 ± 1.54
	R. glauca	7.44 ± 1.86	21.0 ± 4.98	14.55 ± 2.98
17.X.2018	*R. rugosa*	6.0 ± 1.87	9.99 ± 2.39	20.89 ± 3.69
	R. glauca	8.11 ± 2.74	17.22 ± 2.80	34.22 ± 4.58

Таблица 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния вида шиповника на количество ремигрантов, овипар и яиц *Metopolophium dirhodum* Walk. при миграции с пшеницы сорта Ленинградская 6 (на основании данных табл. 2)

Дата	*n*	Ремигранты		Овипары		Яйца	
		F	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*
5.X.2018	9	0.68	0.423	12.871	0.002	1.843	0.193
10.X.2018	9	3.80	0.069	7.41	0.015	12.303	0.0029
17.X.2018	9	0.404	0.534	3.965	0.064	5.1396	0.0376

Примечание. *n* – число сосудов с пшеницей и побегами шиповника (см. раздел «Материал и методика»), *F* – критерий Фишера, *p* – уровень значимости *F*.

скопилось 65 крылатых особей (32.1 %), которые не заселили ни одно из растений. Распределение тлей и яиц на видах шиповника оказалось также различным (табл. 4).

Если на бесшипных побегах *R. glauca* все особи и яйца были найдены только на листьях и в период листопада опадали вместе с ними, то на побегах *R. rugosa* на листьях яиц не было, а овипары откладывали яйца преимущественно на шипы или рядом с ними.

В 2018 г. на пшеницу, находящуюся в сосудах рядом с шиповником, тлями было отложено 42 яйца, в 2019 г. – 80 яиц, а в 2020 г. 76 яиц было обнаружено на всходах злака *Poa* sp., случайно занесенного в сосуды с саженцами шиповника, где не было пшеницы.

Весной 2019 г. на дикорастущей *R. glauca* яйца *M. dirhodum* зимовали в опаде под кустами, но вышедших из яиц основательниц не обнаружено.

В 2019 г. был проведен модельный опыт (15 октября – 16 января), в ходе которого исследовали поведение тлей в период миграции с пшеницы на молодые растения *R. canina*, имевшие шипы лишь в нижней части стебля. К началу опыта уже наблюдались массовый лёт гинопар и самцов, а также откладка яиц на пшенице (табл. 5).

В первые сутки переместившиеся с пшеницы на саженцы шиповника гинопары (более 200), многие самцы и овипары различного возраста (более 300) скопились на листьях, но уже на следующий день имаго овипар начали в массе перемещаться

Таблица 4. Число и доля (%) яиц *Metopolophium dirhodum* Walk., отложенных на разные участки трехлетних саженцев и изолированных побегов разных видов шиповника

Год	Вид шиповника	*n*	Число яиц	Доля яиц на разных участках		
				поросль саженцев или побеги (на нижней части у шипов)	саженцы или верхние части побегов (почки, ответвления, стебель)	листья
2018	*Rosa rugosa* Thunb.	9*	188	96.3	3.7	0
	R. glauca Pourr.	9*	308	0	0	100.0
2019	*R. canina* L.	3	845	96.4	3.6	0
2020	То же	6	4693	70.5	2.4	27.1

Примечание. *n* – число саженцев или изолированных побегов (помечено звездочкой) шиповника.

Таблица 5. Фенология развития *Metopolophium dirhodum* Walk. в окрестностях С.-Петербурга

Год	Лёт гинопар			Лёт самцов		Откладка яиц			Листопад *Rosa canina*	
	начало	пик	окончание	начало	пик	начало	пик	окончание	начало	окончание
2019	11.IX	20.X	25.X	30.IX	14.X	11.X	23.X	13–30.XI (16.I)*	14.X	11.XI
2020	30.VIII	15.IX	7.X	7.IX	29.X	25.IX	15.X	26.XI (1.XII)	8.X	30.X

Примечание. *В скобках указаны даты гибели последних овипар.

кшипам в нижней части стеблей, где откладывали яйца и оставались до конца жизни. Некоторые самцы следовали за овипарами. В период листопада (14 октября – 11 ноября; см. табл. 4) овипары продолжали питаться на опавших листьях до начала третьей декады ноября. К этому времени (23–24 ноября) начались заморозки до -5…-9 °С (см. табл. 1) и листья полностью утратили пищевую ценность для тлей. К 24 ноября у шипов саженцев размещались 52 овипары и 25 ремигрантов, 40 овипар оставались на разных частях стебля, постепенно перемещаясь по нему вниз. В начале декабря ремигрантов уже не было. Последние живые овипары (5 особей) были обнаружены 16 января (спустя 53 дня после заморозков 24 ноября). Можно предполагать, что в конце вегетации тли питались на коре молодых побегов шиповника. Ко времени последнего учета на шипах и рядом с ними в нижней части стебля тлями было отложено 814 яиц, на стеблях, где не было шипов – 28, у почек – 3. На пшенице оставалось 80 яиц, часть из которых была отложена до начала опыта (см. табл. 4). На опавших листьях *R. canina* яйца не были обнаружены. За период наблюдений температура не опускалась ниже -9 °С (см. табл. 1). Весной следующего, 2020 г. жизнеспособными оказались 80 % яиц. Личинки отродились с 29 марта по 10 апреля и выживали исключительно на первичном хозяине, как это свойственно гетероцийным видам тлей (Мамонтова, 1973; Williams, Dixon, 2007).

При среднесуточной температуре воздуха менее 10 °С (см. табл. 1) имагинальный период гинопар, родившихся от бескрылых партеногенетических самок 17 сентября (см. «Материал и методика»), в среднем продолжался более месяца (32.2 ± 1.56 дня) – до третьей декады ноября, когда среднесуточные температуры стали уже отрицательными (см. табл. 1). При этом реализованная плодовитость одной гинопары в среднем составляла 11.96 ± 1.31 овипары и оказалась несколько выше, чем потенциальная (10.61 ± 0.58 эмбриона), но существенных различий между реализованной и потенциальной плодовитостями не выявлено согласно критерию Стьюдента ($t = 1.03 < t_{0.05} = 1.98$). Среди 36 особей, родившихся 25 октября, не было обнаружено гинопар.

С приближением зимы погодные изменения, в том числе понижение среднесуточной температуры в период между опытами 17 сентября – 15 октября (t = 6.8 °С) и 25 октября – 06 декабря (t =1.7 °С) на 5.1 °С, вызвали задержку преимагинального развития самцов *M. dirhodum* в среднем на 4.4 дня ($F = 20.949$, $p = 0.00002$) (табл. 6).

В 2020 г. очень большое количество ремигрантов было помещено в сосуды с саженцами *R. canina* до начала листопада и откладки яиц (см. табл. 4). Уже через сутки на

Таблица 6. Влияние среднесуточной температуры воздуха на продолжительность преимагинального развития самцов *Metopolophium dirhodum* Walk. различных дат отрождения (однофакторный дисперсионный анализ)

Дата отрождения	*n*	Среднесуточная температура в период развития самцов	Продолжительность развития, дни	*F*	*p*
			$\bar{X} \pm SE$		
17.IX.2019	70	6.8 °С	36.96 ± 0.405	20.949	0.00002
25.X.2019	14	1.7 °С	41.36 ± 0.700		

Примечание. Обозначения как в табл. 3.

листьях шиповника появилось множество личинок овипар, которые питались на листьях и по мере созревания мигрировали к шипам для откладки яиц. Осень в 2020 г. была более теплой и благоприятной для развития овипар и откладки яиц, чем в 2019 г. (см. табл. 1). Первые яйца у почек и в местах ответвлений боковых побегов обнаружены 15 октября, когда около шипов было уже множество яиц. К концу листопада (28 октября) (см. табл. 4) около шипов наблюдалось гораздо больше яиц, чем в предыдущие годы. В отличие от 2019 г., около четверти яиц было отложено на листьях саженцев *R. canina* и опало вместе с ними, 113 яиц было отложено на стебле и у почек, 76 яиц оказалось в одном из сосудов на сорном злаке *Poa* sp., который было решено не удалять (см. табл. 3). В 2020 г., хотя осень в целом была более теплой, полный листопад закончился раньше (30 октября) (см. табл. 1), чем в 2019 г., возможно, из-за более холодной второй декады ноября. К 10 ноября на опавших листьях тлей уже не было, овипары частично мигрировали на молодые стебли; 26 ноября на шиповнике находились 10 живых овипар, которые погибли 1 декабря. Таким образом, как и в предыдущем году, овипары обнаружили способность более 20 дней оставаться живыми, когда питание могло происходить только на коре молодых побегов шиповника.

ОБСУЖДЕНИЕ

Запас зимующих яиц гетероцийных видов тлей, в том числе *M. dirhodum*, их локализация, количество и выживаемость во многом определяют развитие популяций вредителей не только на первичных, но и на вторичных хозяевах. Не случайно прогнозы численности вредящих видов тлей делают на основании учетов количества зимующих яиц (Берим, 2014; Ежегодный справочник агронома, 2018). Считается, что *M. dirhodum*, как и многие другие виды тлей, откладывает яйца преимущественно рядом с почками, иногда между шипами, на шипах или коре побегов (Lubiarz, Cichocka, 2014), однако чаще указываются лишь места питания основательниц (верхушки побегов шиповника, обратная сторона листьев) (Kmieć, 2006; Сауткин, Буга, 2007; Krzyźanowski, 2017), а процесс откладки яиц не рассматривается (Сауткин, Буга, 2011).

Массовое развитие овипар и откладку яиц на вторичном хозяине у *M. dirhodum* мы наблюдали впервые, хотя и у других видов злаковых тлей, в частности у *Rhopalosiphum padi*, отдельные овипары иногда могут достичь репродуктивного возраста и даже отложить единичные яйца на пшенице (Верещагина, Гандрабур, 2016; Peng et al., 2017). Такие различия между видами можно рассматривать в зависимости от мотивированности ремигрантов на смену хозяина и полет. В случае отсутствия побегов первичного хозяина ремигранты *Rh. padi*, за редким исключением, скапливались на садке, покидая пшеницу без воспроизводства (мотивация на смену хозяина и полет); ремигранты *M. dirhodum*, наоборот, часто оставались на пшенице и завершали жизненный цикл откладкой яиц. При наличии близко расположенных побегов первичного хозяина поведение ремигрантов обоих видов тлей оказалось сходным. Часть из них быстро перемещалась на побеги первичного хозяина, другая часть, мотивированная на миграцию на дальние расстояния (облигатные мигранты), скапливалась по мере окрыления особей в верхней части садка. Количество ремигрантов, мотивированных на дальний полет, у *Rh. padi* в среднем по 9 клонам составило 43.3 %, остальные сразу перелетали на побеги черемухи (Верещагина, Гандрабур, 2016). У *M. dirhodum* к концу опыта (2018 г.) 32.1 % от общего количества ремигрантов еще не заселили растения, возможно, поэтому различия в выборе *R. rugosa* или *R. glauca* в нашем опыте не сразу

были очевидными. Сокращение продолжительности лёта при ремиграции в случае близкого расположения первичного хозяина встречается и у других видов тлей, например, у *Phorodon humuli* (Schrank) (Hardie, Campbell, 1998). Овипары *M. dirhodum* явно предпочитали листья *R. glauca*, где и откладывали яйца. На *R. rugosa* имаго овипар оказалось меньше, чем на *R. glauca*, и они располагались только на стебле, а на листьях присутствовало лишь небольшое количество овипар в личиночной стадии. Этим определялось и достоверно большее число яиц на *R. glauca*. Возможно, причины различий в степени заселения тлями были такие особенности листьев *R. rugosa*, как глубокая морщинистость, довольно густая опушенность и обилие железок на адаксиальной стороне (Плантариум…, 2007–2021), что затрудняет тлям питание на этих листьях. Независимо от того, были ли овипары отрождены гинопарами непосредственно на шиповнике или перешли на него с пшеницы, а также в какой форме (изолированные побеги или саженцы) этот шиповник был предложен им в садках, овипары для откладки яиц, как правило, мигрировали к шипам на *R. rugosa* и *R. canina* либо только на листья у бесшипного *R. glauca*. Такие различия в поведении овипар отмечены впервые. Лишь при массовом размножении тлей яйца были найдены на листьях или у почек *R. canina* и даже на злаке, ранее не заселенном летними морфами. Эти особенности овипар позволяют выявить и контролировать места резервации зимующего поколения *M. dirhodum* на шипах в нижней части молодых побегов шиповника.

Способность *M. dirhodum* откладывать яйца на листья шиповника, а также на вторичного хозяина снижает численность популяции тлей весной: на листьях *R. glauca* яйца, вероятно, не выжили, так как основательниц весной не было обнаружено, а на травах основательницы, даже если и появятся весной, погибнут из-за их узкой пищевой специализации на первичном хозяине. Таким образом, бесшипные формы шиповника могут быть перспективными для селекции устойчивых к тлям форм шиповника, так как отложенные на листья яйца в течение зимы погибают, как это произошло на *R. glauca*. Способность гетероцийных видов тлей завершать жизненный цикл на однолетних растениях служит примером трофической приемлемости для тлей очень отдаленно родственных зимних и летних хозяев, позволяющих осенним поколениям по крайней мере некоторых видов (*M. dirhodum*) успешно питаться на тех и других.

Опубликованы сведения о положительной корреляции длительности периода осеннего размножения *M. dirhodum* на озимой пшенице с численностью тли весной. Указывается, что пороговая температура для развития тлей определяется пороговой температурой для развития озимой пшеницы и составляет 0–5 °C (Brabec et al., 2014). Некоторые авторы отмечали продолжительность осенней ремиграции и репродукции овипар *M. dirhodum* после окончания листопада до наступления устойчивых заморозков (Сауткин, Буга, 2007, 2011; Lubiarz, Cichocka, 2014), однако пороговые температуры для данного вида тли и продолжительность ее жизни после листопада не указаны. В целом для шести видов тлей, питающихся на шиповнике в Польше, в качестве пороговой температуры для откладки яиц указывается -5 °C (Lubiarz, Cichocka, 2014). Нами было показано длительное выживание (более 20 дней) овипар на молодых побегах шиповника и на опавших листьях с последующей миграцией к шипам в нижние части стеблей, что значительно удлиняет период откладки яиц после листопада. Даже при отрицательных температурах воздуха -3…-9 °C в 2019 г. (22–27 ноября) некоторые овипары оставались живыми, если в последующие дни температура была положительной и не опускалась ниже -5 °C ночью (см. табл. 1), поэтому удаление опавших

листьев с овипарами будет способствовать снижению численности яиц на шиповнике. С уменьшением среднедекадных температур ниже +10 °С продолжительность имагинального периода гинопар составляла более месяца. Однако дополнительное созревание эмбрионов в этот период не было статистически доказано, поскольку существенные различия между потенциальной и реализованной плодовитостью гинопар не выявлены. Осеннее понижение температур сопровождалось значительным замедлением преимагинального развития самцов, и способность спариваться некоторые из них сохраняли до декабря, как было отмечено в 2019 г. Размножение тлей поздней осенью происходит практически при отсутствии энтомофагов и способствует повышению численности весенних поколений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований было установлено, что *M. dirhodum* в окрестностях С.-Петербурга может осенью успешно развиваться на *Rosa rugosa*, *R. canina* и *R. glauca*. Впервые была показана способность особей осенних поколений этого вида тлей в массе развиваться и откладывать яйца на вторичном хозяине (пшенице), что свидетельствует о широте пищевых адаптаций данного вида. Однако при близком размещении в садках первичного и вторичного хозяев ремигранты и овипары большей частью переселялись на первичного хозяина. Распределение тлей и яиц на растении зависело от морфологических характеристик вида шиповника – на *R. rugosa* и *R. canina* овипары преимущественно перемещались к шипам и там откладывали яйца (96.3 % и более 70.5 % соответственно). Впервые отмечено, что на бесшипной форме шиповника (*R. glauca*) овипары и яйца располагались исключительно на листьях и оставались в опаде под растениями. На опушенных листьях *R. rugosa* яиц тлей не найдено. Установлено также, что овипары предпочитали заселять и откладывать яйца на *R. glauca*, а не на *R. rugosa* (F = 12.9, p = 0.002 и F = 12.3, p = 0.003 соответственно). На листьях *R. canina* яйца тлей появлялись лишь после массового скопления их на шипах. Культивирование бесшипных сортов шиповника, гибель яиц *M. dirhodum* на опавших листьях и травах снижают численность весенней популяции тлей.

Отмечены некоторые параметры развития осенних морф *M. dirhodum*. Продолжительность жизни имаго гинопар при среднедекадных температурах ниже +10 °С в среднем составляла 32.2 ± 1.56 дня, при этом реализованная плодовитость существенно не превышала потенциальную. Понижение температуры воздуха поздней осенью существенно тормозило преимагинальное развитие самцов (F = 20.9, p = 0.00002), но жизнеспособность наряду с гинопарами они сохраняли даже после окончания листопада до 20 дней благодаря возможности питания на опавших листьях. Более того, выживание некоторых овипар до наступления устойчивых отрицательных температур (-5…-9 °С) предполагает их питание у шипов молодых побегов и после миграции с опавших листьев.

Выявленные новые особенности развития и откладки яиц *M. dirhodum* на первичном хозяине позволяют объяснить пути формирования численности этой тли на представителях рода *Rosa* и могут быть использованы для совершенствования контроля данного вредителя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берим М. Н. *Metopolophium dirhodum* Walk. – Розанно-злаковая тля. В: Афонин А. Н.; Грин С. Л.; Дзюбенко Н. И.; Фролов А. Н. (ред.). Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения. [Интернет-версия 2.0]. 2008. [http://www.agroatlas.ru/ru/content/pests/Metopolophium_dirhodum/index.html]. Дата обращения 25.12.2020

Берим М. Н. 2014.Тли на зерновых культурах. Сельскохозяйственные вести **1**: 16–18.

Бокина И. Г. 2009. Злаковые тли и их энтомофаги в лесостепи Западной Сибири. Новосибирск: Сибирский НИИ земледелия и химизации сельского хозяйства, 182 с.

Верещагина А. Б., Гандрабур Е. С. 2016. Изменчивость параметров развития клонов черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) в течение жизненного цикла как генотипическая адаптация данного вида. Энтомологическое обозрение **95** (4): 729–747.

Евтухова М. В. 2016. Изучение эколого-биологической изменчивости представителей р. *Rosa* L. для селекции в условиях юго-запада ЦЧЗ. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Рамонь: Белгородский государственный национальный исследовательский университет, 25 с.

Ежегодный справочник агронома. 2018. СПб.: Россельхозцентр, филиал по Ленинградской области, 168 с.

Ильин В. С. 2017. Шиповник, клюква и другие редкие культуры сада. Челябинск: Южно-Уральский НИИ садоводства и картофелеводства, 318 с.

Мамонтова В. А. 1973. Подотряд тли – Aphididae. В кн.: В. П. Васильев (ред.). Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений. Т. 1. Киев: Урожай, с. 214–305.

Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007–2021. [URL: https://www.plantarium.ru] Дата обращения 25.12.2020

Сауткин Ф. В., Буга С. В. 2007. Дендрофильные и дендрогербофильные тли – вредители цветочно-декоративных растений, интродуцированных в Беларусь. В кн.: Теоретические и прикладные аспекты интродукции растений как перспективного направления развития науки и народного хозяйства: Материалы международной научной конференции, посвященной 75-летию со дня образования Центрального ботанического сада НАН Беларуси. Т. 2. Минск: Эдит ВВ, с. 230–232.

Сауткин Ф. В., Буга С. В. 2011. Особенности биологии и экологии розанно-злаковой тли (*Metopolophium dirhodum* (Walk.)) на розах (*Rosa* spp.) в условиях г. Минска. В кн.: Структура биологического разнообразия центрального региона Белорусской гряды (на примере модельных групп беспозвоночных и позвоночных животных. Минск: Белорусский государственный университет, с. 69–73. Депонирована в Белорусском институте системного анализа. 09.09.2011. №Д201140

Alford D. V. 2012. Pests of Ornamental Trees, Shrubs and Flowers: A Colour Handbook, Second Edition. CRC Press, 480 p.

Brabec M., Honěk A., Pekár S., Martinkova Z. 2014. Population dynamics of aphids on cereals: digging in the time-series data to reveal population regulation caused by temperature. PLoS ONE **9**: e106228. https://doi: 10.1371/journal.pone.0162139

Emden H. F. van, Harrington R. 2007. Aphids as Crop Pests. Wallingford, United Kingdom: CABI, 717 p. http://dx.doi.org/10.1079/9780851998190.0000

Gardenia.RU «Цветоводство: удовольствие и польза». 2004–2021. [URL: http://www.gardenia.ru/] Дата обращения 25.12.2020

Hardie J., Campbell C. A. M. 1998. The flight behaviour of spring and autumn forms of the damson-hop aphid, *Phorodon humuli*, in the laboratory. In: J. M. Nieto Nafría, A. F. G. Dixon (eds). Aphids in Natural and Managed Ecosystems. León, Spain: Universidad de León, p. 205–212.

Honěk A., Martinkova Z. 2004. Host plant age and population development of a cereal aphid, *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae). Bulletin of Entomological Research **94** (1): 19–26. doi: 10.1079/BER2003280

Honěk A., Martinkova Z., Saska P., Dixon A. F. G. 2018. Aphids (Homoptera: Aphididae) on winter wheat: predicting maximum abundance of *Metopolophium dirhodum*. Journal of Economic Entomology **20** (10): 1–9. https://doi.org/10.1093/jee/toy157

Howard M. T., Dixon A. F. G. 1992. The effect of plant phenology on the induction of alatae and the development of populations of *Metopolophium dirhodum* (Walker), the rose-grain aphid, on winter wheat. Annals of Applied Biology **120** (2): 203–213. doi: 10.1111/j.1744-7348.1992.tb03418.x

Kmieć K. 2006. Dynamics of number of *Metopolophium dirhodum* (Walk.) (Hemiptera, Aphididae) occurring on shrubs of roses in Lublin. Acta Scientiarum Polonorum, Hortorum Cultus **5** (2): 11–21.

Krzyźanowski R. 2017. Dynamics of serious pest of *Metopolophium dirhodum* (Walk.) (Hemiptera: Aphididae) on shrubs of *Rosa rugosa* Thunb. Herba Polonica **63** (2): 27–33. http://dx.doi.org/10.1515/hepo-2017-0010

Lubiarz M., Cichocka E. 2014. The process of aphid egg-laying and the little known role of the Coccinellidae in aphid egg destruction in Poland – preliminary results. Journal of Plant Protection Research **54** (3): 242–249. http://dx.doi.org/10.2478/jppr-2014-0037

Peng X., Qiao X., Chen M. 2017. Responses of holocyclic and anholocyclic *Rhopalosiphum padi* populations to low-temperature and short-photoperiod induction. Ecology and Evolution **7** (4): 1030–1042. https://doi:10.1002/ece3.2720

Williams I. S., Dixon A. F. G. 2007. Chapter 3. Life cycles and polymorphism. In: H. F. van Emden, R. Harrington (eds). Aphids as Crop Pests. Wallingford, United Kingdom: CABI, p. 69–85. http://dx.doi.org/10.1079/9780851998190.0000

World-Weather прогноз погоды. [Интернет-ресурс] 2021. [URL: https://world-weather.ru/]

CHARACTERISTICS OF THE DEVELOPMENT OF AUTUMN GENERATIONS AND OVIPOSITION IN *METOPOLOPHIUM DIRHODUM* WALK. (HEMIPTERA, STERNORRHYNCHA: APHIDIDAE)

A. B. Vereschagina, E. S. Gandrabur

Key words: aphids, remigrants, oviparae, eggs, dog-rose, spines, leaves, distribution, secondary host plant, feeding.

S U M M A R Y

Modelling experiments to investigate autumn generations of the *Metopolophium dirhodum* Walk. population in St. Petersburg vicinity have been carried out during three years. Successful completing development of the aphid on *Rosa rugosa* Thunb., *R. canina* L., and *R. glauca* Pourr. was observed. It was shown for the first time, that the oviparae can proceed the development and reproduction on the dog-roses and secondary host plants such as wheat. The location of the eggs on the dog-roses depends on the morphological features of the plant species: mainly close to the spines or on the latter on *R. rugosa* and *R. canina* (96.3% and not less than 70.5%, respectively), and only on the leaves of the spineless *R. glauca*. The adult oviparae did not colonize the pubescent leaves of *R. rugosa*. Oviparae remigrating from wheat preferred for oviposition *R. glauca* over *R. rugosa* ($F = 12.9$, $p = 0.002$ and $F = 12.3$, $p = 0.003$, respectively), but the foundatrices did not hatch from the eggs laid on *R. glauca* leaves, whereas about 80% of the eggs on the spines of *R. canina* had overwintered. The ability of the aphids' feeding on the fallen leaves and on young stems of dog-roses until constant frosts (-5…-9 ºC) beginning was found. A decrease in the average daily air temperature by 5.1º caused a slow-down of the preimaginal development of the males ($F = 20.9$, $p = 0.00002$) and the extension of their flight period. Some parameters of the gynoparae development have been established. The features of the autumn *M. dirhodum* generations may be useful for planning control of the pest population densities and in the dog-roses selection.

УДК 631.92:595.765.4 (470.32)

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЖУКА-ЩЕЛКУНА *ADRASTUS PALLENS* (F.) (COLEOPTERA, ELATERIDAE) В АГРОЛАНДШАФТАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

© 2021 г. А. М. Шпанев,[1, 2*] В. В. Смук[1, 2]**

[1] Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия
*e-mail: ashpanev@mail.ru
[2] Агрофизический научно-исследовательский институт
Гражданский просп., 14, С.-Петербург, 195220 Россия
**e-mail: vvsmuk@mail.ru

Поступила в редакцию 25.12.2020 г.
После доработки 3.06.2021 г.
Принята к публикации 3.06.2021 г.

Изучены особенности пространственного распределения жука-щелкуна *Adrastus pallens* (F.) в типичном агроландшафте Северо-Запада России и причины его высокой численности на территории зернотравяно-пропашного севооборота. Важную роль в поддержании значительного обилия *A. pallens* играют посевы многолетних трав, которые ежегодно занимают в севообороте два поля из семи благодаря высокому содержанию в их почвах органического вещества и основных элементов минерального питания. Наиболее интенсивно щелкун заселяет сильно засоренные пыреем ползучим посадки картофеля на поле после двухгодичного произрастания многолетних трав. Замена предшественника картофеля яровым рапсом не привела к значительному снижению заселенности посадок картофеля личинками *A. pallens*, увеличил долю данного вида в составе населения щелкунов в агроценозе. Сроки отрождения жуков *A. pallens* нового поколения и их появления на полях, приходящиеся на третью декаду июня, могут сдвигаться при засушливой и теплой погоде на вторую декаду июня, а при прохладной погоде – на вторую декаду июля.

Ключевые слова: жуки-щелкуны, плотность популяции, динамика численности, сезонное развитие, биотопическое распределение, многолетние травы, посадки картофеля.

DOI: 10.31857/S0367144521040031

На Северо-Западе России зарегистрировано более 60 видов щелкунов (Коваль, Гусева, 2019). Среди них преобладают широко распространенные европейско-сибирские виды, населяющие луга и окультуренные земли **(***Agriotes lineatus* (L.), *A. obscurus* (L.), *Selatosomus aeneus* (L.), *Hemicrepidius niger* L.**)**, а также леса, лесные поляны и опушки **(***Prosternon tessellatum* (L.), *Ampedus balteatus* (L.), *A. nigrinus* (Hbst.), *Dalopius marginatus* (L.)**)**. Значительно меньше в фауне региона видов с европейско-кавказским и европейским типами ареалов, к которым относится *Adrastus pallens* (F.). Этот вид –

полифаг, личинки его преимущественно растительноядны (Медведев, 2005). Распространен он преимущественно в лесной и северной части лесостепной зоны, где предпочитает пахотные земли на песчаных почвах вблизи лесов и реже встречается под пологом древесных насаждений (Долин, 1964; Бобинская и др., 1965). *Adrastus pallens* имеет двухлетний цикл развития. Небольшие размеры тела имаго и личинок определяют его невысокую в сравнении с другими видами жуков-щелкунов вредоносность (Burakowski, 1993). Зимуют в почве личинки, окукливание происходит в июне, а период лёта жуков приходится на июнь и июль. Жуки ведут дневной образ жизни (Бобинская и др., 1965).

Adrastus pallens обычен в Ленинградской и соседних областях, где встречается преимущественно на суходольных разнотравных лугах, полях клевера, реже – в посевах зерновых (Гурьева, 1961). Численность его личинок на полях клевера 2-го года пользования на легком суглинке в Кингисеппском р-не составляла 4.6 особи/м^2, на посевах озимой ржи на супеси в Бокситогорском р-не – 10.9 особи/м^2 (Гурьева, 1958). На посадках картофеля в Тосненском р-не на его долю приходилось 0.6 и 2.5 % от общего числа имаго и личинок всех щелкунов (Волгарев, 2005). Имаго *A. pallens* регулярно встречались на полях многолетних трав, зерновых культур и картофеля в Гатчинском р-не Ленинградской обл. (Гусева и др., 2007). Этот вид упоминается как второстепенный вредитель картофеля в Псковской обл., где на долю имаго *A. pallens* в разные годы приходилось от 3 до 4 % всех видов щелкунов (Волгарев, 2013, 2016).

Нами был выявлен естественный очаг высокой плотности *A. pallens* на полях зернотравяно-пропашного севооборота Меньковского филиала Агрофизического НИИ (Шпанев и др., 2014), что послужило поводом для детального изучения здесь особенностей биотопического распределения вида в типичном агроландшафте, фенологии и многолетней динамики численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в 2012–2019 гг. на Меньковском филиале Агрофизического НИИ (МФ АФИ) в Гатчинском р-не Ленинградской обл. Общая площадь земельных угодий составляет 600 га, в том числе пашни – 350 га. МФ АФИ расположено на наиболее интенсивно используемых сельскохозяйственных землях Ленинградской и соседних областей Северо-Западного региона. Почвы дерново-подзолистые, на 58 % площади – с легким гранулометрическим составом.

В 2012 г. определялась заселенность личинками жуков-щелкунов, в том числе *A. pallens*, всех полей МФ АФИ, находящихся в сельскохозяйственном обороте и не занятых в текущем году озимыми зерновыми культурами и многолетними травами. Учет численности личинок проводился в период с 27 по 30 апреля на методической основе соответствующих рекомендаций (Танский и др., 2002). На каждом поле в зависимости от его размеров бралось от 3 до 15 проб, размещенных с учетом неоднородности почвы, выявленной в ходе одновременно проводимых агрохимических обследований. Общее количество проб составило 105. Каждая из проб имела координатную привязку, полученную с помощью GPS приемника, и представляла собой объем почвы размером 50 × 50 см и глубиной 25 см, который лопатой выбирали на полиэтиленовую пленку и перебирали вручную. Обнаруженных личинок помещали в герметичные емкости со спиртом. Подсчитывали их общее количество на учитываемой площади, равной 0.25 м^2, и делали пересчет на 1 м^2. Видовая принадлежность личинок жуков-щелкунов определялась в лабораторных условиях О. Г. Гусевой (ВИЗР) с помощью сравнительной коллекции, составленной для данного региона В. Н. Орловым (Краснодарский НИИСХ).

В период 2012–2019 гг. основные исследования были сосредоточены на полях семипольного зернотравяно-пропашного севооборота общей площадью 4.2 га. Состав культур и их чередование были традиционными для Северо-Западного региона и включали последовательное возделывание люпина узколистного, озимой ржи, ярового ячменя с подсевом многолетних трав (тимофеевка луговая и клевер красный), многолетних трав 1-го и 2-го годов пользования, картофеля и ярового рапса. С 2018 г. схема севооборота претерпела изменения и предшественником картофеля стал яровой рапс. Для изучения сезонных изменений динамической плотности личинок *A. pallens* в посадках картофеля почвенные пробы брались несколько раз за период вегетации культуры: в I декаде мая (перед посадкой), I декаде июня, II декаде июля и I декаде сентября (перед уборкой урожая). Для изучения сроков появления имаго *A. pallens* и особенностей их распространения на полях севооборота, посадках картофеля и других культурах проводились одновременные кошения энтомологическим сачком (6 проб по 10 взмахов). Определение имаго жуков-щелкунов проверено А. С. Просвировым (Биологический факультет Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова).

Помимо сельскохозяйственных угодий заселенность жуками *A. pallens* была изучена на обочинах полей и опушках леса в непосредственной близости с севооборотом. В 2019 г. проводились учеты численности личинок данного вида на поле бессменного возделывания озимых зерновых культур и на участке поля, выведенного из сельскохозяйственного оборота и густо заросшего пыреем ползучим.

Общее число жуков *A. pallens*, собранных в период проведения наших исследований, составило 734, число личинок – 1518 экз.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в агроландшафте МФ АФИ, включающем сельскохозяйственные угодья, обочины полей и опушки леса, было выявлено 20 видов жуков-щелкунов, включая *A. pallens*. Он встречался во всех обследованных биотопах, но, как вид, предпочитающий открытые пространства, преимущественно в агроценозах (Коваль, Гусева, 2019).

Распределение *A. pallens* на территории МФ АФИ оказалось неравномерным. Личинки этого вида присутствовали на 8 полях из 13 с варьированием численности от 0.4 до 13.2 особи/м^2 (табл. 1). Согласно данным корреляционного анализа, распространение *A. pallens* в значительной степени зависело от содержания в почве органического вещества ($r = 0.85$, $p \leq 0.99$) и валового азота ($r = 0.81$, $p \leq 0.99$), а также от гидролитической кислотности ($r = 0.81$, $p \leq 0.99$). Максимальные показатели заселенности фиксировались на полях семипольного зернотравяно-пропашного севооборота, который практически в неизменном виде существует на протяжении 38 лет. Благодаря ежегодномуо внесению полного минерального удобрения, предусмотренного схемой опыта, поля севооборота имеют высокие показатели содержания органического вещества и основных элементов питания.

Анализ данных показал неравномерность распределения имаго *A. pallens* по полям зернотравяно-пропашного севооборота. Высокая численность жуков на посадках картофеля, достигающая в разные годы от 0.81 до 2.50 особи/10 взм., указывает на важность для поддержания популяции вредителя многолетних трав, на которых проходило развитие личинок (табл. 2). Миграция жуков *A. pallens* на поля многолетних трав и откладка яиц проходили после укоса и уборки сена. В 2019 г. численность имаго *A. pallens* на полях многолетних трав была высокой на протяжении всего июля и достигла максимальных показателей во второй декаде этого месяца. Так, на травах 1-го

Таблица 1. Плотность личинок щелкуна *Adrastus pallens* (F.) на полях МФ АФИ

Показатель	№ поля												
	3	6	7	9	10	14	18	21	22	23	24	26	27
Обилие личинок, особей/м^2	0	0	0	0.4	0	1.6	7.2	0	13.2	1.4	2.2	2.2	0.6
Относительное обилие, %	0	0	0	20.0	0	29.1	21.6	0	89.8	38.9	16.8	55.0	11.8

Таблица 2. Обилие жуков *Adrastus pallens* (F.) в агроценозах зернотравяно-пропашного севооборота (2016 и 2017 гг.)

Показатель	Тип агроценоза						
				Многолетние травы			
	Люпин	Озимая рожь	Ячмень + многолетние травы	1-го года поль-зования	2-го года поль-зования	Картофель	Яровой рапс
Обилие, особей/10 взм.	1.48	0.06	0.04	0.02	0.02	1.00	0.01
Относительное обилие, %	56.3	2.3	1.5	0.8	0.8	38.0	0.4

года пользования в среднем за июль насчитывалось 1.94 особи/10 взм., на травах 2-го года пользования – 3.22 особи/10 взм., 3-го года пользования – 2.06 особи/10 взм. При этом на полях севооборота, занятых другими культурами, отмечалось более раннее появление жуков и в июле наблюдалась их естественная убыль.

При очень поздней посадке картофеля (13 июня) в 2013 г. основная масса щелкунов погибла в период окукливания от механической обработки почвы, предшествовавшей высадке культуры. В этот год на поле картофеля кошениями не было собрано ни одного жука *A. pallens*. Малая численность имаго отмечалась в посадках картофеля и в 2018 г., когда за весь период вегетации картофеля кошениями были собраны всего две особи в третьей декаде июня и первой декаде июля. В эти сроки наблюдалась необычно высокая для посевов ярового ячменя (1.58 особи/10 взм.) и рапса (0.92 особи/10 взм.) плотность жуков *A. pallens*. Интересно, что двумя предшествующими культурами для ячменя были картофель (2017 г.) и многолетние травы 2-го года пользования (2016 г.), для рапса – многолетние травы 2-го и 1-го годов пользования (2017 и 2016 гг.). Многолетние травы и в этом случае были основным в севообороте местом откладки яиц самками *A. pallens*.

Высокая численность имаго *A. pallens* в травостое люпина узколистного в фазы бутонизации, цветения и образования бобов обусловлена откладкой самками щелкуна большого числа яиц в обычно сильно засоренные пыреем ползучим посадки предшественника – картофеля (Смук, Шпанев, 2016). Привлекательность участков с высокой

Таблица 3. Обилие личинок щелкуна *Adrastus pallens* (F.) в пахотном горизонте посадок картофеля с разными предшественниками в разные годы

Показатель	Предшественник					
	Многолетние травы 2-го года пользования				Яровой рапс	
	2014	2015	2016	2017	2018	2019
Обилие, особей/м^2	13.3	23.6	32.2	28.7	22.4	37.6
Относительное обилие, %	37.0	52.0	40.5	56.6	61.6	68.8

густотой произрастания пырея получила подтверждение в высокой численности обнаруженных здесь личинок *A. pallens*, в том числе на сильно засоренном пыреем участке бессменного возделывания озимых зерновых культур. На таких участках насчитывалось 53 и 51 лич./м^2 соответственно, что составляло 46.1 и 29.3 % от общего количества личинок жуков-щелкунов.

На посадках картофеля ежегодно наблюдалась высокая численность личинок *A. pallens*, на долю которых в разные годы приходилось от 37.0 до 68.8 % общей плотности личинок щелкунов всех видов (табл. 3). При этом ожидаемого на основании литературных сведений (Васильев, 2014) снижения заселенности поля данным видом при смене предшественника не произошло. В то же время отмечено возрастание доли *A. pallens* в общей численности личинок на посадках картофеля, размещенных после ярового рапса, до 61.6–68.8 %. Это происходило на фоне значительного (в 1.7 раза) снижения численности личинок рода *Agriotes* Esch. по сравнению с ее значениями на полях, где предшественником картофеля были многолетние травы.

Обычно жуки *A. pallens* появляются на полях севооборота в третьей декаде июня и пик их численности приходится на первую декаду июля. В этот период основная масса жуков находится в посадке картофеля (53 %) и посеве люпина (42 %), затем их становится все меньше, и в августе встречаются лишь единичные особи. В мае и июне 2017 г. со значительно более низкими (на 5.2 и 1.9 °С) по сравнению со среднемноголетними значениями среднесуточных температур наблюдалась двухнедельная задержка отрождения имаго нового поколения. Первые жуки были отмечены на полях севооборота во второй декаде июля, а максимум численности пришелся на третью декаду июля (рис. 1). В нетипичных для Северо-Запада условиях 2018 г. с засушливой и теплой погодой на протяжении мая и июня отмечалось более раннее (вторая декада июня) отрождение жуков *A. pallens*. Сходная динамика численности жуков данного вида наблюдалась нами на посадках картофеля (рис. 2).

В наших исследованиях определены сезонные изменения численности личинок *A. pallens* на посадках картофеля. Так, в 2014–2016 гг. наблюдалось значительное снижение плотности личинок во второй декаде июня, которое могло быть следствием как интенсивной механической защиты посадок от сорной растительности, состоящей из двух довсходовых и двух повсходовых обработок ротационной бороной, так и окукливания личинок. В первую декаду мая личинки *A. pallens* встречались значительно чаще (27.7 особи/м^2), чем во вторую декаду июня (5.3 особи/м^2) и первую декаду июля (20.1 особи/м^2), а к началу уборки урожая (1 декада сентября) их присутствие становилось еще более заметным (24.1 особи/м^2). В предуборочный период преобладали ли-

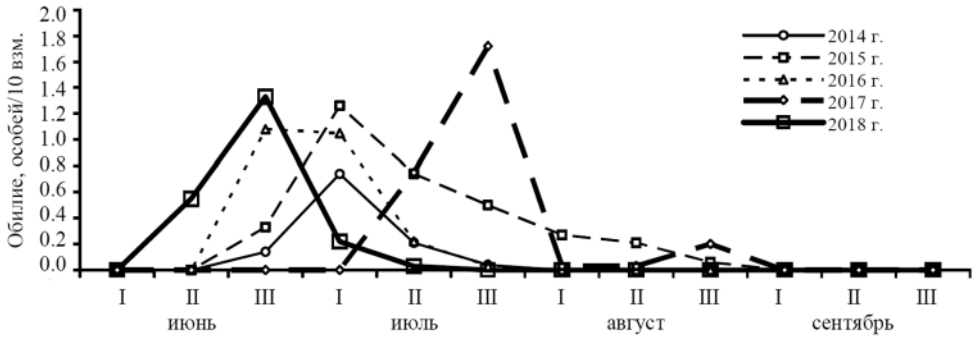

Рис. 1. Сезонная динамика численности имаго щелкуна *Adrastus pallens* (F.) в разные годы наблюдений в зернотравяно-пропашном севообороте МФ АФИ.

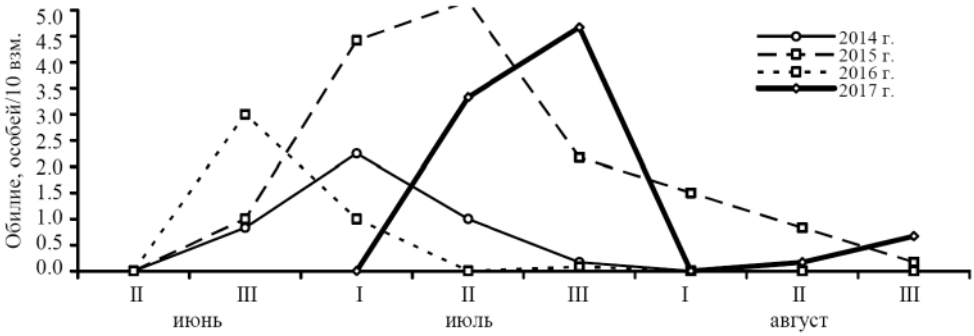

Рис. 2. Сезонная динамика численности имаго щелкуна *Adrastus pallens* (F.) на посадках картофеля, размещенных после двухлетнего возделывания многолетних трав.

чинки 2-го года жизни с длиной тела от 6 до 9 мм (85 % от общего числа личинок), тогда как в июле чаще встречались личинки длиной 4–6 мм (66 % от общего числа личинок).

ВЫВОДЫ

В Ленинградской обл. на возделываемых полях Меньковского филиала Агрофизического НИИ выявлены неравномерность распределения щелкуна *Adrastus pallens* и очаг его стабильно высокой численности на территории зернотравяно-пропашного севооборота. Большое значение для создания условий для размножении и поддержания высоких показателей обилия *A. pallens*, по нашему мнению, имеют посевы многолетних трав, которые ежегодно занимают в севообороте два поля из семи, а также высокое содержание в полях органического вещества и основных элементов питания в результате ежегодного внесения полного минерального удобрения на протяжении длительного периода.

Наиболее плотно в агроценозе заселяются сильно засоренные пыреем ползучим посадки картофеля на поле после двухгодичного произрастания многолетних трав. Привлекательность участков с высокой густотой пырея ползучего подтверждается высокой численностью личинок *A. pallens*, в том числе на сильно засоренном пыреем участке бессменного возделывания озимых зерновых культур. Замена предшественника яровым рапсом не привела к значительному снижению заселенности посадок картофеля личинками *A. pallens*, но повлияла на видовую структуру населения жуков-щелкунов, увеличив в нем долю данного вида.

Отрождение и появление на полях жуков *A. pallens* нового поколения происходят обычно в третьей декаде июня, тогда как в засушливую и теплую погоду – во второй декаде июня, а при прохладной погоде – во второй декаде июля. Численность личинок *A. pallens* в посадках картофеля снижается во второй декаде июня вследствие как интенсивной механической защиты посадок от сорной растительности, так и перехода личинок в стадию куколки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность научному сотруднику кафедры энтомологии Биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова А. С. Просвирову за полезные замечания, исправления и предложения по улучшению названия и содержания статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобинская С. Г., Григорьева Т. Г., Персин С. А. 1965. Проволочники и меры борьбы с ними. Л.: Колос, 223 с.

Васильев А. А. 2014. Влияние сидератов на фитосанитарное состояние агроэкосистем картофеля. Пермский аграрный вестник **3** (7): 3–10.

Волгарев С. А. 2005. Эколого-токсикологическое обоснование использования новых инсектицидов против проволочников в агроценозе картофеля в Северо-Западном регионе РФ. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб.: ВИЗР, 21 с.

Волгарев С. А. 2013. Проволочники в агробиоценозе зерновых культур Псковской области. В кн.: Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем. Ч. 1. СПб.: ВИЗР, с. 311–313.

Волгарев С. А. 2016. Видовой состав щелкунов в картофельном агробиоценозе Псковской области. В кн.: Состояние и перспективы защиты растений. Минск: БелНИИЗР, с. 351–352.

Гурьева Е. Л. 1958. Особенности стациального распределения щелкунов (Coleoptera, Elateridae) в Ленинградской области. Зоологический журнал **37** (4): 531–541.

Гурьева Е. Л. 1961. Жуки-щелкуны (Coleoptera, Elateridae) Ленинградской области. Труды ВЭО **48**: 38–62.

Гусева О. Г., Коваль А. Г., Воропаев В. В. 2007. К изучению комплекса жуков-фитофагов полей экспериментального севооборота в условиях Ленинградской области. Вестник защиты растений **3**: 23–33.

Долин В. Г. 1964. Личинки жуков-щелкунов (проволочники) европейской части СССР. Киев: Урожай, 207 с.

Коваль А. Г., Гусева О. Г. 2019. Жуки-щелкуны (Coleoptera, Elateridae) в агроландшафтах Северо-Запада России. Энтомологическое обозрение **98** (3): 531–540. doi: 10.1134/S0367144519030055

Медведев А. А. 2005. Жуки-щелкуны (Фауна европейского Северо-Востока России. Жуки-щелкуны. Т. VIII. Ч. 1). СПб.: Наука, 174 с.

Смук В. В., Шпанев А. М. 2016. Засоренность посадок картофеля, размещенных по пласту многолетних трав в Ленинградской области. Вестник защиты растений **2** (88): 38–42.

Танский В. И., Левитин М. М., Павлюшин В. А., Буров В. Н., Гончаров Н. Р., Ишкова Т. И., Сухорученко Г. И., Зубков А. Ф. 2002. Экологический мониторинг и методы совершенствования защиты зерновых культур от вредителей, болезней и сорняков. СПб.: ВИЗР, 76 с.

Шпанев А. М., Гусева О. Г., Нейморовец В. В., Смук В. В., Воропаев В. В. 2014. Картирование полей на заселенность проволочниками. Картофель и овощи **9**: 24–25.

Burakowski B. 1993. Laboratory Methods for Rearing Soil Beetles (Coleoptera). Memorabilia Zoologica, vol. 46. Warszawa: Polska Akademia Nauk, Muzeum i Instytut Zoologii, 67 p.

SPATIAL DISTRIBUTION OF THE CLICK BEETLE *ADRASTUS PALLENS* (F.) (COLEOPTERA, ELATERIDAE) IN THE AGRICULTURAL LANDSCAPES OF THE NORTH-WEST OF RUSSIA

A. M. Shpanev, V. V. Smuk

Key words: click beetles, population density, population dynamics, seasonal development, biotopic distribution, perennial grasses, potato planting.

SUMMARY

The features of the spatial distribution of the click beetle *Adrastus pallens* (F.) in a typical agricultural landscape of the North-West of Russia and the reasons for high abundance of this species in the territory of grain-grass-tilled crop rotation were studied. Perennial grasses, which annually occupy two out of seven fields in the crop rotation, are of great importance in maintaining high *A. pallens* abundance. Of certain importance is the high content of organic matter and basic elements of mineral nutrition in the fields. The highest densities of *A. pallens* are found in potato plantings in the field after a two-year growth of perennial grasses highly infested with a couch grass. The attractiveness of the areas overgrown with a couch grass was confirmed by high abundance of *A. pallens* larvae, including the areas with permanent cultivation of winter grain crops highly infested with couch grass. The substitution of the predecessor with a spring rapeseed did not lead to a significant decrease in the number of *A. pallens* larvae in potato plantings, but increased the share of this species in the click beetle assemblage in the fields. The usual terms of emergence of *A. pallens* adults of new generation and their appearance in the fields during the third ten-day period of June can shift to the second ten-day period of June in dry and warm weather, and to the second ten-day period of July in cool weather.

УДК 595.798 (591.151)

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСЫ *POLISTES ALBELLUS* GIORDANI SOIKA, 1976 (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

© 2021 г. А. Ю. Косякова,[1]* А. В. Гилев,[2] Р. П. Ноймейер,[3]*** Л. Ю. Русина[4]******

[1] Национальный парк «Мещера»
ул. Интернациональная, 111, Гусь-Хрустальный, Владимирская обл., 601501 Россия
*e-mail: ainsel@list.ru
[2] Институт экологии растений и животных УрО РАН
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия
**e-mail: gilev@ipae.uran.ru
[3] Цюрихский университет
Люгисландштрассе, 56, Цюрих, 8051 Швейцария
***e-mail: neumeyer.funk@icloud.com
[4] Московский зоопарк
ул. Большая Грузинская, 1, Москва, 123242 Россия
****e-mail: lirusina@yandex.ru

Поступила в редакцию 2.07.2021 г.
После доработки 14.11.2021 г.
Принята к публикации 14.11.2021 г.

Работа посвящена описанию изменчивости окраски и меланинового рисунка социальной осы *Polistes albellus* Giordani Soika, 1976 (Hymenoptera, Vespidae), распространенной от Западной Европы (Франция) до Монголии, Китая и Приморского края России. Изучены 590 самок и 101 самец. Фенотипическая изменчивость у самок *P. albellus* прослежена на мезоскутуме, 1-м и 2-м тергитах и 4–6-м стернитах метасомы, а у самцов помимо этих структур на клипеусе и тазиках. Анализ связи элементов рисунка с пространственно-временны́ми особенностями гнездования был проведен в двух локальных поселениях ос в Центральной Мещере (Рязанская обл., Россия). Самки-основательницы разных морфотипов различаются по срокам начала гнездования, высоте прикрепления гнезда и по склонности к образованию скоплений. Выборки самок-основательниц из разных поселений фенотипически отличаются как от выборок рабочих, так и одна от другой. В каждом локальном поселении выборки рабочих и будущих самок-основательниц фенотипически сходны.

Варианты рисунка мезоскутума связаны с влажностью местообитания: в сухих биотопах у рабочих выше доля темных вариантов. Неоднородность условий среды может способствовать увеличению изменчивости меланинового рисунка ос.

Ключевые слова: социальные осы, Vespidae, *Polistes albellus*, фенотипическая изменчивость, меланиновый рисунок.

DOI: 10.31857/S0367144521040043

Осы-полисты широко распространены по всему миру и относятся к наиболее интенсивно изучаемым группам ресоциальных насекомых (Reeve, 1991; Röseler, 1991). Черно-желтый рисунок ос-полистов чрезвычайно изменчив и дает простые и надежные признаки в популяционно-экологических и поведенческих исследованиях (Tibbets, Dale, 2004; Русина, 2009).

Одна из основных особенностей ос-полистов умеренных широт как объектов таких исследований – наличие в их жизненном цикле трех периодов: 1) спаривания самцов и будущих основательниц (конец лета – начало осени), 2) зимовки оплодотворенных основательниц и 3) основания семей (последний длится весной немногим более месяца). Представляется интересным изучение такого цикла методами популяционной морфологии (Яблоков, 1976; Яблоков, Ларина, 1985; Сергиевский, 1985, 1987 и др.): поиск таких признаков меланинового рисунка (фенов), которые могут маркировать в популяции ос-полистов функционально различающихся особей.

У ряда видов ос-полистов описана изменчивость меланинового рисунка и на этой основе детально изучены фенотипическая структура локальных поселений ос и ее сезонная и многолетняя динамика, а также выбор брачного партнера будущими основательницами (Русина и др., 2004а, 2004б, 2006, 2007а, 2007б, 2007в, 2009; Русина, Лопатин, 2009; Русина, Орлова, 2009; Фирман, Русина, 2009). Выявлены циклические изменения фенотипической структуры в меняющихся погодных условиях сезона (Русина и др., 2004а, 2007а; Rusina et al., 2011). Существенное влияние на фенотипический состав популяции оказывает степень зараженности паразитами и паразитоидами (Русина, 2009; Русина, Орлова, 2011). У самок-основательниц разных морфотипов были выявлены отчетливые предпочтения способов основания гнезда и различия в агрессивности (Русина и др., 2007б, 2007в, 2009). Так, самки *Polistes dominula* (Christ, 1791) (Hymenoptera, Vespidae) с темными вариантами рисунка клипеуса предпочитали гнездиться в одиночку (гаплометроз), а в случае основания семьи группой (плеометроз) становились доминантами, тогда как осы со светлыми вариантами чаще предпочитали гнездиться совместно (Русина и др., 2007б). Некоторые авторы отмечают, что рисунок клипеуса у этого вида выполняет социальную функцию, позволяя особям распознать ранг друг друга (Tibbets, 2002; Tibbets, Dale, 2004).

Широко распространенные виды отличаются большим разнообразием условий обитания и часто демонстрируют высокий уровень изменчивости и внутривидовой фенотипической дифференциации (Русина и др., 2008). Одним из перспективных объектов популяционно-экологических исследований является оса *P. albellus* Giordani Soika, 1976, которая распространена от Западной Европы (Франция) до Приморского края России, Монголии и Китая (Neumeyer et al., 2014, 2015).

Целями нашей работы были описание фенотипической изменчивости ос *P. albellus* из локальных поселений в Центральной Мещере и изучение связи меланинового рисунка самок-основательниц с пространственно-временны́ми особенностями их гнездования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основная часть материала по изменчивости окраски и меланинового рисунка *P. albellus* была собрана в июне–августе 2019 г. на территории Центральной Мещеры (Россия, Рязанская обл.): из двух локальных поселений в окрестностях дер. Уткино (табл. 1, рис. 1) и дер. Снохино (табл. 1,

Таблица 1. Места сбора самок и самцов *Polistes albellus* Giordani Soika

Выборки	Населенный пункт	Координаты	Число, экз.
Россия			
Рязанская обл.			
1-е локальное поселение	Клепиковский р-н, дер. Уткино	55°08′ с. ш., 40°32′ в. д.	110 ♀ (живые осы)
2-е локальное поселение	дер. Снохино	55°08′ с. ш., 40°36′ в. д.	302 ♀, 101 ♂ (живые осы)
Одиночные гнезда	с. Гришино	55°04′6″ с. ш., 40°21′18″ в. д.	158 ♀ (живые осы)
	дер. Савино	55°06′47″ с. ш., 40°33′33″ в. д.	
		55°06′35″ с. ш., 40°33′32″ в. д.	
	дер. Коренево	55°09′20″ с. ш., 40°34′52″ в. д.	
	пос. Тума	55°09′30″ с. ш., 40°32′47″ в. д.	
	дер. Снохино	55°08′40″ с. ш., 40°36′07″ в. д.	
		55°08′40″ с. ш., 40°36′12″ в. д.	
		55°08′40″ с. ш., 40°36′03″ в. д.	
Башкирия	Ишимбайский р-н, с. Зигановка	53°36′57″ с. ш., 56°34′14″ в. д.	3 ♀ (по фотографиям В. А. Валуева)
	Благоварский р-н, дер. Удрякбаш	54°31′41″ с. ш., 54°57′28″ в. д.	
	Буздякский р-н, дер. Новокилимово	54°29′57″ с. ш., 54°37′14″ в. д.	
Забайкальский край	Дульдургинский р-н, Национальный парк «Алханай»	50°41′50″ с. ш., 113°27′6″ в. д.	1 ♀ (по фотографиям Р. Ю. Абашеева; Осы России. [Интернет-ресурс])
Оренбургская обл.	Сакмарский р-н, дер. Донское	52°3′28″ с. ш. 55°25′12,6″ в. д.	1 ♀ (Neumeyer et al., 2015)
Швейцария	Баума	47°23′00″ с. ш., 08°50′49″ в. д	8 ♀ (по фотографиям Р. П. Ноймейера, К. Доблер Гросс)
Казахстан	г. Зайсан	47°14′ с. ш., 84°56′	1 ♀ (Neumeyer et al., 2015)

рис. 2). Особи из одиночно расположенных гнезд были описаны по материалу, собранному близ с. Гришино, пос. Тума и деревень Савино, Снохино и Коренево. Кроме того, меланиновый рисунок ос был проанализирован по фотографиям, сделанным Р. П. Ноймейром и К. Доблер Гросс в окрестностях населенного пункта Баума (Швейцария), В. А. Валуевым в Башкирии, Р. Ю. Абашеевым в Забайкальском крае (Осы России. [Интернет-ресурс]) и опубликованным в статье (Neumeyer et al., 2015). Всего изучены 590 самок и 101 самец.

При описании изменчивости меланинового рисунка на разных частях тела *P. albellus* использовали его схемы, предложенные для других видов, в частности *P. dominula* и *P. nimpha* (Christ,

Рис. 1. Влажный злаково-разнотравный луг, окр. дер. Уткино (55°08′ N, 40°32′ E, 01.VII.2019). Фотография А. Ю. Косяковой.

1791) (Русина и др., 2004б, 2006; Русина, 2009), выделяя ряды изменений по усилению степени меланизации (Филиппов, 1961).

Сезонные изменения фенотипической структуры локальных поселений были изучены на территории Центральной Мещеры.

Локальные поселения ос были обнаружены на двух участках, которые различались структурой и увлажненностью почвы: 1-й – дерново-подзолистая с перегнойно-глеевыми пятнами под влажными злаково-разнотравными лугами (преимущественно с манником большим *Glyceria maxima* (Harm.) Holmb); 2-й – хорошо дренированная, сложенная песками с отдельными прослоями суглинков, дерново-слабоподзолистая почва под разнотравно-вейниковой залежью, зарастающей соснами *Pinus sylvestris* L. (Анненская и др., 1983).

Были описаны пространственные (высота прикрепления сота, вид и высота растения, расстояние до ближайшего гнезда и скученность гнезд на площадке 10 × 10 м) и демографические (число ячей, личинок IV и V возрастов, куколок, рабочих) параметры каждого гнезда и морфологические особенности (меланиновый рисунок) у отловленных в них и окольцованных 76 самок-основательниц (рис. 3). Демографические замеры для всех гнезд были произведены в один день для каждого из поселений в период до выхода рабочих. В 1-м поселении (04.VI.2019) были описаны меланиновые рисунки 36 самок-основательниц из 35 гаплометротичных семей и одной плеометротичной, во 2-м (08.VI.2019) описаны 40 самок из 40 гаплометротичных гнезд.

Для каждого поселения определяли коэффициент корреляции морфологических параметров самок-основательниц и размеров их семей, а также пространственных характеристик гнезд. Раз-

Рис. 2. Залежь, зарастающая соснами (*Pinus sylvestris* L.), окр. дер. Снохино. Фотография А. Ю. Косяковой (55°08′ N, 40°36′ E, 28.IX.2019).

Рис. 3. *Polistes albellus* Giordani Soika.

Справа: самка-основательница (обозначена красной стрелкой) и рабочие в Центральной Мещере (окр. дер. Коренево, 55°08′44″ N, 40°36′00″ E, 26.VI.2019). Фотография А. Ю. Косяковой. Слева: будущие самки-основательницы на гнезде в Швейцарии (ZH, Bauma: Joggelisböl, 47°23′00″ N, 08°50′49″ E, 07.IX.2012). Фотография Р. П. Ноймейера

меры семей использовали для косвенной оценки их относительного возраста и, следовательно, сроков начала гнездования: более крупные семьи считали основанными раньше. Дополнительно рассчитывали корреляцию между вариантами меланинового рисунка самок-основательниц и пространственными характеристиками их семей.

Всего в первом поселении за время исследований (май–август 2019) было обнаружено 54 гнезда, во втором – 168; 19 гнезд располагались поодиночке. Повторные осмотры гнезд проводили 1 или 2 раза в неделю. Регистрировали состав семьи и ее выживание (рис. 4); кольцевали молодых, не меченных ранее насекомых (рабочих, самцов и будущих основательниц), описывали их меланиновые рисунки, а также отмечали присутствие паразитов и паразитоидов. Клеща *Sphexicozela connivens* Mahunka, 1970 (Acari, Astigmata: Winterschmidtiidae) и осиного веерокрыла *Xenos vesparum* Rossi, 1793 (Strepsiptera, Stylopidae) искали, осматривая личинок, поздних рабочих, самцов и будущих основательниц.

При картировании гнезд фиксировали следы заражения расплода *P. albellus* паразитоидами. Так, заражение наездником *Latibulus argiolus* (Rossi, 1790) (Hymenoptera: Ichneumonidae) определяли по присутствию в ячейке гнезда овально скошенных остатков личиночной кутикулы светло-желтого или светло-оранжевого цвета и/или коконов (Makino, 1983), а *Elasmus schmitti* Ruschka, 1920 (Hymenoptera, Eulophidae) – по наличию крышечки темно-серого цвета, которую личинки этого грегарного паразитоида сообща формируют из мекониев перед окукливанием (Gumovsky et al., 2007).

Для множественного сравнения независимых выборок параметров гнезд использовали тест Крускала–Уоллиса (критерий *H*) и тест Данна (критерий *Q*). Попарное сравнение двух независимых выборок проводили с помощью теста Манна–Уитни (критерий *U*) (Гланц, 1999).

Связь особенностей меланиновых рисунков самок-основательниц со спецификой пространственных и/или временных характеристик их гнездования оценивали с помощью корреляции Спирмена (*rs*).

Для оценки достоверности различий между выборками по частотам встречаемости вариантов окраски использовали критерий Хи-квадрат (χ^2). Сравнение производилось как между локальными поселениями на сходных стадиях развития, так и в ходе сезонного развития семей каждого локального поселения. Однако универсальный критерий сравнения χ^2 недостаточно чувствителен к редким вариантам (Животовский, 1991), поэтому для оценки фенотипических различий локальных поселений были дополнительно использованы специальные меры расстояний (дистанций), такие как расстояния Кавалли-Сфорцы, которые учитывают редкие признаки (Cavalli-

Рис. 4. Самцы (обозначены синими стрелками) и рабочие *Polistes albellus* Giordani Soika на разоренном птицами гнезде (окр. дер. Коренево, 55°08′43″ N, 40°36′07″ E, 28.VI.2019). Фотографии А. Ю. Косяковой

Sforza, Edvards, 1967; Животовский, 1991; Вейр, 1995). Для наглядного отображения различий между выборками матрицы расстояний были обработаны методами многомерного неметрического шкалирования.

Все расчеты выполнены в программах Microsoft Excel 2019, Statistica v.10.0 (StatSoft, Inc. 1984–2020), а также в программе Биостатистика (Primer Of Biostatistics) Biostatistica v. 4.03 (Гланц, 1999). Для анализа вида исследуемых параметров использовали критерий Шапиро–Уилка. При нормальном распределении признаков выборку представляли в виде среднего M ± среднеквадратическое отклонение SD, а в случае ненормального распределения – в виде медианы *Me* [25; 75] [min; max] – медианы, 1-го и 3-го квартилей, минимального и максимального значений (Гланц, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Меланиновый рисунок самок *Polistes albellus*

Общая картина изменчивости меланинового рисунка самок и самцов *P. albellus* представлена на схемах (рис. 5, 6). Практически на всех частях тела обнаруженные варианты рисунка представляли собой только часть спектра изменчивости, в целом характерного для изученных в этом отношении ос-полистов (Русина, 2009). По результатам этих исследований для некоторых частей тела удалось построить схемы, на которых представлены полный спектр вариантов и направления развития рисунка (рис. 7–13).

Изменчивость рисунка *P. albellus* сходна с таковой у *P. dominula* и *P. nimpha*, но есть и ряд особенностей. У самок перечисленных видов изменчивость проявляется на жвалах, клипеусе, груди, 1-м и 2-м тергитах и 4–6-м стернитах метасомы (см. рис. 5).

Рисунок на жвалах полистов характеризуется наличием (M1) или отсутствием желтых пятен (M2). Жвалы *P. albellus* всегда были пигментированы лишь частично.

Варианты рисунка на клипеусе связаны с появлением пятен пигмента и их последующим слиянием (рис. 7). Клипеус *P. albellus* имел только один сильно меланизированный вариант рисунка с широкой центральной поперечной полосой (C5).

На груди имеются парные непигментированные участки (просветы) вдоль промезонотального шва и в центре мезоскутума. В связи с этим рисунок мезоскутума описывается по комбинативному типу (двумя цифрами, разделенными точкой; рис. 8). Начальная цифра отображает вариант рисунка первой области просветов, последняя – второй. У ос-полистов для просветов вдоль шва выделены 4 варианта, которые отображают степени их развития: просветы могут достигать переднего края, передняя часть пронотума остается немеланизированной (Ms1); просветы достигают (Ms2) или не достигают (Ms3) края мезоскутума; просветы отсутствуют (Ms4).

Просветы в центре мезоскутума описываются пятью вариантами в порядке возрастания степени меланизации: просветы в виде больших удлиненных запятых (Ms1–4.1), небольших запятых (Ms1–4.2), треугольничков (Ms1–4.3), точек (Ms1–4.4), просветов нет (Ms1–4.5). У самок *P. albellus* просветы в центре мезоскутума не обнаружены, а вдоль промезонотального шва отмечены 2 варианта (Ms3.5 и Ms4.5; см. рис. 5).

Варианты рисунка 1-го тергита метасомы у ос-полистов выделяют по степени меланизации его дорсальной части, а дистальный край всегда с желтой полосой (рис. 9). У самых светлых вариантов просветы сложной формы, сливающиеся с дистальной

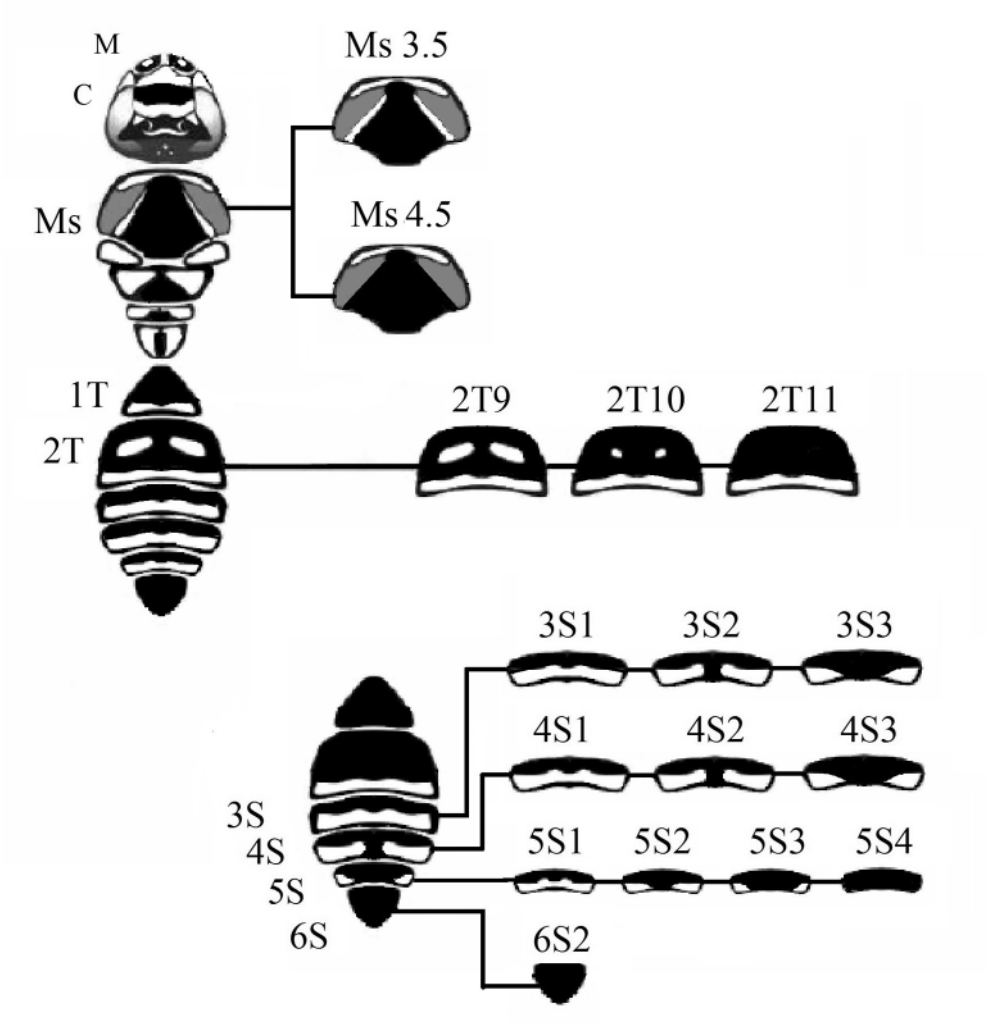

Рис. 5. Варианты рисунка самки *Polistes albellus* Giordani Soika.

M – жвалы, C – клипеус, Ms – мезоскутум, 1T – 1-й тергит метасомы, 2T – 2-й тергит метасомы, 3S–6S – 3–6-й стерниты метасомы.

желтой полосой. Дальнейшее развитие рисунка на этой части тела приводит к обособлению просветов и их последующему уменьшению. Для *P. albellus* отмечен новый вариант рисунка 1-го тергита, не встречающийся у других видов. Изменения рисунка затрагивают только дистальную желтую полосу, которая становится у́же, при этом пятна отсутствуют (1T6).

Варианты рисунка на 2-м тергите метасомы выделены в зависимости от наличия парных просветов, их размеров и формы (рис. 10). У наиболее светлых вариантов просветы или сливаются с нижней желтой полосой, или не сливаются, но имеют при этом большие размеры и сложную форму. У *P. albellus* на 2-м тергите обособленные центральные просветы отмечены в виде больших пятен (2T9), точек (2T10), или они отсутствовали (2T11; см. рис. 5).

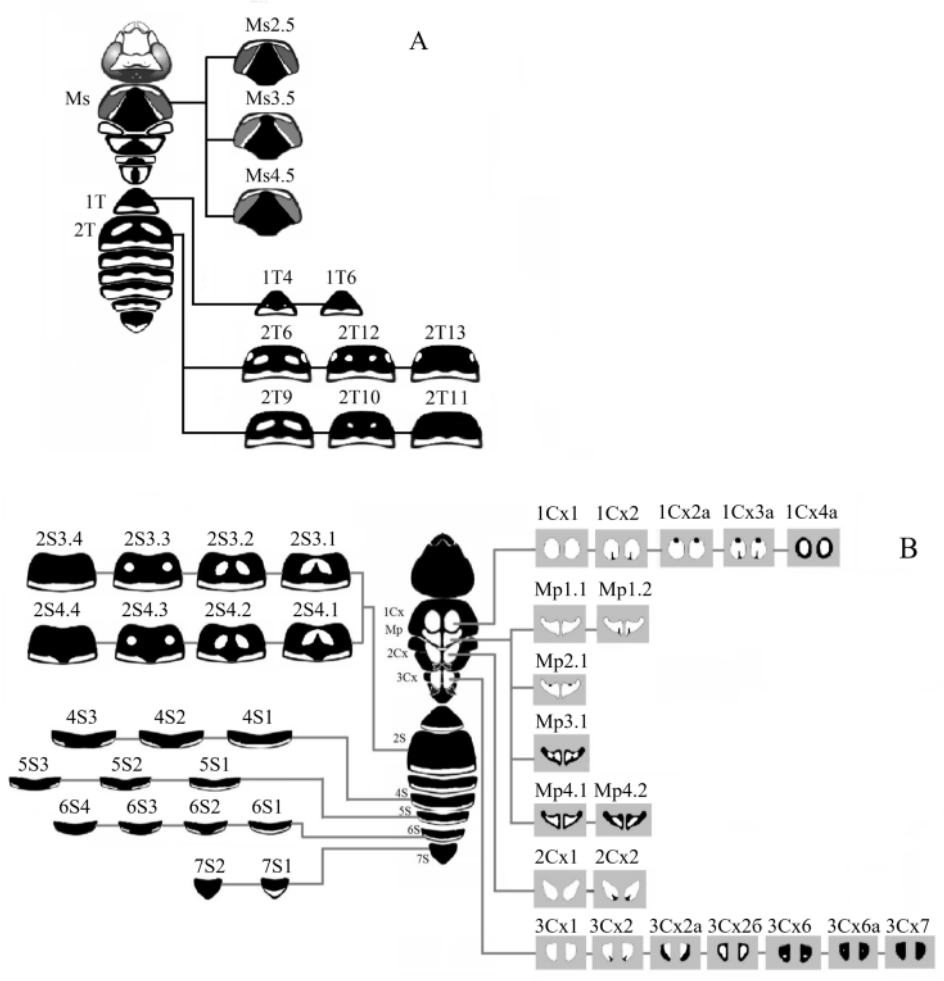

Рис. 6. Варианты рисунка самца *Polistes albellus* Giordani Soika. А – вид сверху, В – вид снизу.

2S – 2-й стернит метасомы; 1Cx–3Cx – передние, средние и задние тазики; Mp – мезоплевры. Остальные обозначения как на рис. 5.

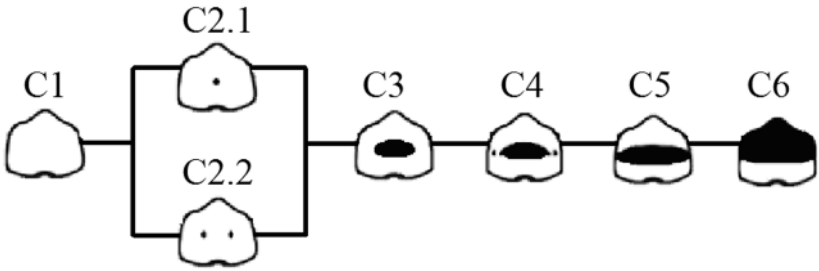

Рис. 7. Варианты рисунка клипеуса самок ос-полистов.

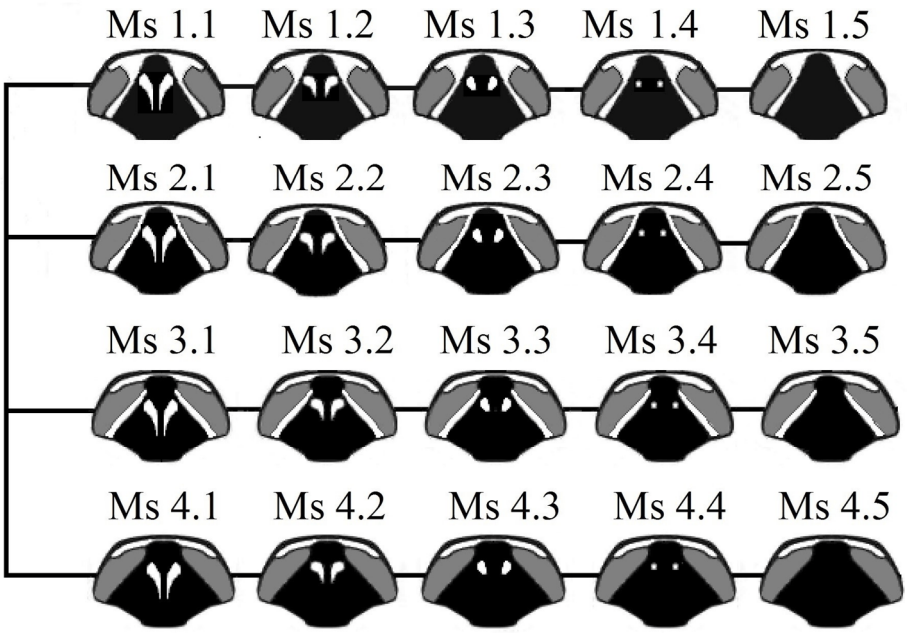

Рис. 8. Варианты рисунка мезоскутума ос-полистов.

На стернитах метасомы полистов подвержена изменчивости желтая поперечная перевязь (см. рис. 5). Она может быть сплошной или разделенной языком пигмента на две части. У некоторых видов 6-й стернит может быть полностью черным или иметь небольшой просвет. У *P. albellus* изменчивость рисунка отмечена на 3–5-м стернитах. На 3-м и 4-м стернитах были выделены по 3 варианта рисунка: сплошная желтая полоса (S1), а также перевязь, разделенная пигментом на 2 части, которая могла быть более (3S2 и 4S2) или менее (3S3 и 4S3) выражена. На 5-м стерните помимо ранее перечисленных вариантов (5S1, 5S2, 5S3) отмечен и вариант без желтой перевязи (5S4). На 6-м стерните самок *P. albellus* выявлен только один вариант с полностью черной окраской (6S2).

Меланиновый рисунок самцов *Polistes albellus*

Самцы *P. albellus* гораздо более изменчивы, чем самки, и в целом окрашены заметно светлее. Изменчивость рисунка у них выявлена на клипеусе, мезоскутуме, тазиках всех пар ног, 1-м и 2-м тергитах и на 2-м и 4–7-м стернитах метасомы (см. рис. 6).

Как и у других видов ос-полистов, у самцов *P. albellus* изменчивость рисунка груди сходна с таковой у самок (рис. 8). У большинства описанных нами самцов встречались те же варианты рисунка мезоскутума, что и у самок: с просветами вдоль промезонотального шва (Ms3.5) или без них (Ms4.5). У единичных особей отмечен вариант рисунка Ms2.5, при котором просветы вдоль шва доходят до переднего края мезоскутума, но при этом отсутствуют парные центральные просветы.

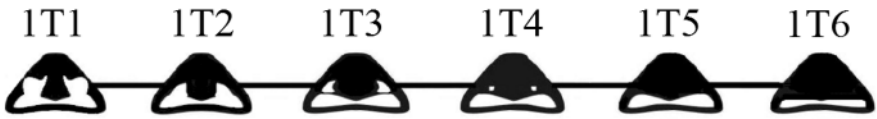

Рис. 9. Варианты рисунка 1-го тергита ос-полистов.

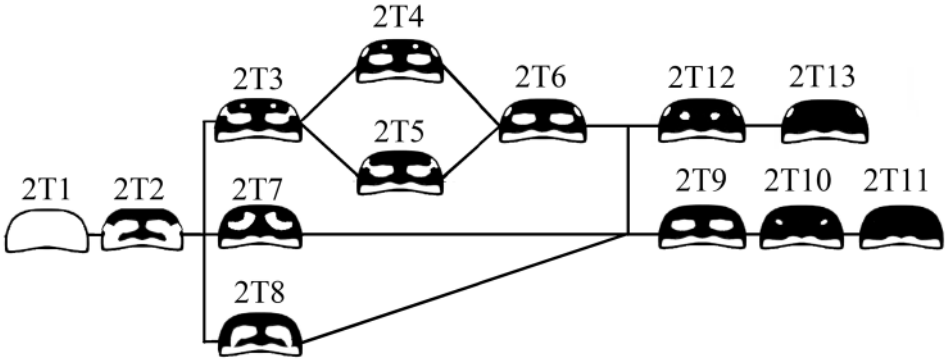

Рис. 10. Варианты рисунка 2-го тергита ос-полистов.

Рисунок мезоплевр самцов полистов очень изменчив (рис. 11) и включает в себя практически полный спектр от полностью желтого до самого темного варианта без просветов. При этом пятна пигмента могут возникать в разных местах и иметь различную форму.

На мезоплеврах *P. albellus* отмечено шесть вариантов рисунка, три из них встречаются и у других видов полистов: самый светлый вариант (Mp1.1), а также вариант с очагом пигмента сзади (Mp1.2) и пигментированный вариант с центральным просветом (Mp4.2). Помимо этого, у *P. albellus* встречаются три не описанных ранее варианта. В первом из них точка пигмента появляется у верхнего края (Mp2.1). Во втором – пигментация захватывает весь внешний край мезоплевры (Mp4.1). Третий вариант Mp3.3 сходен с предыдущим и отличается тем, что внутренняя часть полосы пигмента имеет два выступа.

Рисунок на тергитах метасомы самцов в целом развивается по тому же плану, что и у самок. У *P. albellus* 1-й тергит имеет два варианта рисунка. Наиболее часто встречался вариант с желтой перевязью по краю стернита, отмеченный и у самок этого вида (1T6). Помимо этого, у самцов есть и вариант с парными просветами в виде точек (1T4).

Для 2-го тергита *P. albellus* отмечены 6 вариантов рисунка (см. рис. 10). Три из них сходны с теми, что встречаются и у самок этого вида: с одной парой центральных пятен (2T9), которые затем уменьшаются до точек (2T10) и впоследствии исчезают полностью (2T11). Кроме этого, отмечен один более светлый вариант с двумя парами пятен (2T6). Дальнейшее развитие этого рисунка у *P. albellus* идет по пути умень-

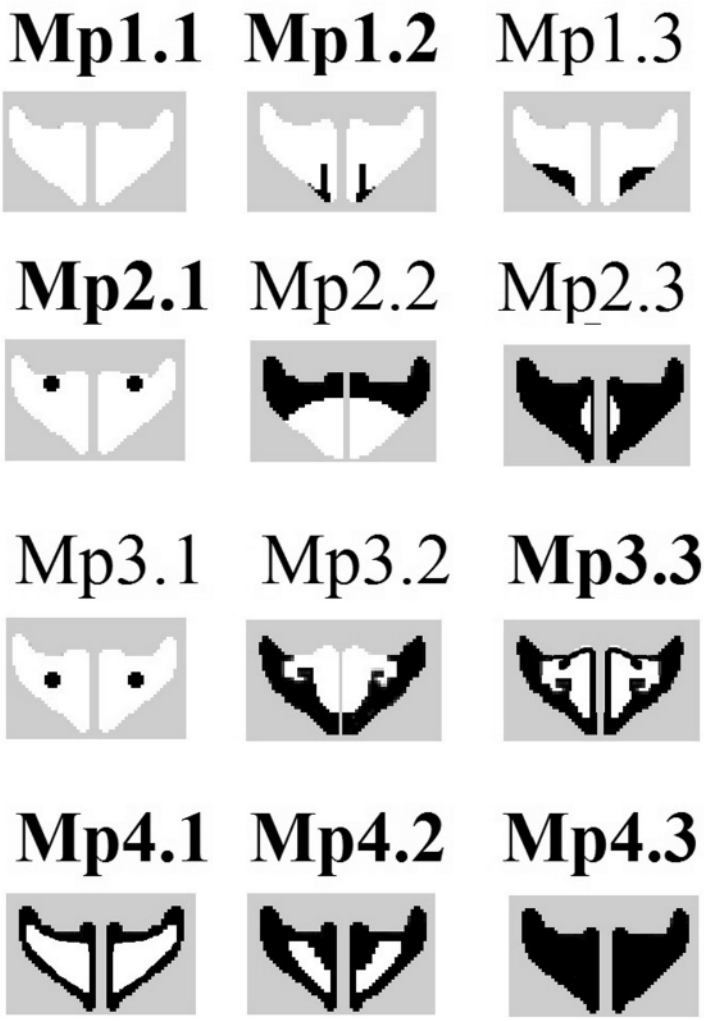

Рис. 11. Варианты рисунка мезоплевр самцов ос-полистов.

шения больших центральных пятен до точек (2T12) и их полного исчезновения, при этом боковые пятна сохраняются (2T13). Последние 2 варианта рисунка не встречаются у *P. dominula* и *P. nimpha*.

Основные преобразованием рисунка на 2-м стерните метасомы полистов связаны с изменением центральных просветов (рис. 12). Так, у *P. nimpha* отмечены самый светлый вариант и вариант с парными пигментированными пятнами, не встречающиеся у *P. dominula*. При этом число вариантов рисунка у *P. dominula* достигает шести, в то время как у *P. nimpha* отмечены только два.

Значительная изменчивость 2-го стернита у самцов *P. albellus* связана с наличием или отсутствием просветов, их числом, размерами и формой. Помимо этого, изменчивость затрагивает желтую перевязь, идущую вдоль дистального края стернита,

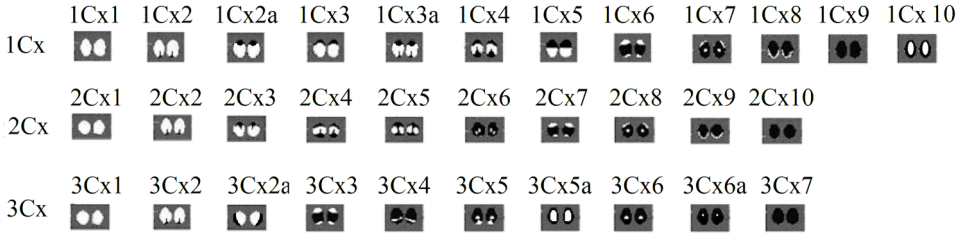

Рис. 12. Варианты рисунка 2-го стернита ос-полистов.

которая может быть цельной или разделяться пигментом на 2 части. Многообразие рисунков 2-го стернита можно разделить на две группы.

Первая группа рисунков имеет цельную желтую перевязь. Для самого светлого варианта характерно наличие двух крупных сливающихся пятен, расположенных в центре (2S3.1), впоследствии они разделяются на 2 обособленных пятна (2S3.2), которые затем уменьшаются в размерах (2S3.3) и полностью исчезают (2S3.4).

Рисунки второй группы повторяют в общих чертах варианты первой с той лишь разницей, что желтая перевязь разделена в центре пигментом на две части (2S4.1–2S4.4).

Варианты меланинового рисунка на 4–7-м стернитах метасомы *P. albellus* различаются по особенностям желтой перевязи (S1–S2–S3), при этом 6-й стернит помимо вышеперечисленных вариантов может быть полностью пигментирован (S4). Последний, 7-й стернит имеет небольшой желтый просвет (7S1) или не имеет его (7S2).

Как и у других видов ос-полистов, изменчивость рисунка всех пар тазиков самцов *P. albellus* связана с уменьшением размеров просветов и усилением пигментации в любом месте (рис. 13). На всех парах тазиков встречаются как полностью немеланизированные варианты (1Cx1, 2Cx1, 3Cx1), так и варианты с пигментированным участком у нижнего края (1Cx2, 2Cx2, 3Cx2). При этом на передних и задних тазиках встречаются варианты рисунков, не отмеченные ранее у самцов *P. dominula* и *P. nimpha*. Так, на передних тазиках помимо рисунков 1Cx1 и 1Cx2 встречается вариант с пятном, расположенным сверху (1Cx2a). В другом варианте помимо верхнего округлого пятна пигмента возникает 2-й очаг пигмента, находящийся снизу (1Cx3a). Отмечен вариант с полосами пигмента по внешним краям тазиков и непигментированными центральными их частями (1Cx4a).

Для задних тазиков отмечены варианты 3Cx1, 3Cx2 и, кроме того, ранее не встречавшийся у других видов рисунок с полосой пигмента, идущей по внешнему краю (3Cx2a). Обнаружен и более пигментированный вариант, у которого полоса захватывает весь край тазика (3Cx2б): усиление меланизации в этом случае приводит к варианту с небольшим центральным просветом (3Cx6). Немеланизированные просветы у *P. albellus* сохраняются в виде маленьких точек (3Cx6a). У самого темного варианта задние тазики полностью пигментированы (3Cx7).

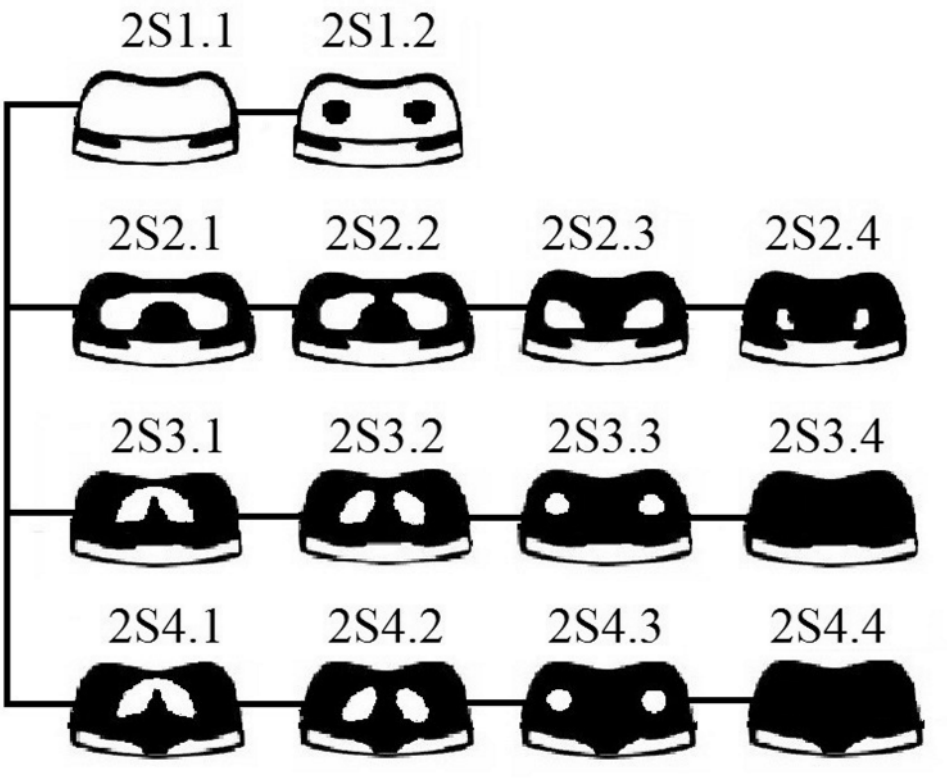

Рис. 13. Варианты рисунка тазиков самцов ос-полистов.

Места гнездования и фенология развития семей *Polistes albellus* в Центральной Мещере

Перезимовавшие самки-основательницы *P. albellus* в Центральной Мещере весной сооружали гнезда на растениях (N = 222, табл. 2). Бóльшая часть гнезд была обнаружена в двух поселениях, при этом часть их располагалась очень близко друг к другу, а другие находились в небольших разреженных группах. Кроме того, были обнаружены одиночные гнезда за пределами поселений.

В первом поселении самки *P. albellus* чаще всего прикрепляли свои гнезда к сухим прошлогодним стеблям трав (77.8 %, 42 из 54), реже – к стеблям невысоких вегетирующих молодых деревьев и кустарников.

Во втором поселении большинство гнезд (80.95 %, 136 из 168) было расположено на подросте сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* (в среднем высотой 0.62 ± 0.30 м); реже – на лиственных кустарниках и деревьях и на стеблях травянистых растений.

Перезимовавшие самки в мае основывали свои гнезда поодиночке. В одном поселении 2 июня наблюдали, как самка шершня *Vespa crabro* L. (Hymenoptera, Vespidae) села на гнездо *P. albellus*, вытащила личинку и стала ее пережевывать; она прилетала в гнездо в этот день несколько раз и сильно повредила его. Самка-хозяйка, имевшая

Таблица 2. Видовой состав растений, используемых для гнездования *Polistes albellus* Giordani Soika (*N* – число гнезд)

Вид растения	Встречаемость, %			
	1 (*N* = 54)	**2** (*N* = 168)	**3** (*N* = 19)	**4** (*N* = 241)
Сем. Pinaceae				
Pinus sylvestris L.	–	79.17	42.11	58.5
Сем. Betulaceae				
Betula pendula Roth	–	1.19	10.53	1.66
Сем. Compositae				
Tanacetum vulgare L.	3.7	0.59	–	1.24
Сем. Elaeagnaceae				
Hippoophaë rhamnoides L.	–	–	10.53	0.83
Сем. Fagaceae				
Quercus robur L.	–	–	5.26	0.42
Сем. Gramineae				
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	18.52	0.59	–	4.56
Dactylis glomerata L.	–	1.79	–	1.24
Сем. Onagraceae				
Epilobium sp.	–	–	5.26	0.42
Сем. Polygonaceae				
Rumex confertus Willd.	16.67	2.38	–	5.39
Сем. Ranunculaceae				
Ranunculus acris L.	1.85	–	–	0.42
Сем. Rhamnaceae				
Frangula alnus Mill.	–	2.98	–	2.07
Сем. Rosaceae				
Amelanchier spicata (Lam.) C. Koch	1.85	–	–	0.42
Malus domestica Borkh.	7.41	5.37	15.79	6.64
Rosa majalis Herrm.	1.85	–	5.26	0.83
Rubus idaeus L.	1.85	–	–	0.42

Таблица 2 (*продолжение*)

Вид растения	Встречаемость, %			
	1 (N = 54)	**2** (N = 168)	**3** (N = 19)	**4** (N = 241)
Сем. Rubiaceae				
Galium mollugo L.	–	0.59	–	0.42
Сем. Salicaceae				
Populus alba L.	–	0.59	–	0.42
Salix cinerea L.	9.26	3.57	5.26	4.98
Сем. Sapindaceae				
Acer negundo L.	1.85	1.19	–	1.24
Не определены	35.19	–	–	7.88

Примечание. **1** – первое поселение, **2** – второе поселение, **3** – одиночные гнезда, **4** – всего.

индивидуальное кольцо-метку, переселилась на следующий день в соседнее гнездо, расположенное в 8 м. Агрессивных взаимодействий между самками не было отмечено, и в дальнейшем они обитали в гнезде совместно.

Сравнительный анализ пространственно-временны́х характеристик гнезд выявил статистически значимые различия в высоте прикрепления гнезда между поселениями. Так, самки-основательницы в первом поселении, расположенном в более увлажненном биотопе, прикрепляли гнезда выше, чем во втором поселении и в одиночных гнездах (рис. 14).

Выход первых рабочих отмечен в первой декаде июня, в среднем 10 июня ± 3 дня (N гнезд = 39). Самцы в отдельных гнездах были отмечены 15 июня, массовый выход самцов, в среднем, 9 июля ± 6 дней. Будущие основательницы появлялись после выхода самцов, в последней декаде июля. Они отмечены лишь для части гнезд второго поселения и для одиночных гнезд, поскольку все семьи первого поселения погибли из-за выпаса стада коров.

Различий между поселениями по срокам выхода рабочих, самцов и будущих основательниц в 2019 г. обнаружено не было.

Паразиты клещ *Sphexicozela connivens* и осиный веерокрыл *Xenos vesparum* на осмотренных имаго (N = 671) не найдены. В гнездах также не были найдены крышечки паразитоида *E. schmitti*.

В 10.81 % (24 из 222) гнезд обнаружены следы пребывания паразитоида *Latibulus argiolus*.

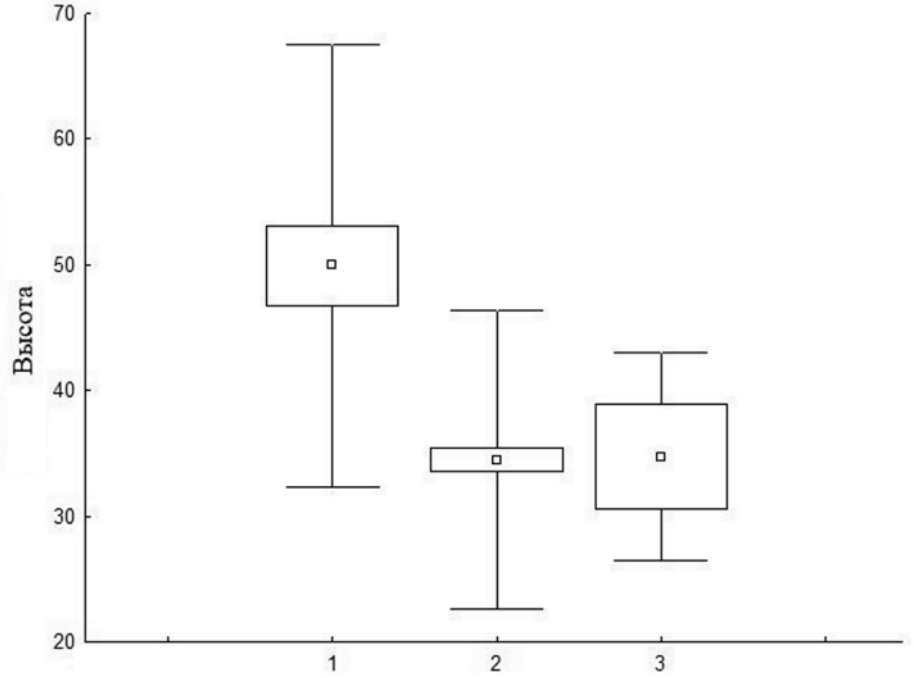

Рис. 14. Первоначальная высота расположения гнезд (см) *Polistes albellus* Giordani Soika в Центральной Мещере.

1 – первое локальное поселение, 2 – второе локальное поселение, 3 – одиночные гнезда.

Результаты общего теста Краскела–Уоллиса (H = 27.9; $p < 0.001$) и попарное сравнение по критерию Данна (1 и 2: Q = 27.7; $p < 0.001$; 1 и 3: Q = 4.3; $p < 0.05$; 2 и 3: Q = 0.02; $p > 0.05$ соответственно).

В трех гнездах (из 54; 5.36 %) первого поселения обнаружена лишь 1-я генерация паразитоида. Во втором поселении доля семей, зараженных 1-й генерацией паразитоида, составила 3.57 % (6 из 168 первичных гнезд, заложенных основательницами); зараженных 2-й генерацией – 41.4 % (12 из 29 выживших). Две семьи были заражены обеими генерациями *L. argiolus*. Наблюдалось заражение расплода вторичного (перезаложенного рабочими после разрушения первичного) гнезда небольших размеров (38 ячей).

Среди 8 одиночных выживших гнезд было обнаружено одно со следами пребывания 1-й генерации *L. argiolus*, а в 3 гнездах – его 2-й генерации.

В каждом из поселений зараженные и не зараженные *L. argiolus* семьи были сходны по размерам.

Образование локальных поселений самками-основательницами *Polistes albellus* разных морфотипов в Центральной Мещере

Фенотипические различия между самками-основательницами двух поселений были выявлены в частотах вариантов рисунка 3-го и 5-го стернитов метасомы: $\chi^2 = 15.85$, $p < 0.001$ и $\chi^2 = 13.52$, $p < 0.01$ соответственно (табл. 3, 4). В обоих поселениях наблюда-

Таблица 3. Встречаемость вариантов рисунка у самок-основательниц, рабочих и будущих основательниц *Polistes albellus* Giordani Soika в локальных поселениях Центральной Мещеры, %

Часть тела	Вариант рисунка	**1** (N = 36)	**2** (N = 74)	**3** (N = 40)	**4** (N = 248)	**5** (N = 14)	**6** (N = 106)	**7** (N = 48)
Мезоскутум	Ms 3.5	80.56	72.97	70	68.14	78.57	80.19	89.58
	Ms 4.5	19.44	27.03	30	31.86	21.43	19.81	10.42
2-й тергит	2T9	66.67	36.49	55	33.47	0	24.53	14.58
	2T10	19.44	36.49	35	36.69	71.43	38.68	31.25
	2T11	13.89	27.02	10	29.84	28.57	36.79	54.17
3-й стернит	3S1	2.78	1.35	5	0	0	0	0
	3S2	38.89	27.03	2.5	25	0	8.49	12.5
	3S3	58.33	71.62	92.5	75	100	91.51	87.5
4-й стернит	4S1	2.78	1.35	0	0	0	0	0
	4S2	16.67	0	2.5	0.81	0	0.94	2.08
	4S3	80.55	98.65	97.5	99.19	100	99.06	97.92
5-й стернит	5S2	5.56	0	2.5	0	0	0	0
	5S3	66.66	8.11	27.5	6.45	0	1.89	14.58
	5S4	27.78	91.89	70	93.55	100	98.11	85.42

Примечание. **1** – самки-основательницы первого поселения, **2** – рабочие первого поселения, **3** – самки-основательницы второго поселения, **4** – рабочие второго поселения, **5** – будущие самки-основательницы второго поселения, **6** – рабочие из одиночных гнезд, **7** – будущие самки-основательницы из одиночных гнезд. N – число самок.

Таблица 4. Различия во встречаемости разных вариантов рисунка у самок-основательниц и рабочих *Polistes albellus* Giordani Soika в поселениях Центральной Мещеры по критерию χ^2

Вариант рисунка	**1** и **2**	**3** и **4**	**1** и **3**	**2** и **4**
Ms	0.75	0.06	1.13	0.62
2T	8.87	**9.41****	2.33	0.31
3S	2.01	**21.73*****	**15.85*****	3.53
4S	**13.46****	–	5.84	3.95
5S	**48.60*****	**24.59*****	**13.52****	–

Примечание. **1** – самки-основательницы первого поселения, **2** – рабочие первого поселения, **3** – самки-основательницы второго поселения, **4** – рабочие второго поселения. ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

лось заметное преобладание самок с фенотипом Ms3.5–1T9 (58.34 % и 35 % соответственно).

Вместе с тем, в каждом поселении обнаружен неслучайный выбор мест и сроков начала гнездования самками-основательницами разных морфотипов. Размеры гнезд и семей в день проведения измерений в среднем составили: в первом поселении по числу ячей (здесь и далее приводятся Me [25; 75] [min; max]) – 56 [49; 61] [26; 72], по числу куколок – 6 [4; 8] [0; 17], по числу личинок IV возраста – 2 [1; 3] [0; 5], по числу личинок V возраста – 2 [0; 3] [0; 7]; во втором поселении по числу ячей – 47 [28; 58] [4; 93], по числу куколок – 0 [0; 9] [0; 14], по числу личинок IV возраста – 0 [0; 2] [0; 6], по числу личинок V возраста – 0 [0; 0] [0; 5].

Так, для самок-основательниц первого поселения было показано, что чем светлее был 5-й стернит, тем больше ячей имели их гнезда: $r_s = -0.39$, $p < 0.05$.

Кроме того, чем более меланизированным был 4-й стернит самок, тем выше они прикрепляли свои гнезда: $r_s = 0.42$; $p < 0.05$. Во втором поселении выявлена связь между степенью меланизации 3-го стернита и скученностью гнезд ($r_s = -0.41$; $p < 0.05$): чем светлее был окрашен стернит самки-основательницы, тем более они были склонны гнездиться скоплениями.

Связи между степенью меланизации покровов основательниц и зараженностью расплода *Latibulus argiolus* не найдено ни в одном из локальных поселений.

Предпочтений в выборе растений и ориентации сота самками разных морфотипов обнаружено не было.

Сезонная динамика фенооблика *Polistes albellus* в Центральной Мещере

Основательницы и рабочие обоих поселений имели единственные, одинаковые для всех самок варианты рисунка жвал (M1), клипеуса (C5), 1-го тергита (1T6) и 6-го стернита (6S2), но различались встречаемостью вариантов рисунка мезоскутума, 2-го тергита и 3–5-го стернитов метасомы (табл. 3).

В первом поселении частота встречаемости вариантов рисунка 2T у основательниц и рабочих была близкой. У обеих каст наиболее часто отмечались самые светлые варианты рисунка. Кроме того, эти касты оказались сходными по частотам встречаемости вариантов рисунка 3S, который у большинства самок был сильно пигментирован.

Во втором поселении по частоте встречаемости вариантов рисунка мезоскутума основательницы были сходны с рабочими (у обеих каст преобладал вариант с просветами вдоль промезонотального шва – Ms3.5). Кроме того, сходство отмечено для 4-го стернита, который чаще всего имел темные варианты рисунка.

Основательницы и рабочие 1-го поселения статистически значимо различались по частоте встречаемости вариантов рисунка 4-го и 5-го стернитов метасомы (табл. 4): у основательниц, в отличие от рабочих, был отмечен вариант 4S с выраженными просветами (4S2), при этом по частоте встречаемости в обеих группах преобладал самый темный вариант (4S3); 5-й стернит основательниц чаще всего имел просветы, в то время как у подавляющего большинства рабочих он был полностью пигментирован. Помимо этого, у рабочих не было отмечено самого светлого варианта рисунка 5S2. Мезоскутум обеих рассматриваемых групп самок чаще всего имел самый светлый ва-

риант Ms3.5, однако у рабочих его доля оказалась заметно ниже, чем у основательниц. В целом по всем рассматриваемым признакам рабочие отличались от основательниц преобладанием более меланизированных форм.

Основательницы второго поселения статистически значимо отличались от рабочих по частоте встречаемости вариантов рисунка 2T, 3S и 5S (см. табл. 4). У основательниц преобладал самый светлый вариант 2-го тергита с крупными пятнами (2T9), а у рабочих – более темный с небольшими просветами (2T10). Во втором поселении только у рабочих встречался самый светлый вариант рисунка 3S со сплошной перевязью (3S1). Кроме того, у основательниц чаще, чем у рабочих, отмечались варианты рисунка 5-го стернита с просветами. У рабочих совсем не встречались самые светлые варианты рисунков 4S и 5S (4S1, 5S2).

Обнаружены различия между двумя скоплениями гнезд в Центральной Мещере по частотам встречаемости вариантов меланинового рисунка у самок-основательниц и рабочих *P. albellus* (см. табл. 3, рис. 15, *1–4*). У самок-основательниц из разных скоплений были сходны встречаемость вариантов рисунка 2-го тергита, мезоскутума и 4-го стернита, но существенно различались они по частоте 3-го и 5-го стернитов. У основательниц второго поселения чаще встречались более меланизированные варианты рисунков на этих частях тела. Соотношение вариантов различных рисунков на всех частях тела у рабочих обоих поселений было сходным (см. табл. 4).

В целом выборки рабочих и будущих основательниц из разных поселений и одиночных гнезд похожи, а выборки основательниц фенотипически отличались как от них, так и одна от другой.

Обращает на себя внимание тот факт, что практически по всем признакам выборки рабочих выстраиваются в последовательности W1–W2–W3 вдоль одной из осей (рис. 15, 16). Иногда в той же последовательности выстраиваются и выборки самок-основательниц. Эта последовательность смены фенооблика отражает градиент изменений в местах гнездования от более влажных к более сухим местообитаниям.

Для анализа сочетаний вариантов рисунков были выбраны части тела самок, для которых была характерна наибольшая изменчивость (мезоскутум и 2-й тергит метасомы) (табл. 5).

Таблица 5. Встречаемость разных фенотипов *Polistes albellus* Giordani Soika в поселениях Центральной Мещеры, %

Фенотип	**1** (*N* = 36)	**2** (*N* = 74)	**3** (*N* = 40)	**4** (*N* = 248)
Ms3.5–2T9	58.34	31.08	35	27.02
Ms3.5–2T10	11.11	25.67	27.5	27.82
Ms3.5–2T11	11.11	16.22	7.5	13.31
Ms4.5–2T9	8.33	5.41	20	6.45
Ms4.5–2T10	8.33	10.81	7.5	8.87
Ms4.5–2T11	2.78	10.81	2.5	16.53
Всего	100	100	100	100

Примечание. **1** – самки-основательницы первого поселения, **2** – рабочие первого поселения, **3** – самки-основательницы второго поселения, **4** – рабочие второго поселения. *N* – число самок.

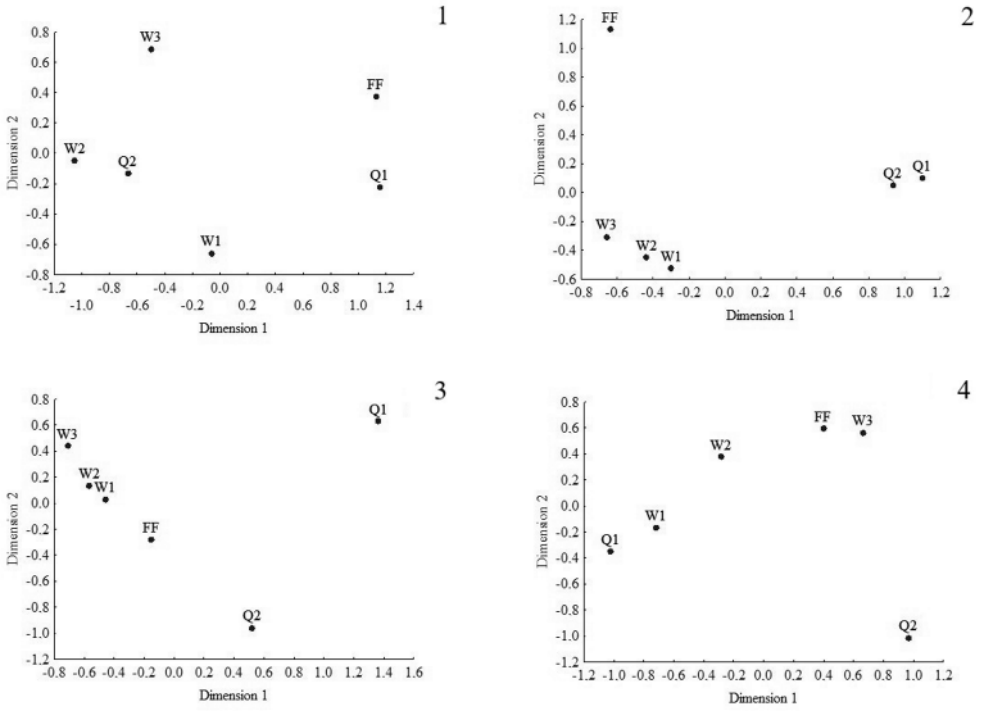

Рис. 15. Фенотипические дистанции по мезоскутуму (*1*), 2-му тергиту (*2*), 5-му стерниту метасомы (*3*) и 3-му стерниту метасомы (*4*) между основательницами 1-го поселения – Q1, рабочими 1-го поселения – W1, основательницами 2-го поселения – Q2, рабочими 2-го поселения – W2, рабочими из одиночных гнезд – W3 и будущими самками-основательницами – FF, взятыми в общей совокупности.

Dimension 1 – измерение 1, Dimension 2 – измерение 2.

У основательниц обоих поселений наиболее часто отмечались светлые варианты рисунков Ms3.5–2T9 и Ms3.5–2T10. Различие между поселениями заключалось в том, что у основательниц 2-го поселения часто встречался и более темный вариант Ms4.5–2T9.

У рабочих обоих поселений наиболее часто встречались варианты рисунка Ms3.5–2T9, Ms3.5–2T10, Ms3.5–2T11. Однако только в 1-м поселении также были отмечены особи Ms4.5–2T10.

Отметим, что в мещерских выборках были представлены все фенотипы, которые были нами описаны по фотографиям из других, значительно удаленных частей ареала вида (см. табл. 1). Так, рабочие и будущие основательницы *P. albellus* из Швейцарии имели фенотип Ms3.5–2T9 ($N = 8$). Из Башкирии описаны 3 самки с сочетаниями вариантов Ms3.5–2T9 (2 случая) и Ms3.5–2T10. Самка из Оренбургской обл. имела фенотип Ms3.5–2T10. В Забайкальском крае было отмечено сочетание Ms4.5–2T11 (Осы России. [Интернет-ресурс]), в Казахстане – Ms3.5–2T11.

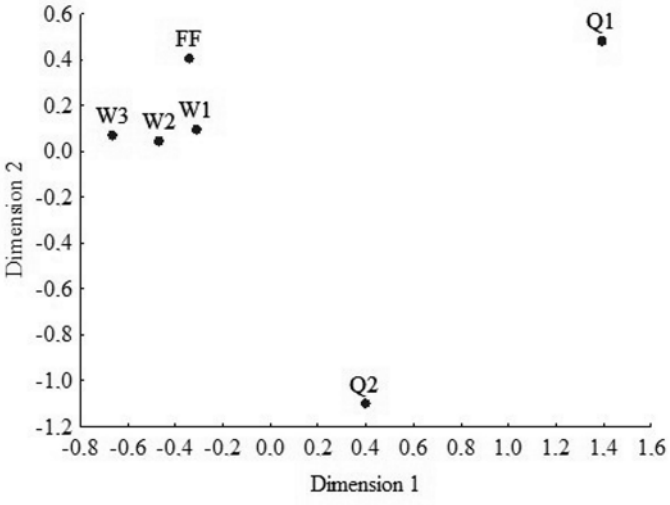

Рис. 16. Суммарные фенотипические дистанции между основательницами 1-го поселения – Q1, рабочими 1-го поселения – W1, основательницами 2-го поселения – Q2, рабочими 2-го поселения – W2, рабочими одиночных гнезд – W3, будущими самками-основательницами – FF.

Dimension 1 – измерение 1, Dimension 2 – измерение 2.

ОБСУЖДЕНИЕ

Меланиновый рисунок насекомых изучается уже более 100 лет, преимущественно на примере жесткокрылых. Вначале число известных аберраций было сравнительно невелико и им даже присваивались латинские названия, не имеющие, впрочем, таксономического статуса (см., напр., Плавильщиков, 1936; Захаров, 1997, и др.). Однако по мере накопления материала число вариантов рисунка для отдельных видов перевалило за сотни и использование их в прежнем виде стало невозможным. Важный шаг сделал Н. Н. Филиппов (1961), показавший, что многие аберрации выстраиваются в ряды форм, связанных определенными преобразованиями. Дальнейшее изучение показало, что рисунок насекомых состоит из определенных элементов, появление или исчезновение которых связаны с уровнем пигментации (количеством пигмента в кутикуле насекомого), и подчиняется видоспецифичным закономерностям (Креславский, 1975, 1977; Васильев, 1988, 2005, и др.).

Проведенный нами анализ показывает, что изменчивость меланинового рисунка у *P. dominula*, *P. nimpha* и *P. albellus* сходна (рис. 7–13; Русина и др., 2006, 2007в), но у *P. nimpha* она обнаружена на бóльшем числе сегментов, однако у *P. albellus* спектр вариантов в некоторых случаях оказывается шире, например, на мезоскутуме (см. рис. 8), а также на мезоплеврах и тазиках самцов (см. рис. 11, 12).

Polistes albellus, в отличие от *P. nimpha* и *P. dominula*, гнездится открыто на растениях; перезимовавшие самки основывают семью гаплометротично. У видов, заселяющих помимо растений разного рода укрытия естественного и антропогенного происхождения, самки-основательницы *P. nimpha* с более светлыми вариантами рисунка 1-го тергита метасомы предпочитают гнездиться в укрытиях, а с более темными – на растениях, тогда как у *P. dominula* – наоборот (Русина, 2014). Данная закономерность

у *P. nimpha* прослеживается на значительной части ареала от Крыма до Зауралья (Русина и др., 2008).

В ходе полевых исследований локальных поселений *P. albellus* в Центральной Мещере установлено, что особенности меланинового рисунка отражают разные компоненты изменчивости ос-полистов. (см. табл. 4). Выборки рабочих и будущих самок-основательниц фенотипически сходны. Кроме того, проведенный анализ фенотипических дистанций и результаты многомерного шкалирования показали, что взаиморасположение выборок хорошо соответствует градиенту увлажнения микроместообитаний. Выборки ос с влажного злаково-разнотравного луга (первое поселение) имеют наиболее темную окраску, а осы из более сухих местообитаний (одиночные гнезда) – наиболее светлую. Осы из поселения на залежи, зарастающей сосновым подростом (как известно, сосна предпочитает сухие, хорошо дренируемые почвы), занимают промежуточное положение. Можно предположить, что на рабочих ос и будущих основательниц, развивающихся в разных условиях, фактор увлажнения может действовать как непосредственно, так и опосредованно через различающиеся спектры их питания на личиночных стадиях.

Фенотипические различия между самками-основательницами из разных местообитаний уже были отмечены для других видов полистов. В частности, исследования *P. nimpha* в разных отделениях Луганского природного заповедника (ЛПЗ) показывают, что различия между выборками проявляются в частотах вариантов рисунка 1-го тергита метасомы (Русина и др., 2007а). Кроме того, по данному признаку были выявлены различия между основательницами *P. nimpha*, гнездящимися в разных растительных сообществах Стрельцовского отделения ЛПЗ. Межгодовые различия между основательницами *P. nimpha* из ЛПЗ и *P. dominula* из Черноморского биосферного заповедника (ЧБЗ) выражены в частоте вариантов рисунка мезоскутума (Русина и др., 2007а; Русина, Орлова, 2009).

Остается не выясненным, какие факторы влияют на изменчивость меланинового рисунка рабочих, самцов и будущих основательниц *P. albellus*. Можно предположить, что, как и у *P. dominula*, размеры тела и характер меланинового рисунка особи зависят от особенностей ее питания на личиночной стадии, обусловленных морфо-физиологическими чертами самки-основательницы, размерами и историей семьи (Русина, Орлова, 2010; Фирман, Русина, 2013).

Так, чем темнее был рисунок клипеуса у самок-основательниц *P. dominula* из ЧБЗ, тем темнее оказывался клипеус у будущих основательниц и тем светлее у них были мезоскутум и 1-й тергит метасомы. Кроме того, чем больше были семьи, тем были темнее клипеус и светлее мезоскутум и 1-й тергит метасомы у будущих основательниц. Семьи *P. dominula* существенно различаются не только по числу рабочих, приходящихся на одну личинку IV и V возрастов, но также и по их фуражировочной активности. В успешных семьях с активными самками-основательницами эти показатели выше по сравнению с иными категориями семей: сиротскими, зараженными 1-й генерацией паразитоидов или узурпированными (агрессивно захваченными чужими самками) (Русина, 2009).

Экспериментальные исследования *P. dominula* показали, что изменение рациона питания личинок V возраста сказывалось в пределах одной семьи на меланизации 1-го тергита метасомы, а в пределах поселения – на частотах встречаемости вариантов ри-

сунка мезоскутума (Русина, Орлова, 2010). Недостаточное питание личинок IV и V возрастов в эксперименте (вследствие снижения в два раза числа фуражиров и кормилиц) усиливало меланизацию 1-го тергита метасомы, а клипеус будущих основательниц оказывался при этом почти непигментированным. Существенная нехватка корма вела к измельчанию самок и к усилению пигментации мезоскутума.

В нашем исследовании была установлена зараженность некоторых семей *P. albellus* паразитоидом *Latibulus argiolus*. Зараженные и незараженные семьи были сходны по размерам; гнезд, в которых *L. argiolus* 1-й генерации заражал расплод до выхода рабочих, не обнаружено. Вместе с тем, на территории ЛПЗ в отдельные годы доля семей *P. nimpha*, зараженных1-й генерацией *L. argiolus*, достигала почти 30 % (Русина, 2009). Самки паразитоида выбирали для заражения более крупные семьи до выхода рабочих, которые были основаны самками с более темными вариантами рисунка. В семьях *P. albellus* паразитоид *Elasmus schmitti* не найден, но он заражает куколок в семьях *P. nimpha*, гнездящегося в Центральной Мещере не только в укрытиях (Косякова и др., 2020), но также и на растениях (второе поселение, 2020 г.).

На самках и самцах *P. albellus* из Мещеры паразиты клещ *Sphexicozela connivens* и осиный веерокрыл *Xenos vesparum* не были обнаружены, но в Швейцарии отмечены случаи заражения изучаемого вида полистов *X. vesparum* (личная коллекция Р. П. Ноймейера).

Клещ *S. connivens* найден на самках и самцах *P. nimpha*, гнездящегося на растениях неподалеку от *P. albellus* в тех же самых поселениях, а *X. vesparum* был отмечен на самках *P. dominula*, гнездящихся в укрытиях в Рязани.

Показано, что зараженность паразитами также оказывает влияние на фенотипическую изменчивость самцов и будущих основательниц (Русина, Орлова, 2011). Так, слабое и умеренное заражение личинок и куколок *P. nimpha* клещом *S. connivens* приводило к изменению частот встречаемости вариантов рисунка 4-го стернита, но не сказывалось на размерах развивающихся из них будущих основательниц. При сильном заражении личинок (более 5 клещей на особь) наблюдалось измельчание отродившихся имаго и увеличение среди них доли особей со слабо меланизированным вариантом рисунка 4-го стернита метасомы (Русина, Орлова, 2011).

В целом процесс меланизации и формирования структуры рисунка *P. albellus* остается во многом не исследованным, поэтому приходиться ограничиваться приведенной в статье схемой, видоизменяя и совершенствуя ее по мере накопления данных по онтогенезу рисунка, с одной стороны, и фенооблику популяций в разных частях ареала вида, с другой.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны А. П. Моргачеву, Е. А. Моргачевой, А. С. Лукиной, С. А. Лукину, Д. А. Дробот, Д. А. Бовсуновскому за помощь в сборе материала, В. А. Валуеву, А. В. Крутилину, К. Доблер Гросс (C. Dobler Gross) за разрешение использовать их фотоматериалы. Мы глубоко благодарны также С. А. Белокобыльскому, С. Я. Резнику, А. В. Лопатину, А. В. Фатерыге и Б. А. Коротяеву за критические замечания, высказанные при обсуждении рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анненская Г. Н., Мамай И. И., Цесельчук Ю. Н. 1983. Ландшафты Рязанской Мещеры и возможности их освоения. М.: Издательство Московского университета, 183 с.

Васильев А. Г. 1988. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции. В кн.: А. В. Яблоков (ред.). Фенетика природных популяций. М.: Наука, с. 158–169.

Васильев А. Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 640 с.

Вейр Б. 1995. Анализ генетических данных. М.: Мир, 400 с.

Гланц С. 1999. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 459 с.

Животовский Л. А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука, 271 с.

Захаров В. М. 1997. Асимметрия животных. М.: Наука, 216 с.

Косякова А. Ю., Лукина А. С., Русина Л. Ю. 2020. Функциональная реакция паразитоидов в локальных поселениях социальной осы *Polistes nimpha* (Christ, 1791) на территории национального парка «Мещерский». В кн.: Р. Т. Багиров и др. (ред.). Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных: сборник статей V Международной конференции, 26–28 октября 2020 г., г. Томск, Россия. Томск: Издательство Томского государственного университета, с. 84–87.

Креславский А. Г. 1975. Наследственный полиморфизм, наследственный мономорфизм и их роль в эволюции окраски у листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae). Журнал общей биологии **36** (6): 878–886.

Креславский А. Г. 1977. Некоторые закономерности изменчивости и эволюции рисунков на надкрыльях у жуков-листоедов. Зоологический журнал **56** (7): 1043–1056.

Новоженов Ю. И. 1989. Хронографическая изменчивость популяций. Журнал общей биологии **33** (2): 171–183.

Осы России. [Интернет-ресурс]. TimK 2011–2018. [URL: http://antvid.org/Vespa/index%20vespa.html] (дата обращения: 11.05.2020).

Плавильщиков Н. Н. 1936. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. XXI. Жуки-дровосеки. Ч. 1. М.; Л.: Издательство АН СССР, 612 с.

Русина Л. Ю. 2009. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae). Труды Русского энтомологического общества **79**: 1–217.

Русина Л. Ю. 2014. Структурно-функциональная организация популяций ос-полистин (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae). Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН, 497 с.

Русина Л. Ю., Богуцкий М. П., Гилев А. В., Орлова Е. С. 2007а. Фенотипическая структура поселений осы *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) в Луганском природном заповеднике. Известия Харьковского энтомологического общества **15** (1–2): 121–130.

Русина Л. Ю., Гилев А. В. Скороход О. В., Филимонова Н. Б., Фирман Л. А. 2007б. Связь окраски осы *Polistes dominulus* с пространственно-этологической структурой ее популяции в Нижнем Приднепровье. Успехи современной биологии **127** (2): 157–165.

Русина Л. Ю., Гилев А. В., Фирман Л. А., Глотов С. В., Говорун А. В., Пеканова И. А., Русин И. Ю., Черствый С. А., Фатерыга А. В. 2008. Изменчивость окраски осы *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) в Украине и южном Зауралье России. Природничий альманах. Біологічні науки **10**: 158–173.

Русина Л. Ю., Лопатин А. В. 2009. Связь фенотипической изменчивости самок-основательниц *Polistes nimphus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae) со способом основания семьи. В кн.: М. М. Марченко (ред.). Науковий вісник Чернівецького університету: Збірник наукових праць. Вип. 455: Біологія. Чернівці: «Рута», с. 120–125.

Русина Л. Ю., Орлова Е. С. 2009. Динамика фенооблика популяции *Polistes dominulus* в Черноморском биосферном заповеднике. Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія **17** (1): 205–211. doi: 10.15421/010931

Русина Л. Ю., Орлова Е. С. 2010. Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц осы *Polistes dominula* с режимом их питания в личиночном состоянии. Труды Русского энтомологического общества **81** (2): 165–171.

Русина Л. Ю., Орлова К. С. 2011. Связь фенотипической изменчивости будущих основательниц *Polistes nimpha* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) с характером их зараженности в личиночном состоянии клещом *Sphexicozela connivens* (Acari, Astigmata, Winterschmidtiidae). Энтомологическое обозрение **90** (2): 34–40. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=16495806

Русина Л. Ю., Орлова Е. С., Богуцкий М. П. 2009. Агрессивность самок-основательниц *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae), гнездящихся в Черноморском биосферном заповеднике. Научные ведомости

Белгородского государственного университета. Серия естественные науки **3** (58): 68–74. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15182991

Русина Л. Ю., Русин И. Ю., Старр Х. К., Фатерыга А. В., Фирман Л. А. 2007в. Способы основания семьи самками различных морфотипов у бумажных ос-полистов (Hymenoptera, Vespidae, *Polistes*). Энтомологическое обозрение **86** (4): 750–772.

Русина Л. Ю., Скороход О. В., Гилев А. В. 2004а. Дискретные вариации окраски осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) в Черноморском биосферном заповеднике. Труды Русского энтомологического общества **75** (1): 270–277. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9201454

Русина Л. Ю., Фирман Л. А., Скороход О. В., Гилев А. В. 2004б. Изменчивость окраски и основные направления развития рисунка ос рода *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae) в Нижнем Приднепровье. Сообщение 1. *Polistes dominulus* (Christ). Известия Харьковского энтомологического общества **12** (1–2): 195–207.

Русина Л. Ю., Фирман Л. А., Скороход О. В., Гилев А. В. 2006. Изменчивость окраски и основные направления развития рисунка ос рода *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae) в Нижнем Приднепровье. Сообщение 3. *Polistes nimphus* (Christ). Известия Харьковского энтомологического общества **14** (1–2): 110–115.

Сергиевский С. О. 1985. Полифункциональность и пластичность генетического полиморфизма (на примере популяционного меланизма двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (L.). Журнал общей биологии **46** (4): 491–502.

Сергиевский С. О. 1987. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций. Труды Зоологического института АН СССР **160**: 41–58.

Филиппов Н. Н. 1961. Закономерности аберративной изменчивости рисунка надкрылий жесткокрылых. Зоологический журнал **40** (3): 372–385.

Фирман Л. А., Русина Л. Ю. 2009. Структура скрещиваний в популяции *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae). Энтомологическое обозрение **88** (2): 292–306. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=12862330

Фирман Л. А., Русина Л. Ю. 2013. Продолжительность онтогенеза самцов в семьях осы *Polistes dominula* (Christ) (Hymenoptera, Vespidae: Polistinae) на юге Украины. Энтомологическое обозрение **92** (3): 486–492. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20205532

Яблоков А. В. 1976. Популяционная морфология как новое направление эволюционно-морфологических и популяционных исследований. Журнал общей биологии **38** (5): 649–659.

Яблоков А. В., Ларина Н. И. 1985. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высшая школа, 159 с.

Cavalli-Sforza L. L., Edvards A. W. F.1967. Phylogenetic analysis models and estimation procedures. American Journal of Human Genetics **19** (3): 233–257.

Gumovsky A., Rusina L., Firman L. 2007. Bionomics, morphological and molecular characterisation of *Elasmus schmitti* and *Baryscapus elasmi* (Hymenoptera: Chalcidoidea, Eulophidae), parasitoids associated with a paper wasp, *Polistes dominulus* (Vespoidea, Vespidae). Entomological Science **10** (1): 21–34. https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2006.00195.x

Makino S. 1983. Biology of *Latibulus argiolus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp *Polistes biglumis* (Hymenoptera: Vespidae). Kontyû **51** (3): 426–434.

Neumeyer R., Baur H., Guex G.-D., Praz C. 2014. A new species of the paper wasp genus *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in Europe revealed by morphometrics and molecular analyses. ZooKeys **400**: 67–118. https://doi.org/10.3897/zookeys.400.6611

Neumeyer R., Gereys B., Castro L. 2015. New data on the distribution of *Polistes bischoffi* Weyrauch, 1937 and *Polistes helveticus* Neumeyer, 2014, a synonym of *Polistes albellus* Giordani Soika, 1976 N. STAT. (Hymenoptera: Vespidae). Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S. E. A.) **57**: 205–216. doi: 10.5281/zenodo.47902

Reeve H. K. 1991. *Polistes*. In: K. G. Ross, R. W. Matthews (eds). The Social Biology of Wasps. New York: Cornell University Press, p. 99–148.

Röseler P.-F. 1991. Reproductive competition during colony establishment. In: K. G. Ross, R. W. Matthews (eds). The Social Biology of Wasps. New York: Cornell University Press, p. 309–335.

Rusina L. Y., Gilyov A. V., Firman L. A., Pekanova I. A., Orlova E. S. 2011. Dynamic stability of phenotypic variability in *Polistes* wasps (Hymenoptera: Vespidae). Russian Entomological Journal **20** (3): 321–326.

Tibbets E. A. 2002. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus.* Proceedings of the Royal Society **269** (1499): 1423–1428. doi: 10.1098/rspb.2002.2031

Tibbets E. A., Dale J. 2004. A socially enforced signal of quality in a paper wasp *Polistes dominulus.* Nature **432** (7014): 218–222. doi: 10.1038/nature02949

PHENOTYPIC VARIABILITY OF *POLISTES ALBELLUS* GIORDANI SOIKA, 1976 (HYMENOPTERA: VESPIDAE)

A. Yu. Kosyakova, A. V. Gilev, R. P. Neumeyer, L. Yu. Rusina

Key words: social wasps, Vespidae, *Polistes albellus*, phenotypic variability, melanin patterns.

SUMMARY

This study is dealing with the coloration and melanin patterns of the social wasp *Polistes albellus* Giordani Soika, 1976 (Hymenoptera: Vespidae), which is distributed from Western Europe (France) to the Pacific coast of Russia (Primorskiy Territory) and to Mongolia and China. The total number of adult wasps examined was 590 females and 101 males. Phenotypic variability in females of *P. albellus* is expressed on the mesoscutum, the first and second tergite, and the sternites 4 to 6 of the metasoma. In males, however, the variability is additionally expressed on the clypeus and the coxae.

Analyses of the relationship between coloration elements on the one hand and spatial as well as temporal nesting features on the other hand were done in three local populations of *P. albellus* of Meshchera Lowlands (Ryazan prov., Russia). It was shown that overwintering foundresses of different morphotypes differentiated by the timing of nest initiation, nest attachment height to plant, and tendency to form clusters. Samples of queens of different settlements are phenotypically differentiated both from workers and from each other. All samples of workers and future foundresses are phenotypically similar. The mesoscutum pattern appears to be related to habitat moisture: in dry habitats, workers have a higher proportion of dark pattern variants.

The heterogeneity of environmental conditions can be a factor in increasing the variability of the melanin pattern of wasps.

УДК 595.771

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ (DIPTERA, CULICIDAE) НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ: ВИДЫ РОДА *AEDES* MEIGEN

© 2021 г. А. В. Халин, [1]* С. В. Айбулатов, [1] И. В. Филоненко [2]*****

[1] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: hallisimo@yandex.ru, **e-mail: s.v.aibulatov@gmail.com
[2] Вологодский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии
ул. Левичева, 5, Вологда, 160012 Россия
***e-mail: igor_filonenko@mail.ru

Поступила в редакцию 08.11.2021 г.
После доработки 13.11.2021 г.
Принята к публикации 13.11.2021 г.

Распространение 31 вида кровососущих комаров рода *Aedes* (Diptera: Culicidae) на территории Северо-Западного региона России соотнесено со значениями суммы активных температур выше 0 °C в местах находок видов. Показано, что данный показатель с рядом ограничений может быть использован для прогнозирования северных границ ареалов комаров сем. Culicidae. По положению северной границы ареала виды кровососущих комаров фауны Северо-Запада отнесены к 9 условным группам.

Ключевые слова: кровососущие комары, распространение, ареалы, Северо-Запад России, сумма активных температур выше 0 °C, Diptera, Culicidae, *Aedes*.

DOI: 10.31857/S0367144521040055

Кровососущие комары (Diptera: Culicidae) широко распространены на Земном шаре и населяют значительную часть суши (за исключением ряда заполярных регионов). Многие виды сем. Culicidae имеют большое медицинское или ветеринарное значение: самки, как правило, питаются кровью позвоночных животных, и многие виды переносят патогенные микроорганизмы. В частности, на территории Северо-Западного Федерального округа России (СЗРФ[1]) отмечена циркуляция вирусов группы Синбис,

[1] Северо-Запад России рассматривается нами в составе Северо-Западного Федерального округа РФ, т. е. Мурманской (МО), Архангельской (АО), Ленинградской (ЛО), Вологодской (ВО), Калининградской (КО), Псковской (ПО) и Новгородской областей (НО), а также республик Карелия (РК) и Коми. Ненецкий автономный округ (НАО) в статье рассматривается отдельно от остальной части АО.

в которой участвуют в качестве переносчиков *Aedes*[1] *cinereus* Meigen, 1818, *A. communis* (De Geer, 1776) и *A. excrucians* (Walker, 1856) (Hubálek, 2008). Знание точных границ ареалов переносчиков важно для исследования связей кровососущих комаров с возбудителями.

В этой статье представлены новые результаты изучения кровососущих комаров фауны СЗРФ (Халин, Айбулатов, 2019; Khalin, Aibulatov, 2021; Айбулатов и др., 2021). Ранее мы проанализировали находки 16 видов кровососущих комаров родов *Anopheles* Meigen, 1818, *Coquillettidia* Dyar, 1905, *Culex* Linnaeus, 1758 и *Culiseta* Felt, 1904 на территории СЗРФ совместно со значениями суммы активных температур (САТ) выше 0 °C[2] в местах находок каждого вида (Халин и др., 2021). На основе данных, полученных нами ранее [определения сборов С. В. Айбулатова и А. В. Халина, а также результатов ревизии фондовых коллекций ЗИН и анализа литературных источников по отдельным регионам СЗРФ (Халин, Айбулатов, 2019)] охарактеризовано распространение в СЗРФ 31 вида (табл. 1)

Алгоритм работы в геоинформационной системе (ГИС) детально описан нами ранее (Халин и др., 2021): мы внесли координаты точек сбора каждого вида в файл формата «*.shp», после чего проанализировали их при помощи программы ArcGIS10. Расположение находок видов сем. Culicidae сопоставлялось с показателем САТ, рассчитанным на участок площадью 100 кв. км. Данный параметр характеризует температурный режим территории, доступен на интернет-ресурсе: Афонин и др. (2008) и на картах обозначен цветами от зеленого до красного (рис. 1, см. легенду к карте). Для вычисления САТ в точках сбора из Финляндии, Швеции и Норвегии использовались значения среднесуточных температур из базы данных по климату Европы (Blended ECA dataset, Klein Tank et al., 2002).

В табл. 1 приведены находки видов рода *Aedes* на территориях с минимальными значениями САТ (точки сбора, их координаты и значения САТ). Все находки *Aedes rossicus*, *A. caspius* и *A. detritus* на территории СЗРФ и некоторые находки *A. sticticus* и *A. rusticus* рассматриваются нами как сомнительные, они отмечены звездочкой (*) в табл. 1 и в тексте, а также рассмотрены в «Примечаниях» к этим видам.

Ниже представлены места находок 31 вида рода *Aedes* на карте СЗРФ. Указан (при наличии) исследованный материал (сборы авторов и коллекция ЗИН), а также распространение каждого вида в СЗРФ, Норвегии, Швеции, Финляндии и Прибалтике с указанием литературных источников. Распространение видов рода *Aedes* за пределами перечисленных регионов приведено кратко по литературным данным: Гуцевич и др., 1970; Халин, Горностаева, 2008; Becker et al., 2010. Находки кровососущих комаров в Белоруссии указаны по Сусло (2019), в остальных странах зарубежной Европы[3] – по данным В. Роберта с соавт. (Robert et al., 2019).

---

[1] В статье используется классификация Вилкерсона с соавт. (Wilkerson et al., 2015), в которой род *Aedes* включает *Ochlerotatus* Lynch Arribalzaga, 1891 в ранге подрода.

[2] Сумма активных температур выше 0 °C – сумма средних суточных температур воздуха выше 0 °C за один год.

[3] Европа (включая острова), за исключением территорий Норвегии, Швеции, Финляндии и стран, входивших в состав СССР.

Таблица 1. Находки видов рода *Aedes* Mg. на Северо-Западе России на территориях с наименьшим значением суммы активных температур выше 0 °C

Вид	Субъект федерации, район	Точка сбора	Координаты	Min САТ, °C	Источник
Aedes cinereus	МО, Кировский	Кировск	67°36′43.4″ N, 33°40′5.6″ E	848.3	Шарков, 1976
То же	НАО, Заполярный	дер. Каменка	67°29′16.0″ N, 51°52′52.2″ E	1072.2	Мончадский, 1950
» »	Коми, Воркутинский	ж.-д. ст. Сивая Маска	66°40′28.5″ N, 62°34′2.9″ E	1067.0	Панюкова, Остроушко, 2017
A. geminus	ЛО, Всеволожский	дер. Юкки	60°6′55.8″ N, 30°16′38.3″ E	2110.5	Коллекция ЗИН
A. rossicus	Коми, Троицко-Печорский	пос. Якша	61°49′29.7″ N, 56°49′16.0″ E	1733.2	Панюкова, Остроушко, 2017*
A. vexans	АО	Архангельск	64°32′23.7″ N, 40°30′56.7″ E	1659.7	Шарков, 1982
То же	НАО, Заполярный	дер. Каменка	67°29′16.0″ N, 51°52′52.2″ E	1072.2	Мончадский, 1950
A. geniculatus	ПО, Себежский	дер. Аннинское	56°12′0.7″ N, 28°41′50.2″ E	2311.7	Медведев, Матов, 1999
A. annulipes	РК, Петрозаводский	Петрозаводск	61°46′55.2″ N, 34°24′15.2″ E	1859.4	Лобкова, 1964
То же	АО, Плесецкий	–	62°44′22.7″ N, 39°37′16.6″ E	1816.9	Четверикова, Егорова, 2010
» »	Коми, Сыктывдинский	с. Выльгорт	61°37′19.6″ N, 50°45′10.4″ E	1863.6	Панюкова, Остроушко, 2017
A. behningi	Коми, Троицко-Печорский	с. Усть-Илыч	62°30′58.7″ N, 56°44′34.3″ E	1669.9	Панюкова, Остроушко, 2017

Таблица 1. (*продолжение*)

Вид	Субъект федерации, район	Точка сбора	Координаты	Min CAT, °C	Источник
Aedes cantans	МО, Кандалакшский	оз. Нотозеро	66°28′23.1″ N, 32°4′32.6″ E	1534.2	Шарков, 1976
То же	АО	Архангельск	64°32″23.7″ N, 40°30′56.7″ E	1659.7	Шарков, 1980а
» »	Коми, Воркутинский	Воркута	67°29′50.7″ N, 64°3′39.9″ E	879.0	Панюкова, Остроушко, 2017
A. caspius	–	С.-Петербург	59°56′20.7″ N, 30°18′57.1″ E	2239.9	Остен-Сакен, 1858*
A. cataphylla	МО, Кольский	о. Кильдин	69°20′55.7″ N, 34°10′12.3″ E	988.9	Шингарева, 1926
То же	НАО, Заполярный	о. Матвеев	69°28′03.0″ N, 58°32′17.0″ E	577.3	Панюкова, Богомолова, 2019
» »	НАО, Заполярный	р. Кара	68°49′2.6″ N, 65°4′33.0″ E	729.8	Панюкова, Остроушко, 2017
A. communis	МО, Ловозерский	оз. Сейдозеро	67°49′10″ N, 34°51′10″ E	836.0	Natvig, 1948
То же	НАО, Баренцево море	окр. морской платформы «Приразломная»	68°50′4.4″ N, 58°8′38.4″ E	706.8	Коллекция ЗИН
» »	АО, Новая Земля	полярная станция Малые Кармакулы	72°22′27.8″ N, 52°43′6.2″ E	421.2	Коллекция ЗИН
A. cyprius	РК, Медвежьегорский	–	62°52′25.2″ N, 34°36′57.4″ E	1733.2	Лобкова, 1956
То же	АО, Плесецкий	–	62°44′22.7″ N, 39°37′16.6″ E	1816.9	Четверикова, Егорова, 2010

» »	Коми	Ухта	63°33′45.5″ N, 53°41′2.5″ E	1577.2	Панюкова, Остроушко, 2017
A. detritus	НО, Любытинский	дер. Каменка	58°51′52.1″ N, 33°41′2.4″ E	1995.9	Панюкова, Медведев, 2007*
A. diantaeus	МО, Печенгский	–	69°15′16.3″ N, 30°35′52.5″ E	1133.5	Соловей, Лиходед, 1966
То же	НАО, Заполярный	р. Хараяха	67°37′39.5″ N, 57°1′24.8″ E	987.4	Панюкова, Остроушко, 2017
» »	Коми	Воркута	67°29′50.7″ N, 64°3′39.9″ E	879.0	Панюкова, Остроушко, 2017
A. dorsalis	МО, Кандалакшский	пос. Приморский	66°33′10.0″ N, 33°6′11.0″ E	1444.8	Тамарина, Александрова, 1974
То же	АО	Архангельск	64°32′23.7″ N, 40°30′56.7″ E	1659.7	Шарков, 1982
» »	Коми, Воркутинский	пос. Хановей	67°16′56.7″ N, 63°39′9.3″ E	918.2	Панюкова, Остроушко, 2017
A. euedes	АО	Архангельск	64°32′23.7″ N, 40°30′56.7″ E	1659.7	Шарков, 1982
То же	Коми, Выктул	дер. Усть-Щугер	64°16′1.9″ N, 57°37′6.9″ E	1454.1	Панюкова, Остроушко, 2017
A. excrucians	МО, Кировский	бассейн оз. Вудъявр	67°37′50.5″ N 33°40′15.2″ E	848.3	Коллекция ЗИН
То же	НАО, Баренцево море	окр. морской платформы «Приразломная»	68°50′4.4″ N, 58°8′38.4″ E	706.8	Коллекция ЗИН
» »	Коми, Воркутинский	ж.-д. ст. Полярный Урал	67°0′44.0″ N 65°5′45.6″ E	775.5	Бельтюкова, Митрофанова, 1971

Таблица 1. (*продолжение*)

Вид	Субъект федерации, район	Точка сбора	Координаты	Min CAT, °C	Источник
Aedes flavescens	МО, Кандалакшский	пос. Приморский (ББС МГУ)	66°33′10.0″ N, 33°6′11.0″ E	1444.8	Тамарина, Александрова, 1974
То же	АО	Архангельск	64°32′23.7″ N, 40°30′56.7″ E	1659.7	Шарков, 1982
» »	Коми, Воркутинский	пос. Хановей	67°16′56.7″ N, 63°39′9.3″ E	918.2	Панюкова, Остроушко, 2017
A. hexodontus	МО, Кировский	бассейн оз. Вудъявр	67°37′50.5″ N 33°40′15.2″ E	848.3	Коллекция ЗИН
То же	АО	Архангельск	64°32′23.7″ N, 40°30′56.7″ E	1659.7	Шарков, 1982
» »	Коми, Воркутинский	ж.-д. ст. Полярный Урал	67°0′44.0″ N 65°5′45.6″ E	775.5	Бельтюкова, Митрофанова, 1971
A. impiger	МО, Кировский	бассейн оз. Вудъявр	67°37′50.5″ N 33°40′15.2″ E	848.3	Коллекция ЗИН
То же	НАО, Заполярный	о. Матвеев	69°28′03.0″ N, 58°32′17.0″ E	577.3	Панюкова, Богомолова, 2019
» »	Коми, Воркутинский	ж.-д. ст. Полярный Урал	67°0′44.0″ N 65°5′45.6″ E	775.5	Бельтюкова, Митрофанова, 1971
A. intrudens	МО, Печенгский	–	69°15′16.3″ N, 30°35′52.5″ E	1133.5	Соловей, Лиходед, 1966
То же	НАО, Заполярный	о. Матвеев	69°28′03.0″ N, 58°32′17.0″ E	577.3	Панюкова, Богомолова, 2019
» »	Коми, Воркутинский	пос. Хановей	67°16′56.7″ N, 63°39′9.3″ E	918.2	Панюкова, Остроушко, 2017
A. leucomelas	МО	Мурманск	68°58′14.5″ N, 33°4′29.9″ E	1194.6	Шарков, 1976

То же	НАО, Заполярный	р. Худая	68°31′52.0″ N, 56°14′18.6″ E	831.0	Панюкова, Остроушко, 2017
» »	Коми	Воркута	67°29′50.7″ N, 64°3′39.9″ E	879.0	Панюкова, Остроушко, 2017
A. mercurator	Коми, Ухтинский	пос. Водный	63°30′15.5″ N, 53°24′30.5″ E	1563.4	Панюкова, Остроушко, 2017
A. nigrinus	МО, Ловозерский	с. Краснощелье	67°20′59.4″ N, 37°32′31.0″ E	1181.8	Коллекция ЗИН
То же	АО, Плесецкий	–	62°44′22.7″ N, 39°37′16.6″ E	1816.9	Четверикова, Егорова, 2010
» »	Коми, Выктул	дер. Усть-Щугер	64°16′1.9″ N, 57°37′6.9″ E	1454.1	Панюкова, Остроушко, 2017
A. nigripes	МО, Кировский	бассейн оз. Вудъявр	67°37′50.5″ N 33°40′15.2″E	848.3	Коллекция ЗИН
То же	НАО, Заполярный	дер. Каменка	67°29′16.0″ N, 51°52′52.2″ E	1072.2	Мончадский, 1950
» »	НАО, Заполярный	озера в бассейне р. Кара	69°4′6.9″ N, 64°36′50.9″ E	664.3	Коллекция ЗИН
A. pionips	МО, Кировский	бассейн оз. Вудъявр	67°37′50.5″ N 33°40′15.2″ E	848.3	Коллекция ЗИН
То же	АО	Архангельск	64°32′23.7″ N, 40°30′56.7″ E	1659.7	Шарков, 1982
» »	НАО, Заполярный	оз. Ховраты	68°23′55.4″ N, 64°59′16.2″ E	749.9	Панюкова, Остроушко, 2017
A. pullatus	МО, Кировский	бассейн оз. Вудъявр	67°37′50.5″ N 33°40′15.2″ E	848.3	Коллекция ЗИН
То же	АО	Архангельск	64°32′23.7″ N, 40°30′56.7″ E	1659.7	Шарков, 1982
» »	Коми, Воркутинский	пос. Хальмер-Ю	67°56′39.5″ N, 64°44′11.9″ E	724.5	Панюкова, Остроушко, 2017

Таблица 1. (*продолжение*)

Вид	Субъект федерации, район	Точка сбора	Координаты	Min CAT, °C	Источник
A. punctor	МО, Кировский	бассейн оз. Вудъявр	67°37′50.5″N, 33°40′15.2″E	848.3	Коллекция ЗИН
То же	НАО, Заполярный	о. Матвеев	69°28′03.0″ N, 58°32′17.0″ E	577.3	Панюкова, Богомолова, 2019
» »	НАО, Заполярный	р. Кара	69°4′6.9″ N, 64°36′50.9″ E	664.3	Коллекция ЗИН
A. riparius	МО, Кировский	Кировск	67°36′43.4″ N, 33°40′5.6″ E	848.3	Шарков, 1976
То же	АО	Архангельск	64°32′23.7″ N, 40°30′56.7″ E	1659.7	Шарков, 1982
» »	НАО, Заполярный	р. Кара	68°49′2.600″N, 65°4′32.981″E	729.8	Панюкова, Остроушко, 2017
A. sticticus	АО	Архангельск	64°32′23.7″ N, 40°30′56.7″E	1659.7	Шарков, 1982
То же	АО, Новая Земля	бухта Белушья	71°30′38.9″ N, 52°18′3.0″ E	519.2	Sack, 1923*
» »	Коми, Выктул	дер. Усть-Щугер	64°16′1.9″ N, 57°37′6.9″ E	1454.1	Панюкова, Остроушко, 2017
A. rusticus	КО, Зеленоградский	пос. Рыбачий	55°9′19.4″ N, 20°51′1.1″ E	2743.9	Bernotiene, 2012
То же	ВО, Череповецкий	–	59°0′23.3″ N, 37°57′37.1″ E	2115.9	Шарков, 1982*

П р и м е ч а н и е. Прочерк в графе Точка сбора означает, что в литературном источнике точно не указано место сбора и координаты приведены для центра района.

Aedes (Aedes) cinereus Meigen, 1818 (рис. 1).

Материал. РК, СПб, ЛО, ВО, Коми, ПО, НО, Эстония.

Распространение. **МО** (Тамарина, Александрова, 1974; Шарков, 1976; Kozlov et al., 2005). **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **НАО** (Мончадский, 1950). **РК** (Шингарева, 1926; Лобкова, Макарова, 1961). **СПб** (Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ЛО** (Тальдрик, 1967). **ВО** (Адрианов, 1953; Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Брюшинина, 1971; Потапов и др., 1972; Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017). **КО** (Bernotiene, 2012). **ПО** (Медведев, Матов, 1999; Четверикова, 2014). **НО** (Федорова, 1977; Кункова, 2000; Кункова, Кузьмина, 2002).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии и Дании. Голарктика.

Aedes (Aedes) geminus Peus, 1970 (рис. 2).

Материал. СПб, ЛО.

Распространение. **Швеция** (Dahl, 1975; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021).

Центр европейской части России, южная Сибирь, Дальний Восток. Зарубежная Европа на север до Великобритании, Франции и Германии.

***Aedes (Aedes) rossicus** Dolbeskin, Gorickaja et Mitrofanova, 1930 (рис. 2).

Распространение. ***Коми** (Панюкова, Остроушко, 2017). ***НО** (Кункова, Федорова, 2003).

Норвегия (Mehl, 1996). **Швеция** (Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Culverwell et al., 2021).

Юг и юго-восток европейской части России, южная Сибирь. Зарубежная Европа на север и запад до Франции, Германии и Польши, Белоруссия.

Примечание. *Aedes rossicus* отмечен в Коми (2 точки сбора) и в НО (2 точки), а также в Норвегии, Швеции и Финляндии. Места находок данного вида в европейской части России сильно удалены от СЗРФ: Республика Чувашия, Пермский край и регионы Северного Кавказа. По внешним признакам имаго *Aedes rossicus* сходны с *A. cinereus* (различаются по окраске чешуек среднеспинки и брюшка). Не исключено, что указания из НО (Кункова, Федорова, 2003) и Коми (Панюкова, Остроушко, 2017) основаны на ошибочном определении (Khalin, Aibulatov, 2021).

Aedes (Aedimorphus) vexans (Meigen, 1830) (рис. 3).

Материал. РК, СПб, ЛО, ВО, Коми, ПО.

Распространение. **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **НАО** (Мончадский, 1950). **РК** (Лобкова, 1964). **СПб** (Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ЛО** (Тальдрик, 1967). **ВО**

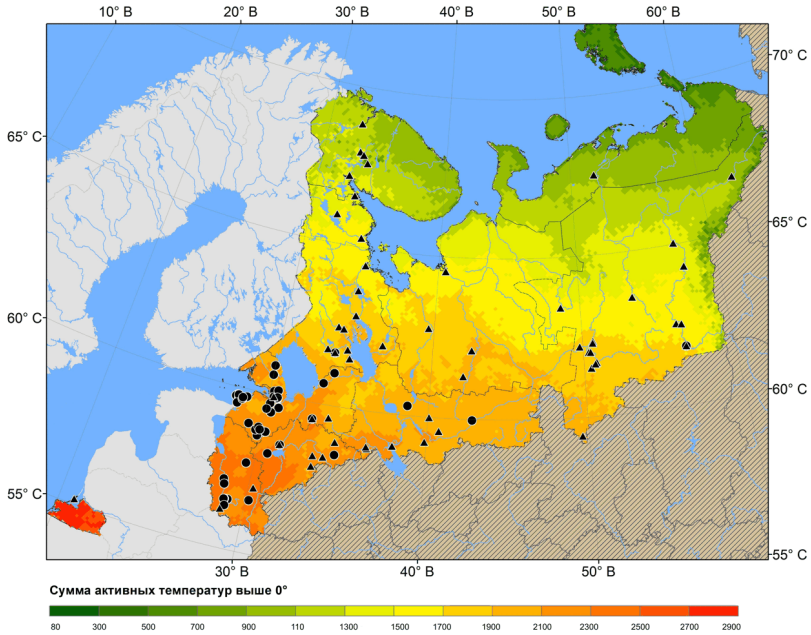

Рис. 1. Места находок *Aedes cinereus* Meigen на Северо-Западе России.

Кружки – по коллекционным данным, треугольники – по литературным данным. Цветом показаны области значения суммы активных температур выше 0 °C (см. легенду).

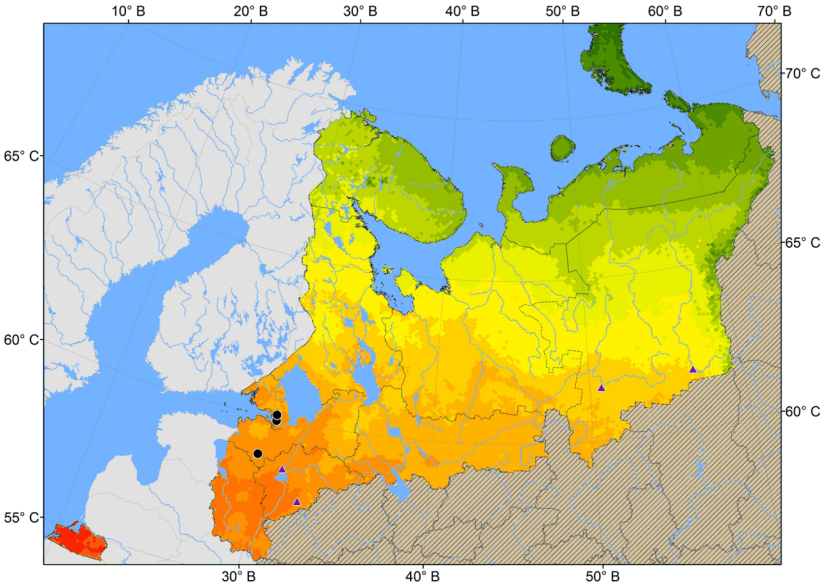

Рис. 2. Места находок *Aedes geminus* Peus (черные кружки, по коллекционным данным) и *A. rossicus* Dolbeskin, Gorickaja et Mitrofanova (фиолетовые треугольники, по литературным данным) на Северо-Западе России.

Фиолетовым цветом выделены местонахождения, видовая принадлежность экземпляров в которых сомнительна – см. текст.

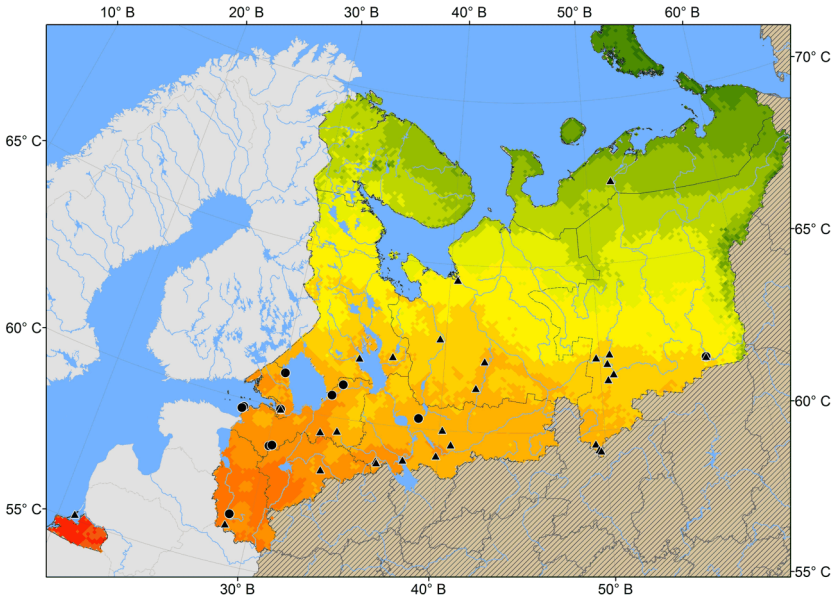

Рис. 3. Места находок *Aedes vexans* (Meigen) на Северо-Западе России.
Обозначения как на рис. 1.

(Адрианов, 1953; Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017). **КО** (Bernotiene, 2012). **ПО** (Медведев, Матов, 1999). **НО** (Федорова, 1977).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии, Нидерландов и Дании. Всесветно, кроме Заполярья, Австралии и Южной Америки.

Примечание. Место обнаружения *Aedes vexans* в НАО расположено существенно севернее остальных и характеризуется гораздо более низким показателем САТ, чем таковые в АО и Коми (см. табл. 1, рис. 3). Кроме того, данный вид известен из Финляндии и Швеции, наиболее северные находки – в Северной Карелии (62°40′27.3″ N, 30°56′36.6″ E: Culverwell et al., 2021, САТ 2093.6 °С) и Эвертурнео (66°22′60.0″ N 23°40′00.0″ E: Blomgren et al., 2018, САТ 1834.4 °С). В Ямало-Ненецком автономном округе *Aedes vexans* не обнаружен (Кухарчук, 1981), но есть находки в Ханты-Мансийском автономном округе (Березовский р-н, 63°32′3.2″ N, 62°5′28.4″ E: Ишмуратов, 1968, САТ 1563.7 °С) и в Якутии (Мирный, 62°45′41.6″ N, 113°58′43.3″ E: Петручук, 1973, САТ 1542.1 °С). Место находки *Aedes vexans* в Чукотском автономном округе (пос. Омолон, 65°14′8.1″ N, 160°32′15.3″ E: Полякова и др., 1973) характеризуется показателем САТ, почти идентичным таковому в НАО – 1068.5 °С.

Aedes (Finlaya) geniculatus (Olivier, 1791) (рис. 4).

Распространение. **КО** (Bernotiene, 2012). **ПО** (Медведев, Матов, 1999).

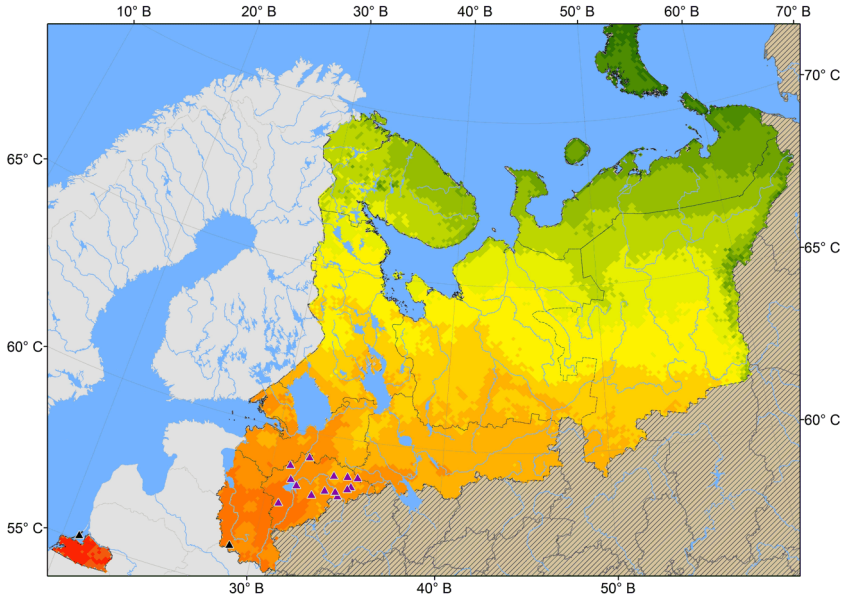

Рис. 4. Места находок *Aedes geniculatus* (Olivier, 1791) (черные треугольники) и *A. detritus* Haliday (фиолетовые треугольники) на Северо-Западе России (по литературным данным).

Обозначения как на рис. 2.

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Европейская часть России. Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии, Нидерландов и Дании, Северная Африка, Белоруссия, Передняя и Средняя Азия.

Aedes (Ochlerotatus) annulipes (Meigen, 1830) (рис. 5).

Материал. СПб, ЛО, ВО, ПО.

Распространение. **АО** (Четверикова, Егорова, 2010). **РК** (Лобкова, 1964). **СПб** (Остен-Сакен, 1858). **Коми** (Панюкова, Остроушко, 2017). **КО** (Bernotiene, 2012). **НО** (Кункова, Федорова, 2003; Панюкова, Медведев, 2006).

Швеция (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Европейская часть России. Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии, Нидерландов и Дании, Белоруссия.

Aedes (Ochlerotatus) behningi Martini, 1926 (рис. 6).

Материал. РК, СПб, ЛО.

Распространение. **РК** (Jakovlev et al., 2014). **Коми** (Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017). **КО** (Bernotiene, 2012).

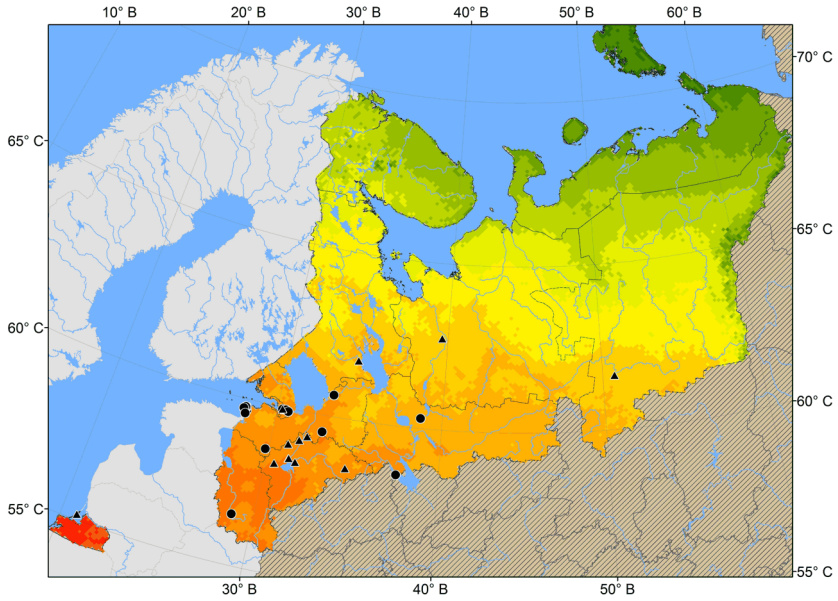

Рис. 5. Места находок *Aedes annulipes* (Meigen) на Северо-Западе России.
Обозначения как на рис. 1.

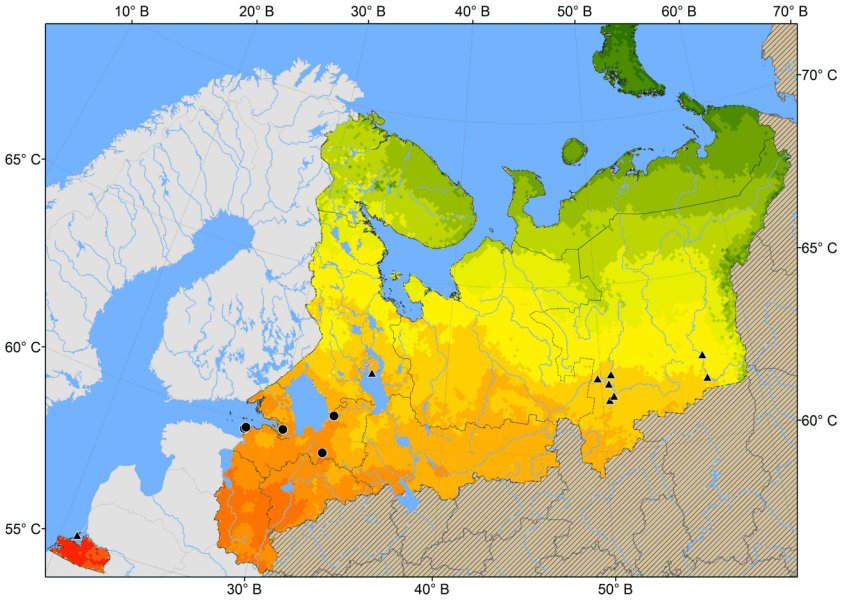

Рис. 6. Места находок *Aedes behningi* Martini на Северо-Западе России.
Обозначения как на рис. 1.

Швеция (Möhlmann et al., 2017). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Европейская часть России, Сибирь. Зарубежная Европа на север и запад до Польши, Белоруссия.

Примечание. Место обнаружения *Aedes behningi* в Швеции (г. Лиинчепинг, 58°24′30″ N, 15°37′30″ E: Möhlmann et al., 2017) характеризуется гораздо более высоким значение САТ (2819.9 °C), чем в Коми (табл. 1). В Финляндии данный вид не обнаружен (Culverwell et al., 2021), но точки сбора в Ханты-Мансийском автономном округе (Ханты-Мансийский р-н, 61°18′58.0″ N, 68°42′36.6″ E: Хлызова, 2019) и в Якутии (Мирный, 62°45′41.6″ N, 113°58′43.3″ E: Петручук, 1973) характеризуются показателями САТ, близкими к значению в Коми: 1741.5 и 1542.1 °C соответственно.

Aedes (Ochlerotatus) cantans (Meigen, 1818) (рис. 7).

Материал. РК, СПб, ЛО, ВО, ПО, НО.

Распространение. **МО** (Шарков, 1976, 1980). **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **РК** (Шингарева, 1926). **СПб** (Остен-Сакен, 1858; Федоров, 1983). **ЛО** (Natvig, 1948). **ВО** (Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Брюшинина, 1971; Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017). **КО** (Bernotiene, 2012). **ПО** (Медведев, Матов, 1999). **НО** (Федорова, 1977; Кункова, 2000; Панюкова, Медведев, 2006).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии, Нидерландов и Дании. Палеарктика от Великобритании до Дальнего Востока РФ.

***Aedes (Ochlerotatus) caspius** (Pallas, 1771) (рис. 8).

Распространение. ***СПб** (Остен-Сакен, 1858). ***ПО** (Медведев, Матов, 1999).

Норвегия (Mehl, 1996). **Швеция** (Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Центр и юг европейской части России, южная Сибирь. Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии, Нидерландов и Дании, Северная и Восточная Африка, Белоруссия, Передняя и Средняя Азия, Китай, Индия.

Примечание. *Aedes caspius* отмечен в СЗРФ лишь в СПб (1 точка сбора) и ПО (1 точка), известны также находки в Фенноскандии и Прибалтике. Морфологически данный вид близок к *A. dorsalis*, основные различия между ними – в окраске чешуек на среднеспинке и брюшке имаго, надежных отличий в строении гениталий самцов, а также личинок, между *A. caspius* и *A. dorsalis* нет. Вместе с тем бóльшая часть ареала *A. caspius* в европейской части России удалена от СЗРФ, и коллекционный материал с территории СЗРФ отсутствует (в том числе регулярные сборы авторов). Не исключено, что обнаруженные в СПб (Остен-Сакен, 1858) и ПО (Медведев, Матов, 1999) экземпляры относятся к *A. dorsalis* (Khalin, Aibulatov, 2021).

Aedes (Ochlerotatus) cataphylla Dyar, 1916 (рис. 9).

Материал. АО, РК, СПб, ЛО, ВО, Коми, ПО, НО, Эстония.

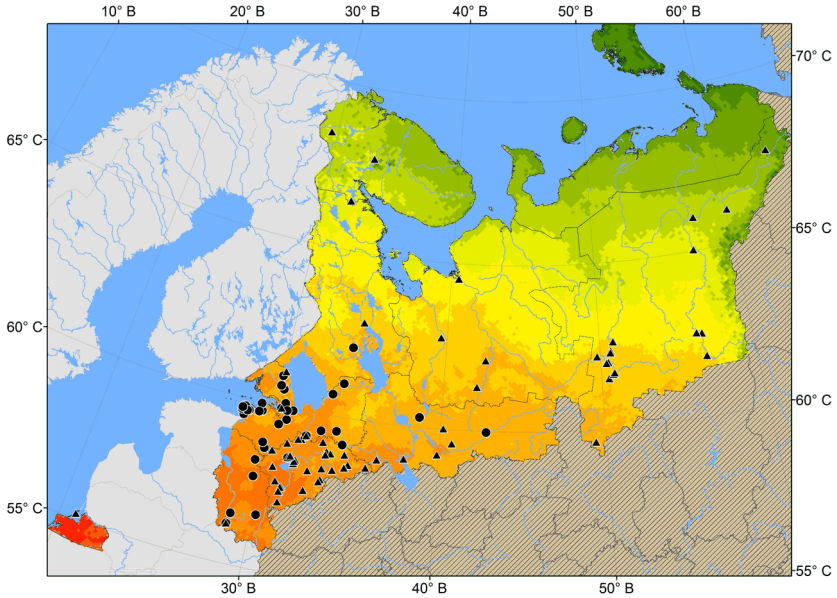

Рис. 7. Места находок *Aedes cantans* (Meigen) на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

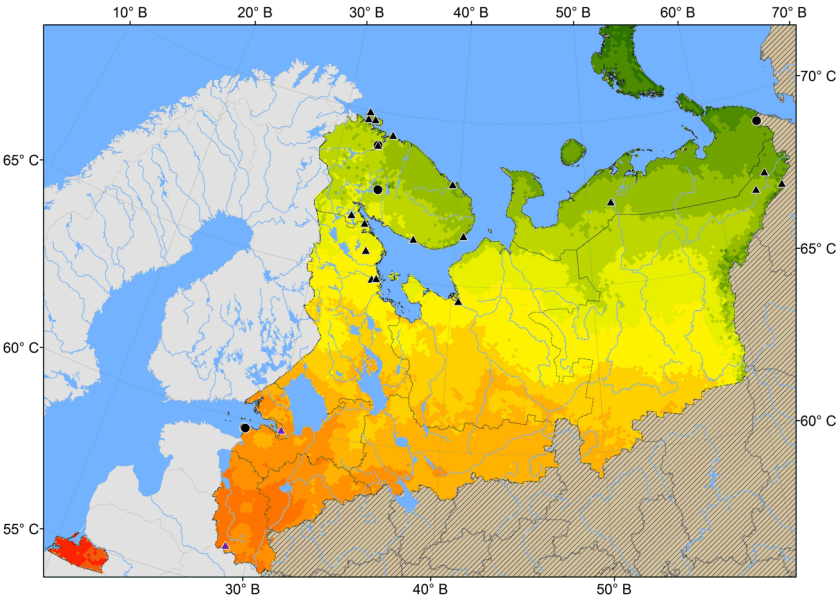

Рис. 8. Места находок *Aedes caspius* (Pallas) (фиолетовые треугольники, по литературным данным) и *A. nigripes* (Zetterstedt) (черные кружки – по коллекционным данным, черные треугольники – по литературным данным) на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 2.

Р а с п р о с т р а н е н и е. **МО** (Шингарева, 1926; Шарков, 1976). **АО** (Штакельберг, 1937; Грачева, Шевкунова, 1959; Четверикова, Егорова, 2010; Панюкова, Остроушко, 2017). **НАО** (Румш, 1948; Панюкова, Остроушко, 2017; Панюкова, Богомолова, 2019). **РК** (Румш, 1948; Шингарева, 1926; Хумала, Полевой, 2009; Jakovlev et al., 2014). **СПб** (Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ЛО** (Тальдрик, 1967). **ВО** (Адрианов, 1953; Белова и др., 2008). **Коми** (Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Брюшинина, 1971; Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017). **КО** (Левенсон и др., 1959; Bernotiene, 2012). **ПО** (Медведев, Матов, 1999; Четверикова, 2014). **НО** (Федорова, 1977; Панюкова, Медведев, 2007).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север и запад до Франции и Дании. Голарктика.

П р и м е ч а н и е. Места обнаружения *Aedes cataphylla* в НАО характеризуются гораздо более низким показателем САТ, чем таковые в МО (табл. 1) и в остальной части Фенноскандии. Так, в Финляндии данный вид отмечен лишь на юге страны (Culverwell et al., 2021), наиболее северные точки сбора находятся в областях Кюменлааксо (60°52′36.5″ N, 26°43′42.9″ E, САТ 2400.0 °C) и Канта-Хяме (60°59′34.9″ N, 24°26′32.2″ E, САТ 2489.6 °C). В Норвегии *A. cataphylla* обнаружен в г. Тронхейм (63°25′31.4″ N, 10°23′2.5″ E: Natvig, 1948; Mehl, 1996; САТ 2601.8 °C). Однако точки сбора данного вида в Сибири характеризуются более низкими значениями САТ: п-ов Ямал – Мыс Каменный, 68°30′30.2″ N, 73°14′50.9″ E, САТ 761.2 °C (Кухарчук, 1981); Якутия, с. Аргахтах, 68°26′34.3″ N, 153°22′34.0″ E, САТ 936.3 °C (Полякова и др., 1973).

Aedes (Ochlerotatus) communis (De Geer, 1776) (рис. 10).

М а т е р и а л. МО, АО, НАО, РК, СПб, ЛО, ВО, Коми, ПО, НО.

Р а с п р о с т р а н е н и е. **МО** (Гуцевич, 1934; Natvig, 1948; Соловей, Лиходед, 1966; Тамарина, Александрова, 1974; Шарков, 1976, 1980; Kozlov et al., 2005). **АО** (Штакельберг, 1937; Грачева, Шевкунова, 1959; Четверикова, Егорова, 2010). **НАО** (Бреев, 1950; Белокур, 1960; Панюкова, Остроушко, 2017). **РК** (Лобкова, 1956, 1957; Лобкова, Макарова, 1961; Полевой, 2006; Хумала, Полевой, 2009; Jakovlev et al., 2014). **СПб** (Остен-Сакен, 1858; Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ЛО** (Natvig, 1948; Тальдрик, 1967). **ВО** (Адрианов, 1953; Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Белокур, 1960; Остроушко, 1965, 1986; Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Брюшинина, 1971; Потапов и др., 1972; Панюкова, Остроушко, 2017). **ПО** (Медведев, Матов, 1999; Четверикова, 2014). **НО** (Федорова, 1977; Панюкова, Медведев, 2007).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии, Нидерландов и Дании. Голарктика.

П р и м е ч а н и е. Место находки *Aedes communis* на Новой Земле (АО) характеризуется низким показателем САТ, существенно отличающимся от всех остальных точек сбора СЗРФ (см. табл. 1). Вместе с тем, данный вид обнаружен на территориях Западной Сибири с близкими значениям САТ, например, на полуостровах Ямал (с. Сеяха, 70°10′4.1″ N, 72°30′39.8″ E: Мирзаева и др., 1984, САТ 540.0 °C) и Таймыр (Таймырский Долгано-Ненецкий р-н, 73°2′31.0″ N, 83°25′10.7″ E: Кухарчук, 1981, САТ 533.5 °C).

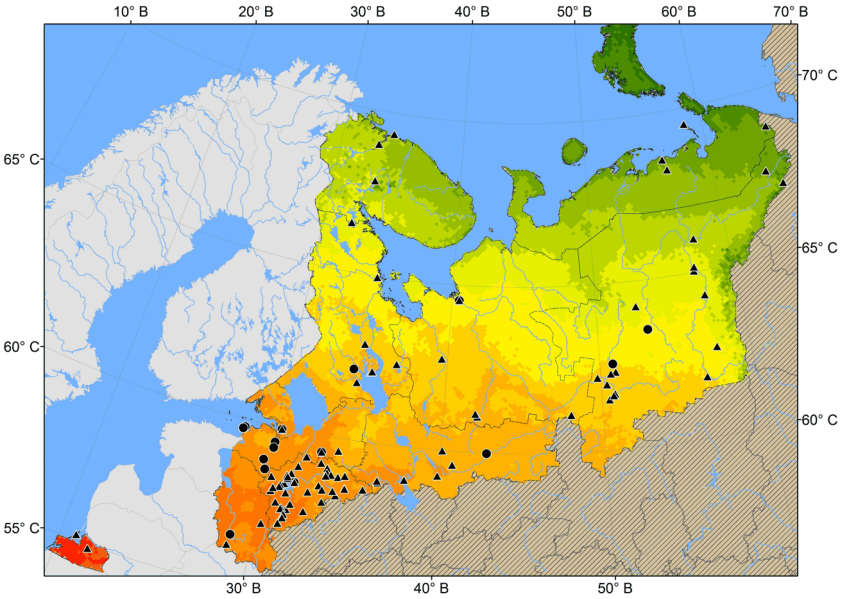

Рис. 9. Места находок *Aedes cataphylla* Dyar на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

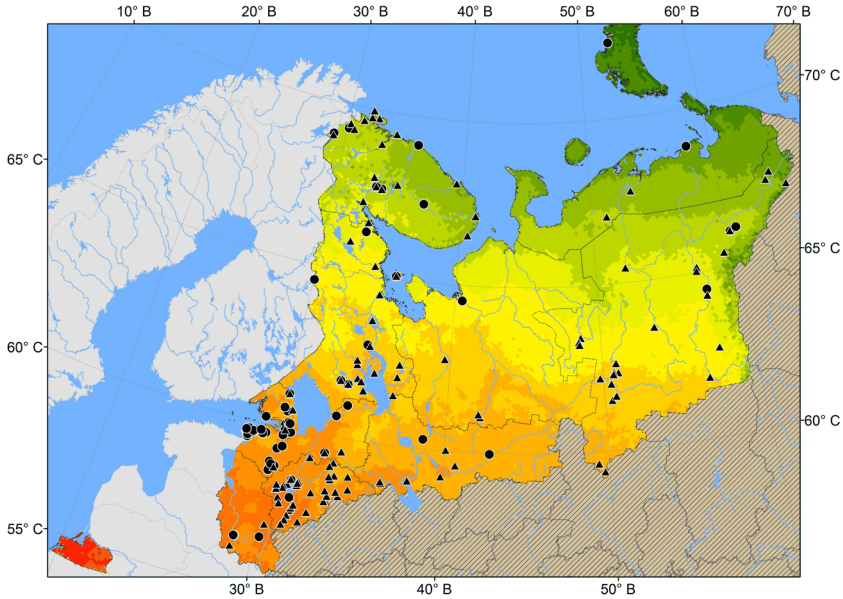

Рис. 10. Места находок *Aedes communis* (De Geer) на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

Aedes (Ochlerotatus) cyprius Ludlow, 1919 (рис. 11).

М а т е р и а л. РК, СПб, ЛО, ВО, ПО.

Р а с п р о с т р а н е н и е. **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **РК** (Лобкова, 1956, 1965). **СПб** (Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ВО** (Адрианов, 1953; Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017). **ПО** (Медведев, Матов, 1999; Четверикова, 2014). **НО** (Федорова, 1977; Панюкова, Медведев, 2006).

Швеция (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север и запад до *Германии и Польши. Палеарктика от Германии до Дальнего Востока РФ (лесная и лесостепная зоны).

П р и м е ч а н и е. Находка *Aedes cyprius* в Германии сомнительна (по: Robert et al., 2019). Местонахождения в Коми характеризуются низким значением САТ (см. табл. 1) по сравнению с таковыми в Финляндии (Natvig, 1948) – САТ 2157.6 °С (обл. Северная Карелия, 62°13′34.5″ N, 30°19′57.1″ E). Однако точки сбора *A. cyprius* в Ханты-Мансийском автономном округе (пос. Березово, 63°56′6.8″ N, 65°3′14.0″ E: Кухарчук, 1981) и в Якутии (Мирный, 62°45′41.6″ N, 113°58′43.3″ E: Петручук, 1973) соответствуют значениям САТ, близкими к таковым в Коми (1484.2 и 1542.1 °С соответственно).

***Aedes (Ochlerotatus) detritus** Haliday, 1833 (рис. 4).

Р а с п р о с т р а н е н и е. ***НО** (Федорова, 1977; Панюкова, Медведев, 2007).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017).

Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии, Нидерландов и Дании, Северная Африка, Передняя и Средняя Азия, Казахстан.

П р и м е ч а н и е. *Aedes detritus* отмечен на территории СЗРФ только в НО; ближайшие к СЗРФ места обнаружения находятся на юге Норвегии и Швеции, а на территории России достоверных находок данного вида нет (Халин, Горностаева, 2008). Самцы *A. detritus* не были обнаружены в НО, самок данного вида с частично утраченными чешуйками груди и брюшка легко принять за особей других широко распространенных видов рода *Aedes*. Например, собранные в НО (Федорова, 1977; Панюкова, Медведев, 2007) экземпляры могут принадлежать к *A. communis* (Khalin, Aibulatov, 2021).

Aedes (Ochlerotatus) diantaeus Howard, Dyar et Knab, 1913 (рис. 12).

М а т е р и а л. РК, СПб, ЛО, ВО, Коми, ПО, НО.

Р а с п р о с т р а н е н и е. **МО** (Шингарева, 1926; Соловей, Лиходед, 1966; Тамарина, Александрова, 1974; Шарков, 1976, 1980). **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **НАО** (Панюкова, Остроушко, 2017). **РК** (Лобкова, 1956; Лобкова, Макарова, 1961; Полевой, 2006; Jakovlev et al., 2014). **СПб** (Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ВО** (Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Белокур, 1960; Брюшинина, 1971; Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017). **ПО** (Медведев, Матов, 1999; Четверикова, 2014). **НО** (Федорова, 1977; Панюкова, Медведев, 2007).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север до Франции, Германии и Дании. Голарктика.

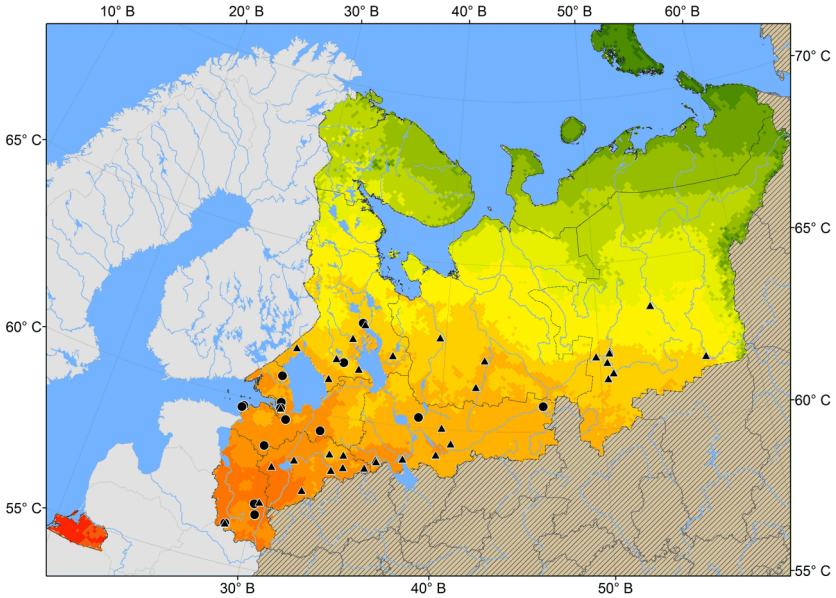

Рис. 11. Места находок *Aedes cyprius* Ludlow на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

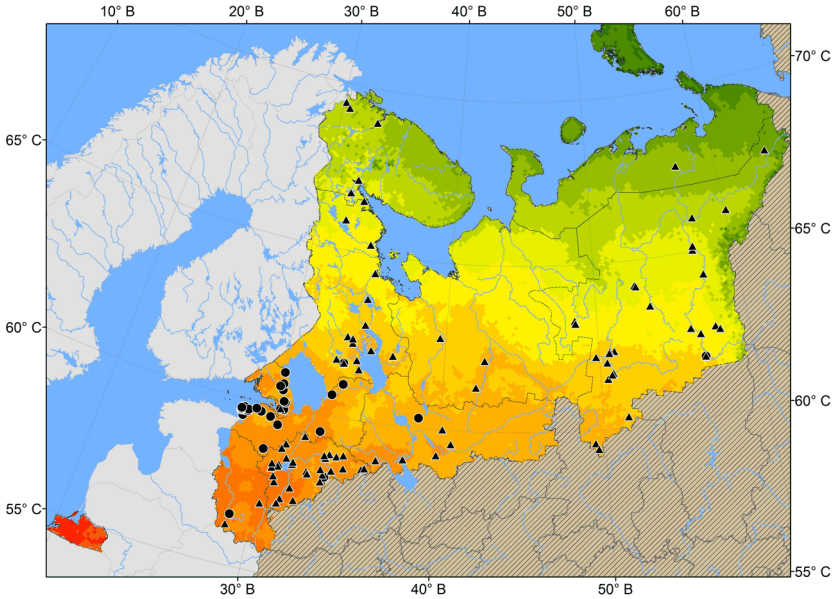

Рис. 12. Места находок *Aedes diantaeus* Howard, Dyar et Knab на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

Aedes (Ochlerotatus) dorsalis (Meigen, 1830) (рис. 13).

Материал. РК, СПб, ЛО, ВО, Коми, НО.

Распространение. **МО** (Тамарина, Александрова, 1974). **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **РК** (Лобкова, 1957, 1964; Георгиева, 2004). **СПб** (Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ЛО** (Natvig, 1948). **ВО** (Адрианов, 1953; Белова и др., 2008). **Коми** (Остроушко, 1965, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017). **ПО** (Четверикова, 2014). **НО** (Кункова, 2003; Панюкова, Медведев, 2006).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии, Нидерландов и Дании. Голарктика.

Примечание. Место находки *Aedes dorsalis* в Коми характеризуются более низкими значениями САТ, чем таковые в МО и АО (см. табл. 1). В Финляндии данный вид отмечен лишь в двух областях на юге страны (Culverwell et al., 2021): Уусимаа (59°50′32.9″ N, 22°56′44.6″ E, САТ 2600.3 °C) и Аландские острова (60°22′55.7″ N, 19°51′2.5″ E, САТ 2356.0 °C). В Ямало-Ненецком автономном округе данный вид не обнаружен (Кухарчук, 1981), а точки находок в Ханты-Мансийском автономном округе (пос. Березово, 63°56′6.8″ N, 65°3′14.0″ E: Кухарчук, 1981) и Якутии (г. Мирный, 62°45′41.6″ N, 113°58′43.3″ E: Петручук, 1973) характеризуются более высокими значениями САТ, чем таковые в Коми (1484.2 и 1542.1 °C, соответственно).

Aedes (Ochlerotatus) euedes Howard, Dyar et Knab, 1913 (рис. 14).

Материал. РК, СПб, ЛО, Коми, НО.

Распространение. **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **РК** (Лобкова, 1957, 1964). **ВО** (Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Потапов и др., 1972; Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017; Панюкова, 2018).

Швеция (Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Utrio, 1977; Culverwell et al., 2021). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север и запад до Польши. Голарктика.

Примечание. Местонахождение *Aedes euedes* в Коми характеризуется низким значением САТ (см. табл. 1) по сравнению с таковым в Финляндии, где данный вид отмечен лишь в юго-западной части страны (обл. Пирканмаа, 61°20′1.1″ N, 24°48′13.6″ E: Culverwell et al., 2021, САТ 2204.3 °C). Вместе с тем, точки сбора в Ханты-Мансийском автономном округе (Березовский р-н, 63°32′3.2″ N, 62°5′28.4″ E: Ишмуратов, 1968) и в Красноярском крае (с. Верхнеимбатск, 63°9′17.5″ N, 87°58′1.9″ E: Полякова, 1968) характеризуются значением САТ, близким к таковому в Коми (1563.7 и 1496.5 °C соответственно).

Aedes (Ochlerotatus) excrucians (Walker, 1856) (рис. 15).

Материал. МО, НАО, РК, СПб, ЛО, ВО, Коми, ПО, НО, Финляндия.

Распространение. **МО** (Гуцевич, 1934; Соловей, Лиходед, 1966; Тамарина, Александрова, 1974; Шарков, 1976, 1980; Kozlov et al., 2005). **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **НАО** (Панюкова, Остроушко, 2017). **РК** (Лобкова, 1956, 1957; Лобкова, Макарова, 1961; Jakovlev et al., 2014). **СПб** (Федоров, 1969). **ЛО** (Тальдрик, 1967). **ВО** (Адрианов, 1953; Шарков,

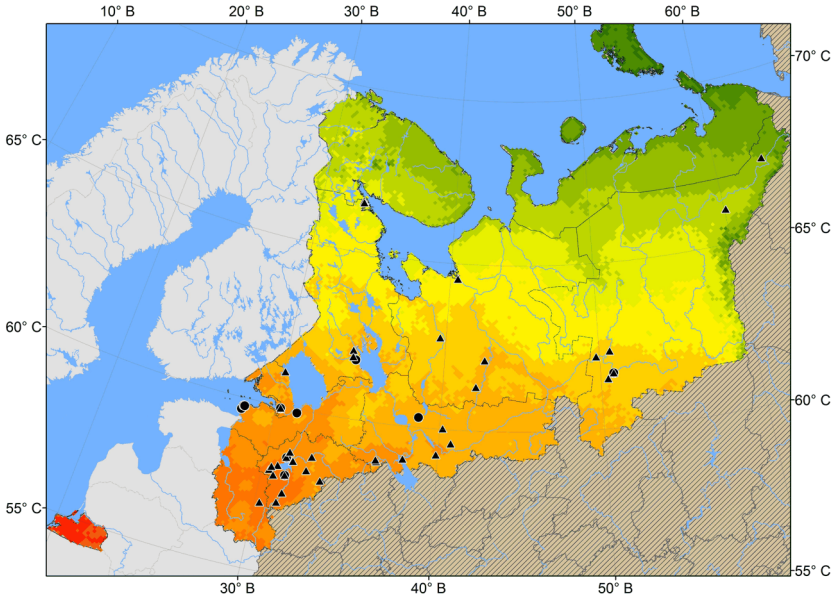

Рис. 13. Места находок *Aedes dorsalis* (Meigen) на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

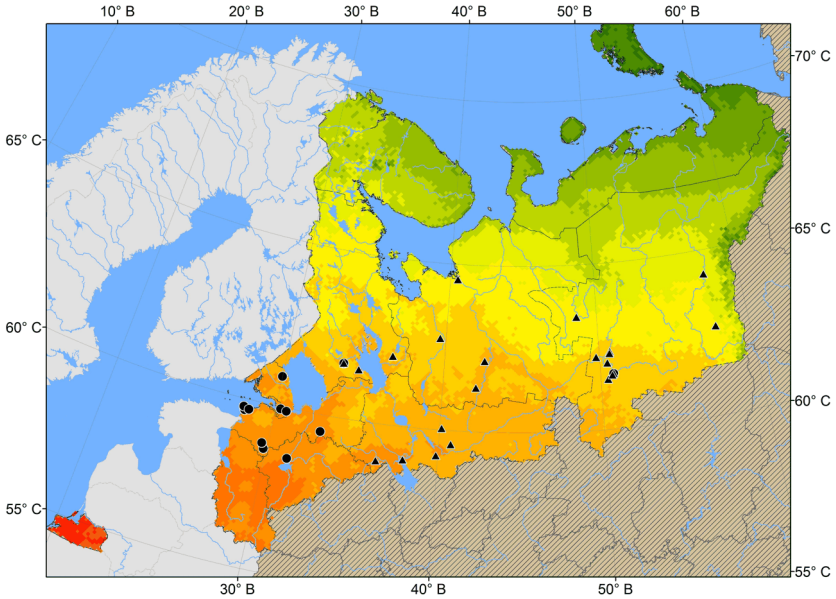

Рис. 14. Места находок *Aedes euedes* Howard, Dyar et Knab на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

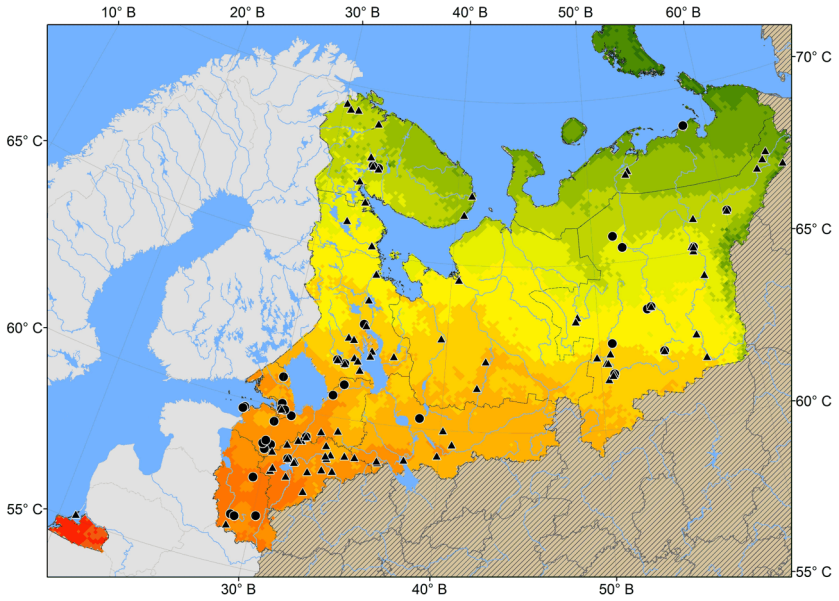

Рис. 15. Места находок *Aedes excrucians* (Walker) на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Белокур, 1960; Остроушко, 1965, 1986; Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Брюшинина, 1971; Потапов и др., 1972; Панюкова, Остроушко, 2017). **КО** (Bernotiene, 2012). **ПО** (Медведев, Матов, 1999; Четверикова, 2014). **НО** (Федорова, 1977; Панюкова, Медведев, 2006).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север и запад до Нидерландов, Германии и Дании. Голарктика.

Aedes (Ochlerotatus) flavescens (Müller, 1764) (рис. 16).

М а т е р и а л. РК, СПб, ЛО, ВО, Коми, ПО, НО.

Р а с п р о с т р а н е н и е. **МО** (Тамарина, Александрова, 1974). **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **СПб** (Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ВО** (Адрианов, 1953; Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Брюшинина, 1971; Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017). **КО** (Левенсон и др., 1959). **ПО** (Медведев, Матов, 1999). **НО** (Федорова, 1977; Кункова, 2000; Панюкова, Медведев, 2006).

Швеция (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии, Нидерландов и Дании. Голарктика.

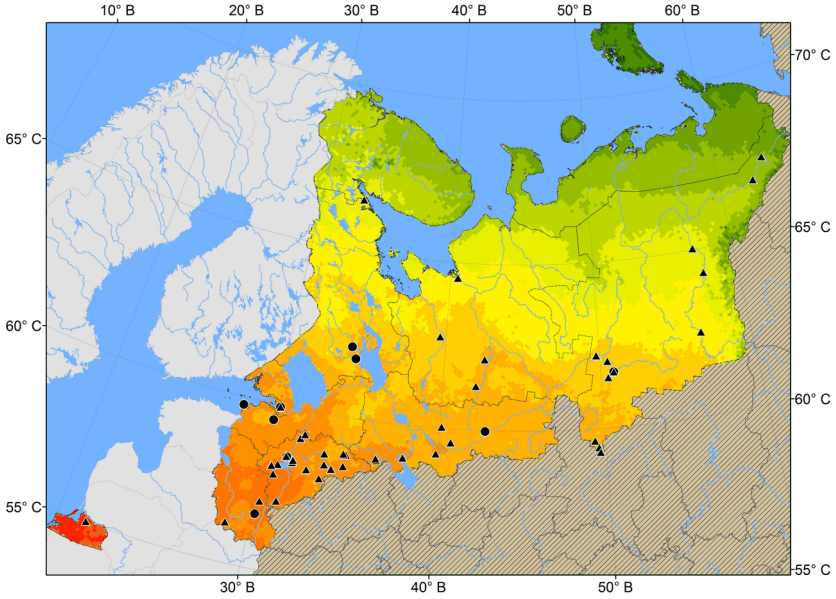

Рис. 16. Места находок *Aedes flavescens* (Müller) на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

Примечание. Место находки *Aedes flavescens* в Коми характеризуются более низким значением САТ, чем таковые в МО и АО (табл. 1). В Финляндии и Швеции данный вид отмечен на юге и в центральной части стран: обл. Канта-Хяме (60°59′34.9″ N, 24°26′32.2″ E: Culverwell et al., 2021, САТ 2489.6 °С) и пров. Медельпад (62°24′8.8″ N, 17°18′29.4″ E: Dahl, 1977, САТ 2058.9 °С). Места находок *A. flavescens* в Западной Сибири характеризуются значениями САТ выше такового в Коми: Ямало-Ненецкий автономный округ (с. Питляр, 65°50′20.9″ N, 65°54′40.2″ E: Полякова, 1970, САТ 1203.5 °С), Красноярский край (с. Верхнеимбатск, 63°9′17.5″ N, 87°58′1.9″ E: Полякова, 1968, САТ 1496.5 °С) и Якутия (г. Мирный, 62°45′41.6″ N, 113°58′43.3″ E: Петручук, 1973, САТ 1542.1°С).

Aedes (Ochlerotatus) hexodontus Dyar, 1916 (рис. 17).

Материал. МО, РК, СПб, ЛО, Коми.

Распространение. **МО** (Лобкова, 1965; Соловей, Лиходед, 1966; Тамарина, Александрова, 1974; Шарков, 1976, 1980; Kozlov et al., 2005). **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **РК** (Лобкова, 1965). **СПб** (Федоров, 1969). **Коми** (Остроушко, 1965, 1986; Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Брюшинина, 1971; Потапов и др., 1972; Панюкова, Остроушко, 2017).

Норвегия (Mehl, 1996). **Швеция** (Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021).

Зарубежная Европа на север и запад до Польши. Голарктика.

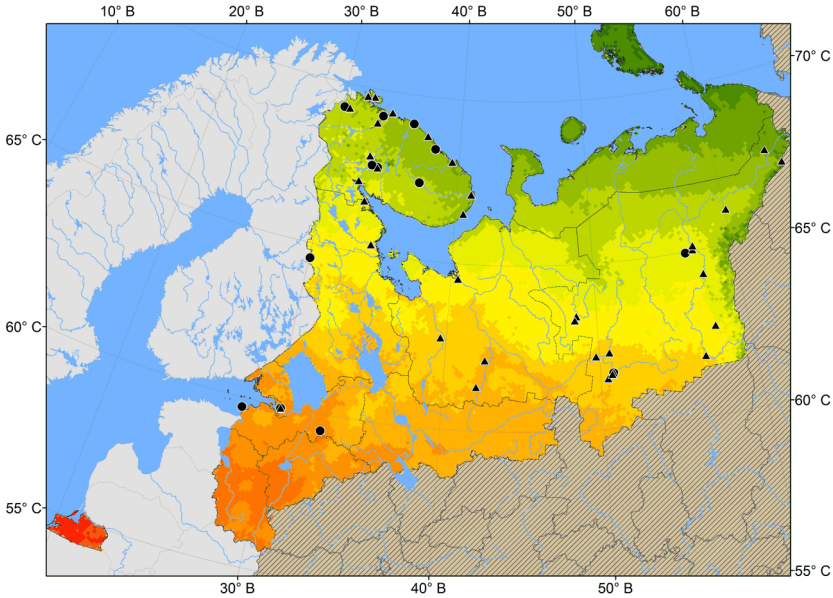

Рис. 17. Места находок *Aedes hexodontus* Dyar на Северо-Западе России.
Обозначения как на рис. 1.

Aedes (Ochlerotatus) impiger (Walker, 1848) (рис. 18).

М а т е р и а л. МО, РК, СПб, ЛО.

Р а с п р о с т р а н е н и е. **МО** (Natvig, 1948; Соловей, Лиходед, 1966; Тамарина, Александрова, 1974; Шарков, 1976, 1980). **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **НАО** (Мончадский, 1950; Панюкова, Богомолова, 2019). **РК** (Лобкова, 1965). **Коми** (Остроушко, 1965, 1986; Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Панюкова, Остроушко, 2017). **НО** (Кункова, Федорова, 2003; Панюкова, Медведев, 2007).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell et al., 2021).

Зарубежная Европа (только Фенноскандия). Голарктика (циркумполярный вид).

Aedes (Ochlerotatus) intrudens Dyar, 1919 (рис. 19).

М а т е р и а л. РК, СПб, ЛО, ВО, Коми, ПО, НО.

Р а с п р о с т р а н е н и е. **МО** (Соловей, Лиходед, 1966; Тамарина, Александрова, 1974; Шарков, 1980; Kozlov et al., 2005). **АО** (Грачева, Шевкунова, 1959; Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **НАО** (Панюкова, Остроушко, 2017; Панюкова, Богомолова, 2019). **РК** (Лобкова, Макарова, 1961; Jakovlev et al., 2014). **СПб** (Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ЛО** (Тальдрик, 1967). **ВО** (Адрианов, 1953; Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Остроушко, 1965, 1986; Брюшинина, 1971; Панюкова, Остроушко, 2017). **КО** (Bernotiene, 2012). **ПО** (Медведев, Матов, 1999). **НО** (Федорова, 1977; Кункова, Кузьмина, 2002; Панюкова, Медведев, 2007).

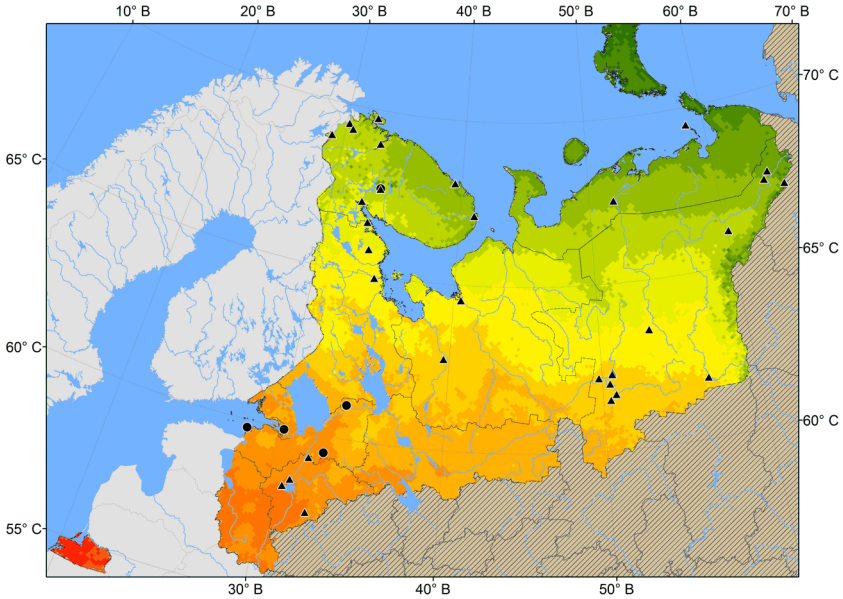

Рис. 18. Места находок *Aedes impiger* (Walker) на Северо-Западе России.
Обозначения как на рис. 1.

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север и запад до Германии, Дании и Польши. Голарктика.

Aedes (Ochlerotatus) leucomelas (Meigen, 1804) (рис. 20).

Материал. АО, РК, СПб, ЛО, НО.

Распространение. **МО** (Шарков, 1976). **АО** (Грачева, Шевкунова, 1959; Четверикова, Егорова, 2010). **НАО** (Панюкова, Остроушко, 2017). **РК** (Лобкова, 1956; Лобкова, Макарова, 1961; Хумала, Полевой, 2009). **СПб** (Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ВО** (Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017; Панюкова, 2018). **ПО** (Медведев, Матов, 1999). **НО** (Панюкова, Медведев, 2007).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Европейская часть России, Сибирь. Зарубежная Европа на север до Великобритании, Нидерландов и Дании, Белоруссия.

Примечание. Места находок *Aedes leucomelas* в НАО и Коми характеризуются более низкими значениями САТ, чем таковые в МО (см. табл. 1). В Финляндии данный вид отмечен локально лишь в трех областях центральной и южной частей страны

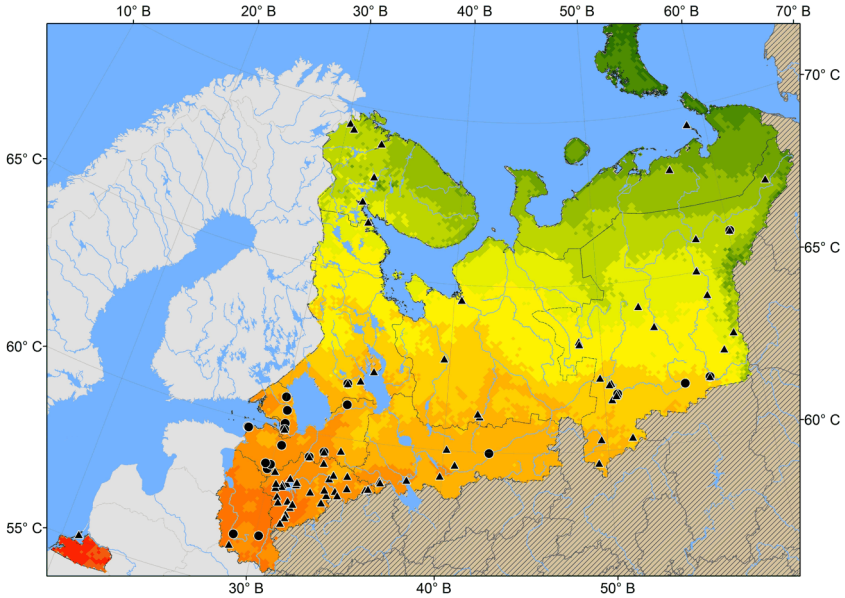

Рис. 19. Места находок *Aedes intrudens* Dyar на Северо-Западе России.
Обозначения как на рис. 1.

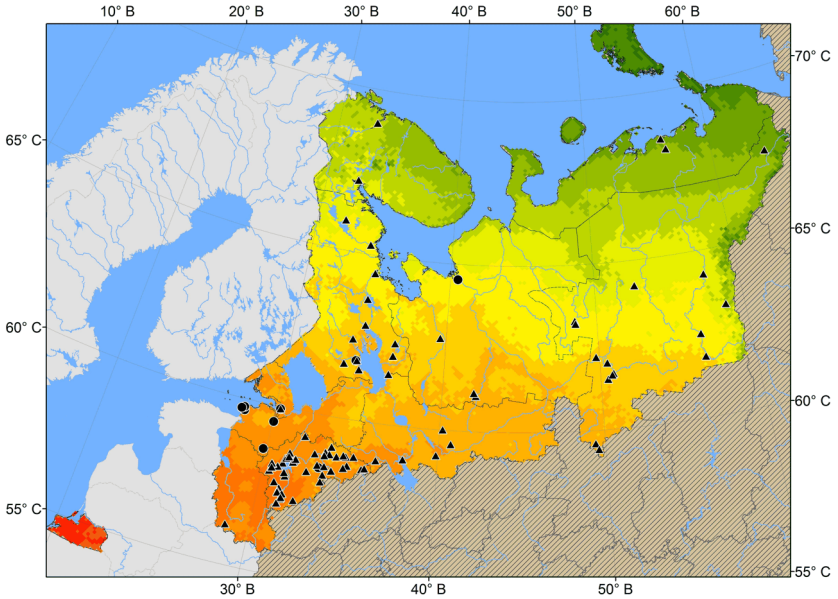

Рис. 20. Места находок *Aedes leucomelas* (Meigen) на Северо-Западе России.
Обозначения как на рис. 1.

(Culverwell et al., 2021): Северная Остроботния (64°15′14.0″ N, 23°55′22.4″ E, САТ 2149.4 °C), Северная Карелия (62°40′27.3″ N, 30°56′36.6″ E, САТ 2093.6 °C) и Аландские острова (60°22′55.7″ N, 19°51′2.5″ E, САТ 2356.0 °C). В Ямало-Ненецком автономном округе данный вид не обнаружен (Кухарчук, 1981), но известен из Ханты-Мансийского автономного округа (г. Нижневартовск, 60°56′18.8″ N, 76°33′32.0″ E: Кухарчук, 1980, САТ 1712.5 °C), а также из Якутии (с. Аргахтах, 68°26′34.3″ N, 153°22′34.0″ E: Полякова и др., 1973, САТ 936.3 °C).

Aedes (Ochlerotatus) mercurator Dyar, 1920 (рис. 21).

Материал. Коми.

Распространение. **Коми** (Панюкова, Остроушко, 2017).

Швеция (Möhlmann et al., 2017).

Европейская часть России (Республика Чувашия), Сибирь (Томская обл., Красноярский край, Тува), Дальний Восток. Швеция, Белоруссия, Монголия, Северная Америка.

Примечание. *Aedes mercurator* обнаружен в различных частях северной Палеарктики, в частности, в Швеции (Линчепинг, 58°24′30″ N, 15°37′30″ E: Möhlmann et al., 2017, САТ 2819.9 °C) и в Якутии (Якутск, 62°1′38.0″ N, 129°43′55.8″ E: Потапова, 2012, САТ 1793.1 °C; Ыллымах, 58°34′47.6″ N, 126°41′25.4″ E: Потапова, 2015, САТ 1253.0 °C). Однако данный вид не отмечен в Финляндии (Culverwell et al., 2021), При-

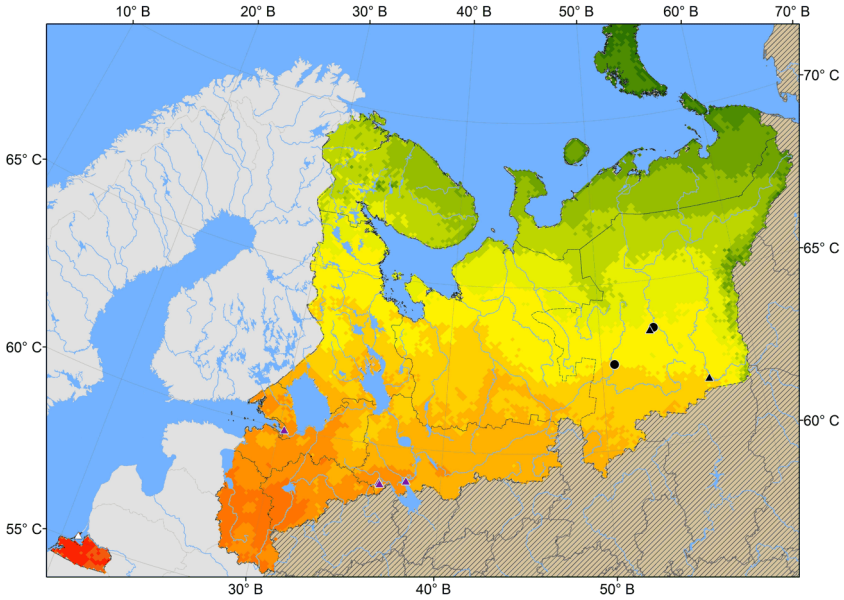

Рис. 21. Места находок *Aedes mercurator* Dyar (черные кружки – по коллекционным данным, черные треугольники – по литературным данным) и *A. rusticus* (Rossi) (белые и фиолетовые треугольники – по литературным данным) на Северо-Западе России.

Остальные обозначения как на рис. 2, 4, 8.

балтике, а также Ямало-Ненецком и Ханты-Мансийском автономных округах (Кухарчук, 1981). Отсутствие *A. mercurator* в сборах с территорий, расположенных между местами находок (Швеция, Коми, Якутия), может быть связано как с особенностями распространения, так и со слабой изученностью ареала.

Aedes (Ochlerotatus) nigrinus (Eckstein, 1918) (рис. 22).

Материал. МО, РК, СПб, ЛО, ВО.

Распространение. **АО** (Четверикова, Егорова, 2010). **СПб** (Федоров, 1969). **ВО** (Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Остроушко, 1965, 1986; Брюшинина, 1971; Панюкова, Остроушко, 2017; Панюкова, 2018). **НО** (Панюкова, Медведев, 2007).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Европейская часть России, Западная Сибирь. Зарубежная Европа на север до Великобритании, Нидерландов и Дании.

Примечание. Место находки *Aedes nigrinus* в МО характеризуется более низким значением САТ, чем таковые в АО и Коми (см. табл. 1). В Финляндии данный вид обнаружен в северо-западной части области Лапландия (Энонтекие, 69°2′57.8″, 20°47′45.8″: Culverwell et al., 2021, САТ 1184.1 °C), что соответствует показателю САТ находки в МО. Данный вид отмечен также в Ямало-Ненецком автономном округе (Хлызова, 2019).

Aedes (Ochlerotatus) nigripes (Zetterstedt, 1838) (см. рис. 8).

Материал. МО, НАО, ЛО.

Распространение. **МО** (Штакельберг, 1937; Natvig, 1948; Тамарина, Александрова, 1974; Шарков, 1976, 1980). **АО** (Шарков, 1982). **НАО** (Мончадский, 1950). **РК** (Румш, 1948; Лобкова, 1964). **Коми** (Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Панюкова, Остроушко, 2017).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell et al., 2021).

Зарубежная Европа на запад до Польши. Голарктика (циркумполярный вид).

Aedes (Ochlerotatus) pionips Dyar, 1919 (рис. 23).

Материал. МО, АО, РК, СПб, ЛО, Коми.

Распространение. **МО** (Соловей, Лиходед, 1966; Тамарина, Александрова, 1974; Шарков, 1980). **АО** (Шарков, 1982). **НАО** (Панюкова, Остроушко, 2017). **РК** (Лобкова, 1965; Jakovlev et al., 2014). **СПб** (Федоров, 1969). **ВО** (Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Остроушко, 1965, 1986; Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Брюшинина, 1971; Потапов и др., 1972; Панюкова, Остроушко, 2017). **ПО** (Медведев, Матов, 1999).

Норвегия (Mehl, 1996). **Швеция** (Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021).

Зарубежная Европа на север и на запад до Польши. Голарктика.

Aedes (Ochlerotatus) pullatus (Coquillett, 1904) (рис. 24).

Материал. МО, РК, СПб, ЛО, ВО.

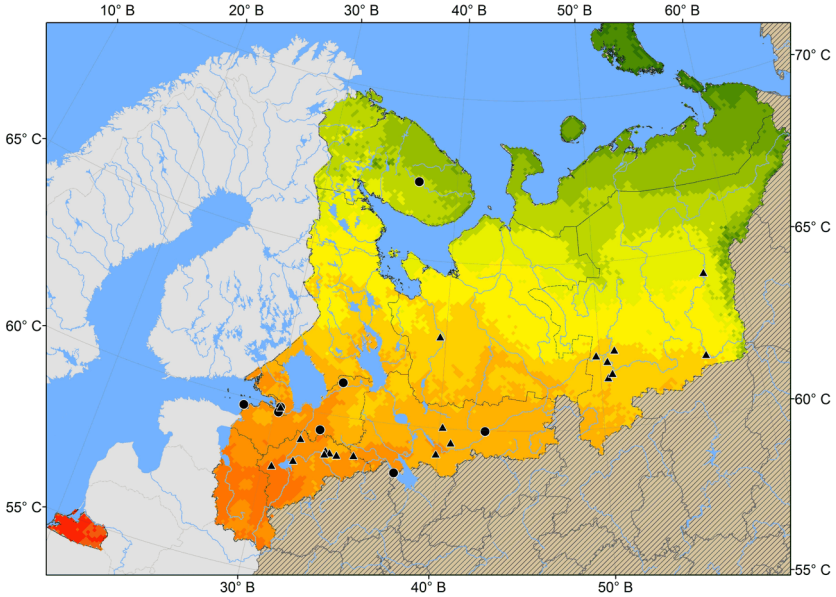

Рис. 22. Места находок *Aedes nigrinus* (Eckstein) на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

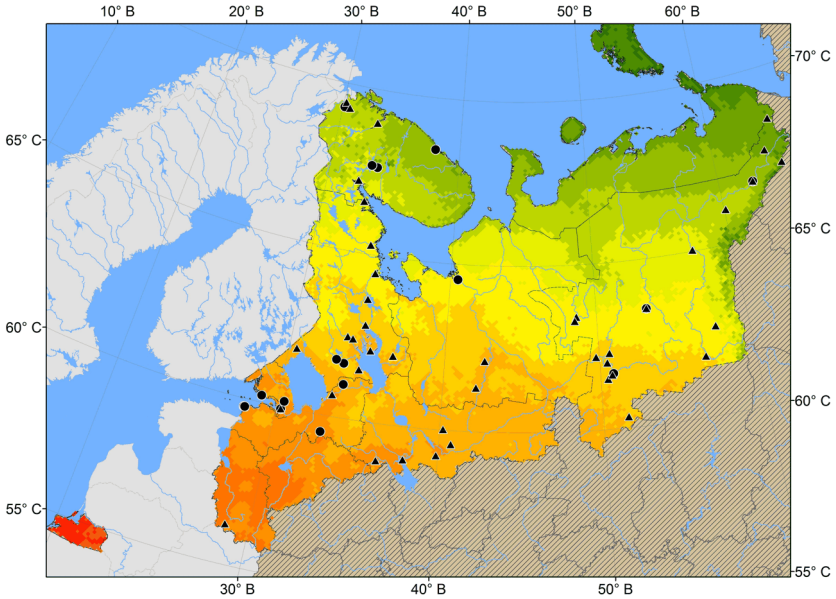

Рис. 23. Места находок *Aedes pionips* Dyar на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

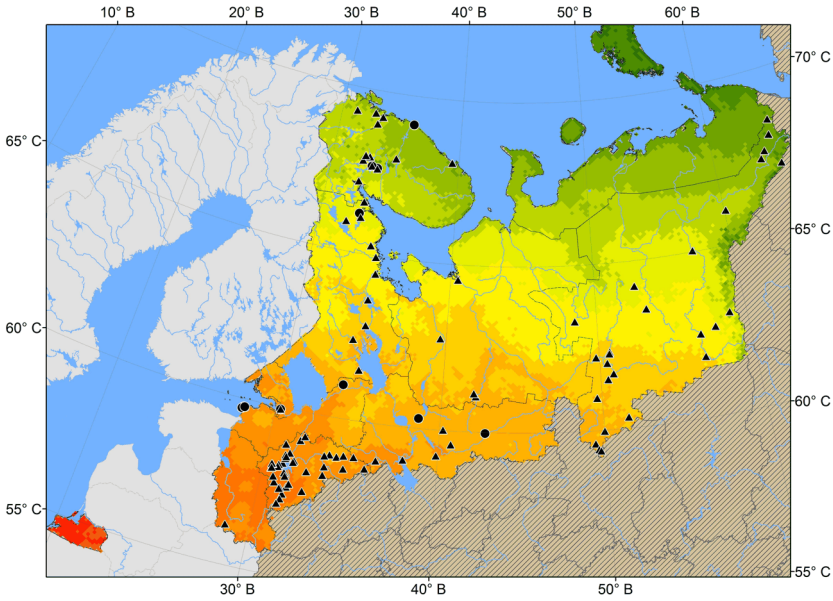

Рис. 24. Места находок *Aedes pullatus* (Coquillett) на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

Р а с п р о с т р а н е н и е. **МО** (Гуцевич, 1934; Тамарина, Александрова, 1974; Шарков, 1976, 1980; Kozlov et al., 2005). **АО** (Грачева, Шевкунова, 1959; Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **НАО** (Панюкова, Остроушко, 2017). **РК** (Лобкова, 1956, 1964, 1965). **СПб** (Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ВО** (Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Остроушко, 1965, 1986; Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Брюшинина, 1971; Панюкова, Остроушко, 2017). **ПО** (Медведев, Матов, 1999). **НО** (Федорова, 1977; Панюкова, Медведев, 2007).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север и запад до Франции, Германии и Польши. Голарктика.

Aedes (Ochlerotatus) punctor (Kirby, 1837) (рис. 25).

М а т е р и а л. МО, АО, НАО, РК, СПб, ЛО, ВО, Коми, ПО, НО.

Р а с п р о с т р а н е н и е. **МО** (Гуцевич, 1934; Соловей, Лиходед, 1966; Тамарина, Александрова, 1974; Шарков, 1976, 1980; Kozlov et al., 2005). **АО** (Грачева, Шевкунова, 1959; Четверикова, Егорова, 2010). **НАО** (Бреев, 1950; Мончадский, 1950; Белокур, 1960; Панюкова, Остроушко, 2017; Панюкова, Богомолова, 2019). **РК** (Лобкова, 1956, 1957; Лобкова, Макарова, 1961; Хумала, Полевой, 2009; Jakovlev et al., 2014). **СПб** (Гуцевич, 1948; Федоров, 1969). **ЛО** (Natvig, 1948; Тальдрик, 1967). **ВО** (Адрианов, 1953; Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Белокур, 1960; Остроушко, 1965, 1986; Бельтюкова, Митрофанова, 1971; Брюшинина, 1971; Потапов и др., 1972; Панюкова, Остроушко, 2017). **ПО** (Медведев, Матов, 1999; Четверикова, 2014). **НО** (Федорова, 1977; Панюкова, Медведев, 2007).

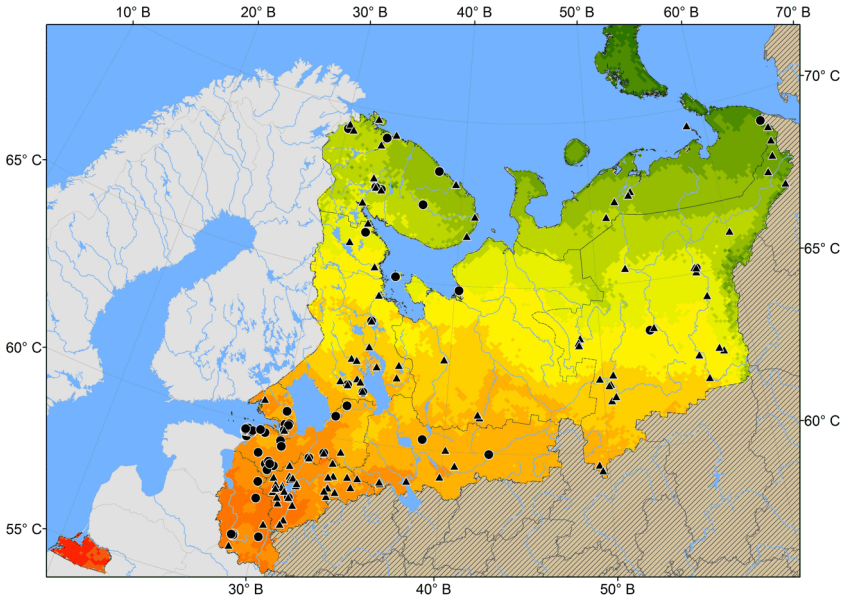

Рис. 25. Места находок *Aedes punctor* (Kirby) на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Natvig, 1948; Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии, Нидерландов и Дании. Голарктика.

Aedes (Ochlerotatus) riparius Dyar et Knab, 1907 (рис. 26).

Материал. РК, СПб, ЛО, Коми.

Распространение. **МО** (Шарков, 1976). **АО** (Шарков, 1982; Четверикова, Егорова, 2010). **НАО** (Панюкова, Остроушко, 2017). **РК** (Лобкова, 1956, 1964, 1965). **СПб** (Федоров, 1969). **ЛО** (Федоров, 1983). **ВО** (Адрианов, 1953; Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Брюшинина, 1971; Потапов и др., 1972; Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017). **КО** (Левенсон и др., 1959). **ПО** (Медведев, Матов, 1999). **НО** (Кункова, Федорова, 2003; Панюкова, Медведев, 2006).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013; Möhlmann et al., 2017). **Финляндия** (Utrio, 1977; Culverwell et al., 2021). **Эстония** (Ремм, 1957). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север и запад до Нидерландов, Германии и Польши. Голарктика.

Примечание. Места находок *Aedes riparius* в МО, НАО и Коми характеризуются более низкими значениями САТ, чем в АО (табл. 1). В Финляндии данный вид отмечен лишь в области Северная Карелия (62°40′27.3″ N, 30°56′36.6″ E: Culverwell et al., 2021, САТ 2093.6 °C). Точкам сбора *A. riparius* в Ханты-Мансийском автономном округе (Берёзовский р-н, 63°32′3.2″ N, 62°5′28.4″ E: Ишмуратов, 1968, САТ 1563.7 °C), Крас-

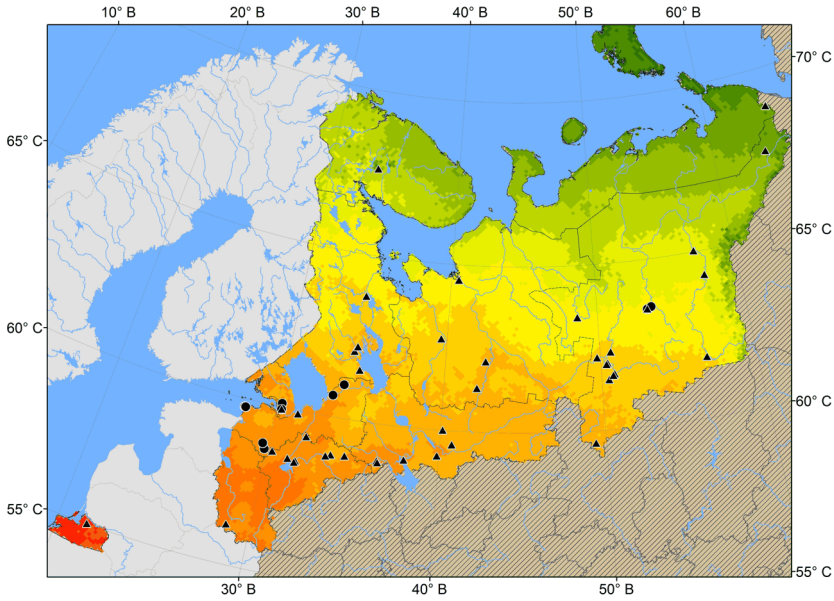

Рис. 26. Места находок *Aedes riparius* Dyar et Knab на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1.

ноярском крае (с. Верхнеимбатск, 63°9′17.5″ N, 87°58′1.9″ E: Полякова, 1968, САТ 1496.5 °C) и в Якутии (г. Мирный, 62°45′41.6″ N, 113°58′43.3″ E: Петручук, 1973, САТ 1542.1°C) соответствуют значения САТ гораздо более высокие, чем таковые в МО, НАО и Коми.

Aedes (Ochlerotatus) sticticus (Meigen, 1838) (рис. 27).

Материал. РК, СПб, ЛО, НО.

Распространение. **АО** (Sack, 1923; Шарков, 1982). **ВО** (Шарков, 1982; Белова и др., 2008). **Коми** (Остроушко, 1986; Панюкова, Остроушко, 2017). **ПО** (Медведев, Матов, 1999). **НО** (Панюкова, Медведев, 2007).

Норвегия (Natvig, 1948; Mehl, 1996). **Швеция** (Natvig, 1948; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Финляндия** (Utrio, 1977; Culverwell, 2018; Culverwell et al., 2021). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии, Голландии и Дании. Голарктика.

Примечание. Указание *Aedes sticticus* с Новой Земли (71°30′38.9″ N, 52°18′3″ E: Sack, 1923), по всей видимости, основано на ошибочном определении (Khalin, Aibulatov, 2021). Помимо этого, низким значением САТ характеризуется место находки данного вида в Коми по сравнению с таковым в Архангельске (см. табл. 1). В Финляндии *A. sticticus* отмечен лишь в на юге страны (Аландские острова, 60°22′55.7″ N, 19°51′2.5″ E: Culverwell et al., 2021, САТ 2356.0 °C). В Ямало-Ненецком автономном округе данный вид не обнаружен (Кухарчук, 1981), но известен из Ханты-Мансийского автономного округа (Хлызова, 2019). Точке сбора *A. sticticus* в Якутии (г. Мирный,

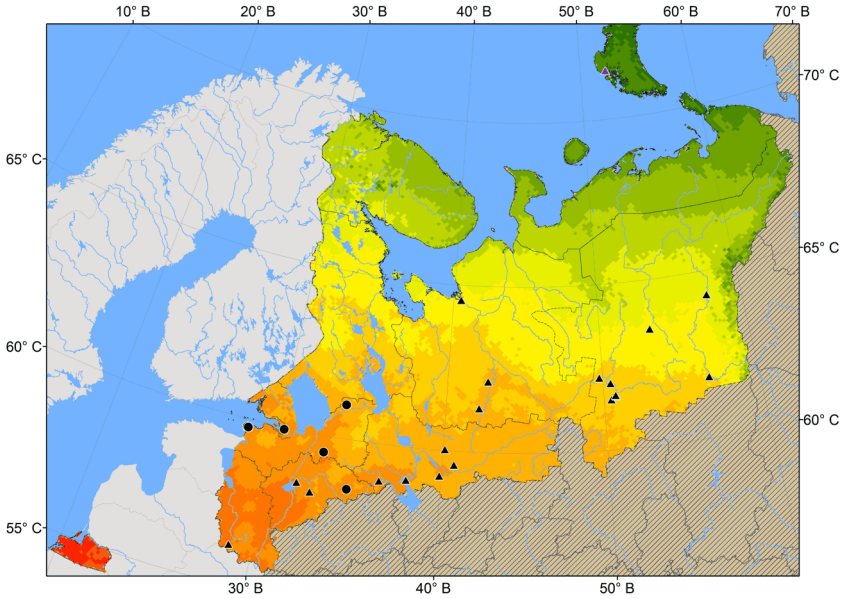

Рис. 27. Места находок *Aedes sticticus* (Meigen) на Северо-Западе России.

Обозначения как на рис. 1 и 2.

62°45′41.6″ N, 113°58′43.3″ E: Петручук, 1973) соответствует показатель САТ, близкий к таковому в Коми – 1542.1°C (см. табл. 1).

Aedes (Rusticoidus) rusticus (Rossi 1790).

***СПб** (Федоров, 1969). ***ВО** (Адрианов, 1953; Шарков, 1982). **КО** (Левенсон и др., 1959) (см. рис. 21).

Швеция (Dahl, 1975; Schäfer, Lundström, 2001; Lundström et al., 2013). **Латвия** (Spungis, 2000). **Литва** (Pakalniskis et al., 2006).

Зарубежная Европа на север до Великобритании, Бельгии и Дании, Северная Африка, Украина, Малая Азия.

Примечание. *Aedes rusticus* отмечен в СПб (1 точка сбора), ВО (2 точки) и КО (1 точка), на юге Швеции и в Прибалтике (Латвии и Литве), однако отсутствуют коллекционный материал *A. rusticus* из РФ, а также какие-либо литературные данные о находках этого вида в России за пределами СЗРФ. Вполне вероятно, что распространение *A. rusticus* в СЗРФ ограничено КО (Khalin, Aibulatov, 2021).

ОБСУЖДЕНИЕ

Местонахождения кровососущих комаров рода *Aedes* на территории всего СЗРФ впервые соотнесены с показателем САТ, что позволило проанализировать расположение северных границ ареалов 31 вида данного рода. В результате нами установлены наименьшие значения САТ в точках сбора каждого вида в пределах СЗРФ (табл. 2). С учетом этого показателя виды рода *Aedes* отнесены к 9 условным группам вместе с

Таблица 2. Наименьшие значения суммы активных температур выше 0 °С в местах находок видов сем. Culicidae на Северо-Западе России

Вид	САТ	Группы								
Aedes communis	421.2									
A. cataphylla	577.3									
A. impiger	577.3									
A. intrudens	577.3									
A. punctor	577.3									
A. nigripes	664.3									
A. excrucians	706.8	1								
A. pullatus	724.5									
A. riparius	729.8									
A. pionips	749.9		2							
A. hexodontus	775.5									
Culiseta alaskaensis	775.5			3						
Aedes leucomelas	831.0									
A. cinereus	848.3				4					
Culiseta bergrothi	848.3									
Culex pipiens	848.3									
Aedes cantans	879.0					5				
A. diantaeus	879.0									
A. dorsalis	918.2						6			
A. flavescens	918.2							7		
A. vexans	1072.2									
A. nigrinus	1181.8								8	
Culiseta morsitans	1227.8									9
Aedes euedes	1454.1									
A. sticticus	1454.1									
Culiseta ochroptera	1490.6									
Aedes mercurator	1563.4									
A. cyprius	1577.2									
Anopheles beklemishevi	1577.2									
A. messeae	1577.2									
A. maculipennis	1577.2									
Culex territans	1587.1									
Aedes behningi	1669.9									
Culex torrentium	1733.2									
Aedes annulipes	1816.9									
Anopheles claviger	1863.6									
Culiseta fumipennis	1951.0									
Coquillettidia richiardii	1966.7									
Aedes geminus	2110.5									
Culex modestus	2112.3									
Culiseta annulata	2226.4									
Aedes geniculatus	2311.7									
Anopheles atroparvus	2721.8									
Aedes rusticus	2743.9									

видами родов *Anopheles*, *Coquillettidia*, *Culex* и *Culiseta*, рассмотренными нами ранее (Халин и др., 2021). Это позволяет провести возможные границы ареалов данных видов (рис. 28). В табл. 2 не включены *Aedes rossicus*, *A. caspius* и *A. detritus*, а также показатели САТ для мест находок *A. sticticus* и *A. rusticus*, которые мы считаем сомнительными. Каждая последующая группа в этой таблице включает виды предыдущих групп (см. пояснения ниже).

1. 12 видов. Распространены на всей территории СЗРФ с показателем САТ выше 420 °С (т. е. за исключением части островов АО, см. рис. 28). *Aedes communis*, *A. punctor*, *A. nigripes*, *A. impiger*, *A. excrucians* и *A. hexodontus* обнаружены на п-ове Таймыр в пос. Усть-Тарея (73°15′11″ N, 90°35′56″ E: Мезенев, 1972, САТ 547.3 °С). *A. intrudens*, *A. pullatus* и *Culiseta alaskaensis* отмечены на более южных территориях: р. Хантайка (68°06′50″ N, 86°33′00″ E: Полякова, 1970, САТ 755.4 °С), *A. pionips* – оз. Туручедо (68°49′25.6″ N, 86°47′32.6″ E: Куприяшкин, 1992, САТ 864,5 °С). Места находок *Aedes cataphylla* и *A. riparius* на территориях западнее и восточнее СЗРФ характеризуются более высокими значениями САТ.

2. 20 видов: 12 видов группы 1, а также *Aedes leucomelas*, *A. cinereus*, *Culiseta bergrothi*, *Culex pipiens*, *Aedes cantans*, *A. diantaeus*, *A. dorsalis* и *A. flavescens*. Распространены на всей территории СЗРФ с показателем САТ выше 830 °С (т. е. за исключением части МО, островов АО, НАО и Коми, см. рис. 28).

Aedes diantaeus и *A. cinereus* отмечены в Таймырском Долгано-Ненецком р-не: р. Хантайка (68°06′50″ N, 86°33′00″ E: Полякова, 1970, САТ 755.4 °С), *Aedes cantans* – на п-ове Ямал (Мыс Каменный, 68°30′30.2″ N, 73°14′50.9″ E: Кухарчук, 1981, САТ 761.2 °С). *Culiseta bergrothi* указан из Норильска (Кухарчук, 1981, САТ 674.0 °С), *Culex pipiens* – из Ямало-Ненецкого автономного округа (Тазовская губа, 68°44′50.1″ N, 76°38′52.8″ E: Кухарчук, 1981, САТ 749.6 °С); Места находок *Aedes leucomelas*, *A. dorsalis* и *A. flavescens* на территориях западнее и восточнее СЗРФ характеризуются более высокими значениями САТ.

3. 23 вида: 20 видов групп 1 и 2, а также *Aedes vexans*, *A. nigrinus* и *Culiseta morsitans*. Распространены на всей территории СЗРФ с показателем САТ выше 1070 °С (рис. 28).

Aedes nigrinus отмечен на севере Финляндии (здесь и далее – см. Примечание к соответствующему виду), *Culiseta morsitans* – в Ханты-Мансийском автономном округе (Октябрьский р-н, 62°17′52.8″ N, 66°4′10.4″ E, Полякова, 1970, САТ 1633.7 °С). Места находок *Aedes vexans* на территориях западнее и восточнее СЗРФ характеризуются более высокими значениями САТ (за исключением находки в Чукотском автономном округе).

4. 26 видов: 23 видов групп 1, 2 и 3, а также *Aedes euedes*, *A. sticticus* и *Culiseta ochroptera*. Распространены на всей территории СЗРФ с показателем САТ выше 1450 °С (см. рис. 28).

Aedes euedes и *A. sticticus* отмечены в Ханты-Мансийском автономном округе, Красноярском крае и Якутии, *Culiseta ochroptera* – в Новосибирской обл. (п. Зоново, 55°43′43″ N, 79°19′29″ E: Кухарчук, 1980, САТ 2054.5 °С).

5. 32 вида: 26 видов групп 1–4, а также *Aedes mercurator*, *A. cyprius*, *Anopheles beklemishevi*, *Anopheles messae*, *Anopheles maculipennis*, *Culex territans*. Распространены на всей территории СЗРФ с показателем САТ выше 1560 °С (см. рис. 28).

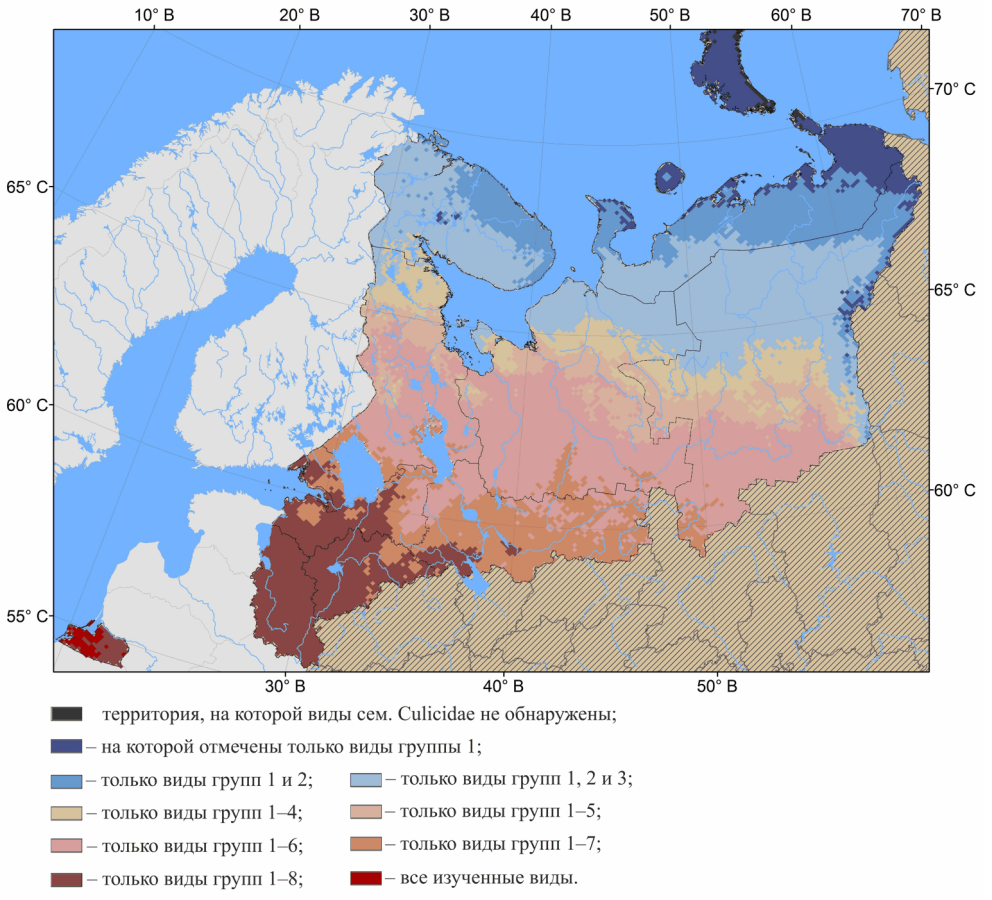

Рис. 28. Распространение видов сем. Culicidae на Северо-Западе России (см. легенду).

Объяснение состава и распространения групп 1–9 см. в тексте.

Aedes mercurator, *A. cyprius* и *A. euedes* известны из Ханты-Мансийского автономного округа и Якутии, *Anopheles messeae* – из Ханты-Мансийского автономного округа (Нижневартовск, 60°56′18.8″ N, 76°33′32.0″ E: Кухарчук, 1980, САТ 1712.5 °С), *Anopheles beklemishevi* – из Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского автономных округов (Хлызова, 2019), *Culex territans* – из Новосибирска (Кухарчук, 1980, САТ 2181.0 °С).

6. 36 видов: 32 вида групп 1–5, а также *Aedes behningi*, *A. annulipes*, *Culex torrentium* и *Anopheles claviger*. Распространены на всей территории СЗРФ с показателем САТ выше 1660 °С (см. рис. 28).

Aedes behningi известен из Ханты-Мансийского автономного округа, *A. annulipes* на территории Сибири и Дальнего Востока РФ не обнаружен. *Culex torrentium* отмечен в

Омской обл. (Хлызова, 2019), *Anopheles claviger* – в подзоне южной тайги и в лесостепной зоне Западной Сибири (Кухарчук, 1981).

7. 38 видов: 36 видов групп 1–6, а также *Culiseta fumipennis* и *Coquillettidia richiardii*. Распространены на всей территории СЗРФ с показателем САТ выше 1950 °С (см. рис. 28).

Culiseta fumipennis на территории Сибири и Дальнего Востока РФ не обнаружен. *Coquillettidia richiardii* известен из Ханты-Мансийского автономного округа (Октябрьский р-н, 62°17′52.8″ N, 66°4′10.4″ E: Полякова, 1970, САТ 1633.7 °С).

8. 42 вида: 38 видов групп 1–7, а также *Aedes geminus*, *A. geniculatus*, *Culex modestus* и *Culiseta annulata*. Распространены на всей территории СЗРФ с показателем САТ выше 2110 °С (см. рис. 28).

Culex modestus отмечен в Ханты-Мансийском автономном округе (Ханты-Мансийский р-н, 61°18′58.0″ N, 68°42′36.6″ E: Пустовалов, 1969, САТ 1741.5 °С) и в Якутии (г. Мирный). *Culiseta annulata* и *Aedes geniculatus* на территории Сибири и Дальнего Востока РФ не обнаружены.

9. 44 вида: 42 вида групп 1–8, а также *Anopheles atroparvus* и *Aedes rusticus*. Распространены на всей территории СЗРФ с показателем САТ выше 2720 °С (см. рис. 28). *Anopheles atroparvus* и *Aedes rusticus* на территории Сибири и Дальнего Востока РФ не обнаружены.

При рассмотрении местонахождений видов сем. Culicidae в СЗРФ и на прилегающих с запада и востока территориях мы отметили ряд ограничений в использовании показателя САТ для прогнозирования северной границы ареала (Айбулатов и др., 2021). Так, у некоторых видов кровососущих комаров места находок, соответствующие минимальным показателям САТ в СЗРФ, Фенноскандии и Западной Сибири, заметно различаются как по величине САТ, так и по географической широте (см. «Примечания» в видовых очерках). Указанные различия могут быть связаны с особенностями климата, растительности и ландшафтов СЗРФ и прилегающих территорий, а также со степенью изученности фаун сем. Culicidae в разных регионах.

Вычисление показателя САТ по отдельным месяцам в течение года позволило установить, что сравнение точек сбора из регионов с морским и внутриконтинентальным климатом не совсем корректно: предпочтительнее сравнивать территории, сходные по климатическим условиям. В условиях морского климата зимний сезон насчитывает довольно много дней с положительной среднесуточной температурой, что завышает показатель САТ, но многие виды сем. Culicidae в этот период находятся в зимней спячке, и на их развитие температура не оказывает большого влияния. Таким образом, имеет смысл использовать значение САТ не за весь год, а за тот период, когда вид не диапаузирует.

Температура воздуха в течение дня и температура воды в микроводоемах, в которых проходит развитие личинок, зачастую сильно отличаются от среднесуточной температуры воздуха, которая используется для вычисления САТ. Например, среднесуточной температуре 0 °С, как правило, соответствуют небольшие положительные температуры днем и отрицательные ночью, что допускает развитие личинок ряда видов кровососущих комаров. Температура воды в водоемах, где обитают личинки, нередко еще сильнее отличается от среднесуточной температуры воздуха: открытые микроводоемы

при хорошей освещенности могут быть гораздо теплее воздуха, но в затененных биотопах вода обычно холоднее.

Следует принимать во внимание, что величина САТ в отдельные годы может различаться, этот показатель в год с жарким летним периодом зачастую на несколько сотен градусов выше такового в год с более холодным летом. В связи с этим нами для точек сборов в Финляндии, Швеции и Норвегии вычислялся средний многолетний показатель САТ за 40–70 лет. Нельзя исключить, что упомянутые выше колебания температуры позволяют некоторым видам кровососущих комаров временно осваивать новые территории. Так, активно летающие имаго могут быть занесены потоками воздушных масс, и в течение относительно теплых лет возможно существование популяции на новом месте, но последующие более холодные годы обусловливают отступление вида на юг к исходным границам ареала.

Таким образом, при температурах окружающей среды, близких к пороговым показателям жизнедеятельности кровососущих комаров, следует с осторожностью использовать САТ в качестве характеристики, определяющей возможные границы ареала вида. В ходе проведенного нами анализа распространения некоторых видов сем. Culicidae коллекционный материал оказался ограничен небольшим набором регионов, что затруднило экстраполяцию границ ареала на основе только показателя САТ. Предпочтительно использовать дополнительные климатические показатели (не только температурные, но также влажность, освещенность и пр.), а проведение новых региональных исследований позволит собрать материал, который обеспечит возможность достоверного определения видов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Государственной темы «Пути формирования видового, таксономического и морфоэкологического разнообразия паразитических и кровососущих членистоногих» (Гос. регистрационный номер: АААА-А17-117030310209-7). Работа подготовлена с использованием уникальной коллекции Зоологического института РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адрианов С. И. 1953. Наблюдения над кровососущими комарами. Медицинская паразитология и паразитарные болезни **6**: 559–560.

Айбулатов С. В., Халин А. В., Филоненко И. В. 2021. Перспективы использования показателя сумма активных температур для анализа распространения кровососущих комаров (Diptera: Culicidae). В кн.: С. К. Черчесова (ред.). Проблемы водной энтомологии России и сопредельных территорий: Материалы VIII Всероссийского с международным участием научного симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Владикавказ: Издательско-полиграфический центр Северо-Осетинского государственного университета, с. 17–25.

Афонин А. Н., Грин С. Л., Дзюбенко Н. И., Фролов А. Н. 2008. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения. [Интернет-версия 2.0]. [http://www.agroatlas.ru/ru/about/index.html]. Дата обращения 14.11.2021.

Белова Ю. Н., Долганова М. Н., Колесова Н. С., Шабунов А. А., Филоненко И. В. 2008. Разнообразие насекомых Вологодской области. Вологда: Центр «Коперник», 368 с.

Белокур В. М. 1960. К фауне кровососущих двукрылых насекомых Ненецкого национального округа и северной части Коми АССР. Энтомологическое обозрение **39** (2): 404–409.

Бельтюкова К. Н., Митрофанова Ю. Г. 1971. Кровососущие насекомые (Diptera) кустарниковой тундры Полярного Урала. Ученые записки Пермского государственного университета **249**: 158–181.

Бреев К. А. 1950. О поведении кровососущих двукрылых и оводов при нападении их на северного оленя и ответных реакциях оленей. Паразитологический сборник Зоологического института Академии наук СССР **12**: 167–198.

Брюшинина Г. Т. 1971. Видовой состав и фенология основных компонентов гнуса в подзоне северной тайги Коми АССР. Труды Всесоюзного научно-исследовательского института ветеринарной медицины **40**: 204–208.

Георгиева Е. К. 2004. Роль солености в распространении полизонального комара *Aedes caspius* Pall (Diptera, Culicidae). Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: Московский государственный университет, 22 с.

Грачева Л. И., Шевкунова Е. А. 1959. Материалы по изучению кровососущих комаров на юге Архангельской области. Зоологический журнал **38** (11): 1751–1752.

Гуцевич А. В. 1934. О комарах из Хибинских гор. Паразитологический сборник Зоологического института Академии наук СССР **4**: 5–17.

Гуцевич А. В. 1948. Наблюдения над комарами в окрестностях Ленинграда. Труды Военно-медицинской академии им. Кирова **44**: 61–68.

Гуцевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. 1970. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 3, вып. 4. Комары сем. Culicidae. Л.: Наука, 384 с.

Ишмуратов И. Н. 1968. Двукрылые насекомые Ханты-Мансийского национального округа и особенности нападения их на пушных зверей, находящихся в клетках. В кн.: В. С. Ярных (ред.). Проблемы ветеринарной санитарии. Труды ВНИИВС. Т. 31. Москва: Росглавполиграфпром Комитета по печати при Совете Министров РСФСР, с. 23–29.

Кункова Е. В. 2000. К изучению фауны кровососущих комаров семейства Culicidae Валдайского национального парка. В кн.: Е. М. Литвинова, А. К. Юзбеков (составители). Материалы региональной научной конференции «Исследования на охраняемых территориях Северо-Запада России». Великий Новгород: Издательство Новгородского государственного университета, с. 332–333.

Кункова Е. В. 2003. К гидрофауне беспозвоночных солёных вод курорта «Старая Русса». В кн.: А. К. Юзбеков (ред.). Разнообразие, функционирование, продуктивность и охрана биосистем в Новгородской области: Материалы региональной научной конференции 10–11 дек. 2002 г. Великий Новгород: Новгородский государственный университет им. Ярослава Мудрого, с. 100–101.

Кункова Е. В., Кузьмина Е. Л. 2002. Морфологические особенности видов семейства Culicidae Новгородской области. В кн.: Т. К. Головко (ред.). Материалы докладов VIII молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар: с. 86–88.

Кункова Е. В., Федорова В. Г. 2003. Дополнение к фауне комаров сем. Culicidae (Diptera) Новгородской области. Паразитология **37** (2): 113–117.

Куприяшкин А. Г. 1992. Экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) лесотундры Таймыра. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Новосибирск: НИИ сельского хозяйства крайнего севера СО РАСХН, 20 с.

Кухарчук Л. П. 1980. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Сибири. Систематика. Новосибирск: Наука, 232 с.

Кухарчук Л. П. 1981. Экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Сибири. Новосибирск: Наука, 230 с.

Левенсон Е. Д., Виноградская О. И., Аптекарь С. А., Неценгевич М. Р. 1959. Особенности эпидемиологии малярии в Калининградской области. В кн.: Труды Института медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е. И. Марциновского, с. 137–177.

Лобкова М. П. 1956. Материалы по наблюдению над кровососущими комарами Карельской АССР. Ученые записки Петрозаводского университета **7** (3): 211–219.

Лобкова М. П. 1957. Условия нападения комаров на животных и человека в Карельской АССР. Ученые записки Петрозаводского университета **8** (3): 166–182.

Лобкова М. П. 1964. Некоторые данные по распространению комаров (подсемейство Culicinae) в Карелии. В кн.: А. С. Лутта (ред.). К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. М.; Л.: Наука, с. 108–119.

Лобкова М. П. 1965. Фауна кровососущих комаров (подсем. Culicinae) Карельской АССР. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Петрозаводск: Петрозаводский государственный университет им. О. В. Куусинена, 24 с.

Лобкова М. П., Макарова М. П. 1961. Морфологические изменения личинок по стадиям у некоторых видов комаров подсемейства Culicinae. В кн.: А. С. Лутта (ред.). Труды Карельского филиала Академии наук СССР. Вып. 30. Вопросы паразитологии Карелии. Петрозаводск: Государственное издательство Карельской АССР, с. 129–142.

Медведев С. Г., Матов А. Ю. 1999. Фауна клещей и кровососущих насекомых юго-запада Псковской области. Природа Псковского края **8**: 3–13.

Мезенев Н. П. 1972. Комплекс гнуса в северных районах Таймыра. В кн.: А. И. Черепанов (ред.). Зоологические проблемы Сибири (Материалы IV совещания зоологов Сибири). Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, с. 140–142.

Мирзаева А. Г., Петрожицкая Л. В., Глущенко Н. П., Кухарчук Л. П. 1984. Биоценотические связи и черты адаптации кровососущих двукрылых в тундрах Ямала. В кн.: О. А. Скарлато (ред.). Доклады конференции «Двукрылые фауны СССР и их роль в экосистемах». Л.: Зоологический институт АН СССР, с. 76–78.

Мончадский А. С. 1950. Нападение комаров на человека в природных условиях Субарктики и факторы, его регулирующие. Паразитологический сборник Зоологического института АН СССР **12**: 123–166.

Остен-Сакен Р. Р. 1858. Очерк современного состояния познания энтомологической фауны окрестностей Санкт-Петербурга. Журнал Министерства народного просвещения **48** (2): 166.

Остроушко Т. С. 1965. К фауне и биологии кровососущих комаров и мокрецов Интинского района Коми АССР. Известия Коми филиала Всесоюзного Географического общества **10**: 128–131.

Остроушко Т. С. 1986. Кровососущие комары средней тайги Коми. Труды Коми филиала АН СССР **74**: 61–71.

Панюкова Е. В. 2018. Фауна кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) Печоро-Илычского заповедника Республики Коми. Паразитология **52** (6): 476–484. https://doi.org/10.1134/S0031184718060054

Панюкова Е. В., Богомолова Ю. М. 2019. Эктопаразиты острова Матвеев заповедника «Ненецкий»: первые сведения о кровососущих комарах (Diptera: Culicidae) на лежбище атлантических моржей (*Odobenus rosmarus* Linnaeus, 1758). Материалы III международного паразитологического симпозиума «Современные проблемы общей и частной паразитологии». СПб.: Издательство Санкт-Петербургской государственной академии ветеринарной медицины, с. 218–220.

Панюкова Е. В., Медведев С. Г. 2006. Видовой состав и экологические особенности кровососущих комаров рода *Ochlerotatus* (группа видов *cantans* и *dorsalis*) (Dipera: Culicidae) Новгородской обл. Паразитология **40** (6): 512–526.

Панюкова Е. В., Медведев С. Г. 2007. Видовой состав и экологические особенности кровососущих комаров рода *Ochlerotatus* (группа видов *communis*) (Diptera: Culicidae) Новгородской обл. Паразитология **41** (3): 223–234.

Панюкова Е. В., Остроушко Т. С. 2017. Фауна европейского северо-востока России. Кровососущие комары (Diptera: Culicidae). Т. 11, ч. 2. М.: Товарищество научных изданий КМК, 209 с.

Петручук О. Е. 1973. Особенности экологии комаров рода *Aedes* северо-западной Якутии (г. Мирный), как основа разработки комплекса мероприятий по борьбе с ними. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: Центральный НИИ эпидемиологии, 21 с.

Полевой А. В. 2006. Новые данные по фауне двукрылых (Diptera) заповедника «Кивач». Труды Карельского научного центра РАН 10: 95–104.

Полякова П. Е. 1968. Кровососущие комары (Diptera, Culicinae) северотаежной подзоны. Известия Сибирского отделения АН СССР **10** (2): 108–113.

Полякова П. Е. 1970. Материалы по фауне кровососущих комаров (Diptera, Culicinae) Севера Сибири. В кн.: А. И. Черепанов (ред.). Фауна Сибири. Сборник БИН СО АН СССР. Новосибирск: Наука, с. 132–137.

Полякова П. Е., Боброва С. И., Гомоюнова Н. П. 1973. Фауна и экология кровососущих двукрылых насекомых центральной части Колымской низменности. Известия Сибирского отделения АН СССР **225** (3): 90–99.

Потапов А. А., Богданова Е. Н., Владимирова В. В. 1972. Фауна, сезонный и суточный ход активности кровососущих двукрылых насекомых в Удорском районе Коми АССР (по наблюдениям 1970 г.). Медицинская паразитология и паразитарные болезни **41** (1): 21–25.

Потапова Н. К. 2012. Фауна кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) заболоченных земель Якутска. В кн.: С. А. Белокобыльский (ред.). Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества. СПб.: Галаника, с. 362.

Потапова Н. К. 2015. Фауна кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) и особенности их распределения по регионам Якутии. Евразиатский энтомологический журнал **14** (2): 162–170.

Пустовалов И. Н. 1969. К фауне кровососущих комаров Ханты-Мансийского национального округа. В кн.: Вопросы краевой инфекционной патологии: материалы научно-практической конференции, посвященной 30-летию учения академика Е. Н. Павловского. Тюмень, с. 50–51.

Ремм Х. Я. 1957. Материалы по фауне и экологии комаров (Diptera, Culicidae) Эстонской ССР. Энтомологическое обозрение **36** (1): 148–160.

Румш Л. Т. 1948. Комары Севера СССР. Паразитологический сборник **10**: 87–95.

Соловей В. Я., Лиходед В. Г. 1966. К фауне и экологии кровососущих двукрылых (Diptera) северо-западной части Мурманской области. Энтомологическое обозрение **45** (3): 565–569.

Сусло Д. С. 2019. Фауна кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) Беларуси. Паразитология **53** (5): 399–415. https://doi.org/10.1134/S0031184719050041.

Тальдрик А. А. 1967. Кровососущие двукрылые восточных районов Ленинградской области и защита от них крупного рогатого скота (бетимином и карбоксилом). Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата ветеринарных наук. Л.: Ленинградский ветеринарный институт, 17 с.

Тамарина Н. А., Александрова К. В. 1974. О кровососущих комарах (Diptera: Culicidae) побережья Белого моря. I. Обзор видов. Научные доклады высшей школы. Биологические науки **8**: 16–21.

Федоров В. Г. 1969. Видовой состав кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Ленинграда. Медицинская паразитология и паразитарные болезни **38** (6): 720–723.

Федоров В. Г. 1983. Некоторые материалы по кровососущим комарам (Diptera, Culicidae) Ленинграда и его окрестностей. Паразитологический сборник **31**: 62–75.

Федорова В. Г. 1977. Фауна и экология окрыленных кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Новгородской области. Медицинская паразитология и паразитарные болезни **46** (5): 574–580.

Халин А. В., Айбулатов С. В. 2019. Фауна кровососущих насекомых комплекса гнуса (Diptera) Северо-Западного региона России. III. Кровососущие комары (Culicidae). Паразитология **53** (4): 307–341. https://doi.org/10.1134/S0031184719040045

Халин А. В., Айбулатов С. В., Филоненко И. В. 2021 Распространение кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) на Северо-западе России: виды родов *Anopheles* Meigen, *Coquillettidia* Dyar, *Culex* L. и *Culiseta* Felt. Энтомологическое обозрение **100** (2): 272–297. https://doi.org/10.31857/S0367144521020039

Халин А. В., Горностаева Р. М. 2008. К таксономическому составу кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) мировой фауны и фауны России (критический обзор). Паразитология **42** (5): 360–381.

Хлызова Т. А. 2019. Обзор фауны кровососущих комаров (Diptera: Culicidae) Тюменской области России и сопредельных территорий. Кавказский энтомологический бюллетень **15** (2): 387–399. https://doi.org/10.23885/181433262019152-387399

Хумала А. Э., Полевой А. В. 2009. В. К фауне насекомых юго-востока Карелии. Труды Карельского научного центра РАН 4: 53–75.

Четверикова Т. Г. 2014. Кровососущие двукрылые (Diptera: Culicidae, Tabanidae) охранной зоны и прилегающих территорий заповедника «Полистовский». В кн.: С. Ю. Игошева (ред.). Современные тенденции развития особо охраняемых природных территорий. Материалы научно-практической конференции, посвящённой 20-летию Государственного природного заповедника «Полистовский». Великие Луки: с. 203–209.

Четверикова Т. Г., Егорова М. А. 2010. Кровососущие комары (Diptera: Culicidae) Плесецкого района Архангельской области. В кн.: К. Г. Боголицын (ред.). Материалы международного симпозиума 6–10 июня 2010 г. Экология арктических и приарктических территорий. Архангельск: с. 332–335.

Шарков А. А. 1976. Видовой состав и особенности распространения кровососущих комаров в Мурманской области. В кн.: А. С. Лутта (ред.). Паразитологические исследования в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, с. 62–67.

Шарков А. А. 1980. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Мурманской области. Петрозаводск: издательство «Карелия», 96 с.

Шарков А. А. 1982. Особенности распространения комаров (Culicidae) в Архангельской и Вологодской областях. Медицинская паразитология и паразитарные болезни **51** (1): 51–54.

Шингарева А. И. 1926. Заболеваемость малярией в районе Мурманской железной дороги. Медицинский журнал **3**: 43–56.

Штакельберг А. А. 1937. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 3, вып. 4. Семейство Culicidae. М.; Л.: Издательство АН СССР, 257 с.

Becker N., Petric D., Zgomba M., Boase C., Madon M., Dahl C., Kaiser A. 2010. Mosquitoes and Their Control. Second Edition. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer, 608 p. https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-540-92874-4

Bernotiene R. 2012. The fauna and seasonal activity of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in the Curonian Spit (Russia, Lithuania). European Mosquito Bulletin (Journal of the European Mosquito Control Association) **30**: 72–78.

Blended ECA dataset. European Climate Assessment & Dataset [URL: https://www.ecad.eu/dailydata/index.php (дата обращения: 14.11.2021)]

Blomgren E., Hesson J. C., Schäfer M. L., Lundström J. O. 2018. Pest occurrence of *Aedes rossicus* close to the Arctic Circle in northern Sweden. Journal of Vector Ecology **43** (1): 36–43.

Culverwell C. L. 2018. A report on the mosquitoes of mainland Åland, southwestern Finland and revised list of Finnish mosquitoes. Medical and Veterinary Entomology **32** (2): 145–154. https://doi.org/10.1111/mve.12272

Culverwell C. L., Uusitalo R. J., Korhonen E. M., Vapalahti O. P., Huhtamo E., Harbach R. E. 2021. The mosquitoes of Finland: updated distributions and bionomics. Medical and Veterinary Entomology **35** (1): 1–29. https://doi.org/10.1111/mve.12475

Dahl C. 1975. Culicidae (Diptera, Nematocera) of the Baltic Island of Oland. Entomologisk Tidskrift **96** (3–4): 77–96.

Dahl C. 1977. Taxonomy and geographic distribution of Swedish Culicidae (Diptera. Nematocera). Entomologia Scandinavica **8**: 59–69.

Hubálek Z. 2008. Mosquito-borne viruses in Europe. Parasitology Research **103**: 29–43. https://doi.org/10.1007/s00436-008-1064-7

Jakovlev J., Polevoi A., Humala A. 2014. Insect fauna of Zaonezhye Peninsula and adjacent islands. In: T. Lindholm, J. Jakovlev, A. Kravchenko (eds). Biogeography, Landscapes, Ecosystems and Species of Zaonezhye Peninsula, in Lake Onega, Russian Karelia. Helsinki: Finnish Environment Institute, p. 257–311.

Khalin A. V., Aibulatov S. V. 2021. Northernmost records of the mosquito species (Diptera: Culicidae) in the Northwestern Russia. Zoosystematica Rossica **30** (1): 46–63 https://doi.org/ 10.31610/zsr/2021.30.1.46

Klein Tank A., Wijngaard J., Können G., Böhm R., Demarée G., Gocheva A., Mileta M., Pashiardis S., Hejkrlik L., Kern-Hansen C., Heino R., Bessemoulin P., Müller-Westermeier G., Tzanakou M., Szalai S., Pálsdóttir T., Fitzgerald D., Rubin S., Capaldo M., Maugeri M., Leitass A., Bukantis A., Aberfeld R., van Engelen A., Forland E., Mietus M., Coelho F., Mares C., Razuvaev V., Nieplova E., Cegnar T., Antonio López J., Dahlström B., Moberg A., Kirchhofer W., Ceylan A., Pachaliuk O., Alexander L., Petrovic P. 2002. Daily surface air temperature and precipitation dataset 1901–1999 for European Climate Assessment (ECA). International Journal of Climatology **22** (12): 1441–1453. https://doi.org/10.1002/joc.773

Kozlov M. V., Brodskaya N. K., Haarto A., Kuusela K., Schafer M., Zverev V. 2005. Abundance and diversity of human-biting flies (Diptera: Ceratopogonidae, Culicidae, Tabanidae, Simuliidae) around a nickel-copper smelter at Monchegorsk, northwestern Russia. Journal of Vector Ecology **30** (2): 263–271.

Lundström J. O., Schäfer M. L., Hesson J. C., Blomgren E., Lindström A., Wahlqvist P., Halling A., Hagelin A., Ahlm C., Evander M., Broman T., Forsman M., Persson Vinnersten T. Z.. 2013. The geographic distribution of mosquito species in Sweden. Journal of the European Mosquito Control Association **31**: 21–35.

Mehl R. 1996. Culicidae Stikkmygg. In: K. Aagaard, D. Dolmen (eds). Limnofauna Norvegica: katalog over norsk ferskvannsfauna. Trondheim: Tapir, p. 202–205.

Möhlmann T. W. R., Wennergren U., Tälle M., Favia G., Damiani C., Bracchetti L., Koenraadt C. J. M. 2017. Community analysis of the abundance and diversity of mosquito species (Diptera: Culicidae) in three European countries at different latitudes. Parasites and Vectors **10** (1): 1–12. https://doi.org/10.1186/s13071-017-2481-1

Natvig L. R. 1948. Contributions to the knowledge of the Danish and Fennoscandian mosquitoes – Culicini. Norsk Entomologisk Tidsskrift, Supplement **1**: 1–567.

Pakalniskis S., Bernotiene R., Lutovinovas E., Petrasiunas A., Podenas S., Rimsaite J., Saeter O. A., Spungis V. 2006. Checklist of Lithuanian Diptera. New and rare for Lithuania insect species **18**: 16–154.

Robert V., Günay F., Le Goff G., Boussès P., Sulesco T., Khalin A., Medlock J. M., Kampen H., Petrić D., Schaffner F. 2019. Distribution chart for Euro-Mediterranean mosquitoes (western Palaearctic region). Journal of the European Mosquito Control Association **37**: 1–28.

Sack P. 1923. Dipteren aus Nowaja Semlja. In: O. Holtendahl (ed.). Report of the scientific results of the Norwegian expedition to Novaya Zemlya 1921. Vol. 15. Oslo: Det norske videnskaps-akademi, p. 1–10.

Schäfer M., Lundsrtöm J. O. 2001. Comparison of Mosquito (Diptera: Culicidae). Fauna characteristics of forested wetlands in Sweden. Annals of the Entomological Society of America **94** (4): 576–582. https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0576:COMDCF]2.0.CO;2

Spungis V. 2000. A checklist of Latvian mosquitoes (Diptera, Culicidae). European Mosquito Bulletin **6**: 8–11.

Utrio P. 1977. A checklist of Finnish mosquitoes (Diptera, Culicidae), including *Aedes annulipes*, new to Finland. Notulae Entomologicae **57**: 130–132.

Wilkerson R. C., Linton Y.-M., Fonseca D. M., Schultz T. R., Price D. C., Strickman D. A. 2015. Making mosquito taxonomy useful: A stable classification of tribe Aedini that balances utility with current knowledge of evolutionary relationships. PLoS One **10** (7): 1–26. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133602

MOSQUITO DISTRIBUTION IN NORTHWESTERN RUSSIA: *AEDES* MEIGEN SPECIES (DIPTERA, CULICIDAE)

A. V. Khalin, S. V. Aibulatov, I. V. Filonenko

Key words: mosquitoes, distribution, Northwestern Russia, sum of active temperatures above 0 °C, Diptera, Culicidae, *Aedes*.

SUMMARY

Records of 31 *Aedes* species (Diptera: Culicidae) in Northwestern Russia are reviewed and mapped. Comparison of the species records and the values of the sum of active temperatures above 0 °C for the collection localities was used to extrapolate the northern distribution boundaries of mosquitoes in Northwestern Russia. The position of the northern range boundaries of mosquito species was analyzed, based on which, the species were included into nine distributional groups.

*УДК 595.768.24: 630*453*

МИКОБИОТА КОРОЕДОВ РОДА *IPS* DEGEER, 1775 (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE: IPINI) И ЕЕ ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© 2021 г. М. О. Романенко,[1, 2*] Дж. А. Угву,[3, 4] Л. О. Иващенко[1***]**

[1] Белорусский государственный технологический университет
ул. Свердлова, 13а, Минск, 220006 Республика Беларусь
[2] Latvian State Forest Research Institute «Silava»
111 Rigas str., Salaspils, LV-2169 Latvia
*e-mail: Romina_mo@bk.ru (автор, ответственный за переписку),
***e-mail: lyba281997@mail.ru
[3] Forestry Research Institute of Nigeria
PMB 5054, Jericho, Ibadan, Oyo State, Nigeria
[4] Department of Forest Sciences, University of Helsinki
P.O. Box 27, FIN-00014 Helsinki, Finland
**e-mail dr.amaka2013@gmail.com

Поступила в редакцию 27.04.2021 г.
После доработки 12.07.2021 г.
Принята к публикации 12.07.2021 г.

Рассмотрена микобиота короедов рода *Ips* DeGeer, 1775 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Ipini) на основе трех основных типов тесного взаимодействия грибов и короедов. Приведен на основе литературных данных список фитопатогенных грибов, ассоциированных с настоящми короедами рода *Ips*. Особое внимание в статье уделяется видам короедов – переносчикам возбудителей болезней древесных растений и деревоокрашивающих грибов из родов *Ophiostoma* Syd. et P. Syd., *Ceratocystis* Ellis et Halst., *Ceratocystiopsi*s (Siemaszko) H. P. Upadhyay et W. B. Kendr., *Grosmannia* (Grosmann) Goid., *Endoconidiophora* Münch и *Fusarium* Link. Проанализированы основные энтомопатогенные грибы (*Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin), которые показали высокую эффективность при использовании их в биологическом контроле насекомых-вредителей.

Ключевые слова: *Ips*, микобиота, амброзиальная микофлора, Ophiostomataceae, паразитизм грибов.

DOI: 10.31857/S0367144521040067

Микробиом короедов образован грибами, бактериями, нитчатыми нематодами и их комбинациями (Clayton et al., 2015). Грибной компонент микробиома, как доминирующий, изучен наиболее полно и диагностируется на экзоскелете, в кишечнике и гемоцеле насекомых (Douglas, 2015).

Несмотря на широкую изученность микофлоры короедов рода *Ips*, остается ряд вопросов: какой из грибных компонентов связан с короедом перманентно, а какой временно? Какие взаимосвязи могут быть полезными или вредными для приспособленности как короедов, так и грибов в биокомплексе «грибы–короед-переносчик–растение-хозяин»?

Об актуальности исследований комплекса «короеды–грибы» свидетельствует последняя волна усыхания насаждений от короеда-типографа, которая началась в 2012 г. и к середине 2018 г. приняла характер «биологического пожара». Страны Центральной Европы, включая Германию, Австрию, Чехию и Польшу, сообщали о массовых повреждениях лесов – около 40 млн м^3 древесины в 2018 г. Ущерб несут и другие страны, включая Россию (Malakhova et al., 2015; Selikhovkin et al., 2017), Белоруссию (Кухта и др., 2014), Францию, Швейцарию и Великобританию. Национальное агентство лесного хозяйства Франции оценивает ущерб от усыхания лесов в 2018–2019 гг. в размере от 60 до 100 млн м^3 древесины. В Чехии усыхание лесов от короеда-типографа в 2019 г. достигло кульминации – почти 100 млн м^3 древесины было заготовлено за последнее десятилетие из-за повреждения древостоев короедом, и более половины этого объема было добыто за последние четыре года (Toth, 2020). Пораженная короедами и грибами древесина в настоящее время продается по всей Европе.

Взгляды на ассоциации «насекомые-ксилофаги–грибы» в последние десятилетия часто изменялись, однако основные типы тесного взаимодействия грибов и короедов рода *Ips* (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae: Ipini) можно объединить в три классические группы:

1) использование короедами амброзиальных грибов для питания;

2) перенос короедами грибов – возбудителей болезней древесных растений и деревоокрашивающих грибов;

3) паразитизм грибов на короедах.

Два первых типа напоминают симбиоз, в том числе и мутуализм; есть в этих отношениях и признаки комменсализма, когда выгоду получает только одна сторона без вреда или выгоды для другой.

Считается, что с каждым видом короедов связан четко определенный комплекс грибов, который сохраняется в популяции насекомого в течение сезона и ряда лет и даже остается постоянным при переходе короеда с одной кормовой породы на другую (Kaarik, 1975).

Использование короедами амброзиальных грибов для питания

Амброзиальная микофлора короедов рода *Ips* изучена довольно слабо и не является абсолютно необходимой для развития личинок. Сама по себе амброзия представляет собой пленку, образующуюся на стенках ходов короедов, которую эти насекомые потребляют при питании. Амброзия в течение нескольких дней формирует в ходах короеда в тканях живого дерева питательный слой, который состоит преимущественно из спороносящих структур грибов и служит основным источником пищи для взрослых короедов и их личинок. Считается, что в состав амброзии входят дрожжи и несовершенные грибы из класса *Deuteromycetes*: рода *Ambrosiella* Brader ex Arx et Hennebert

(Kinuura, 1995), *Monacrosporium ambrosium* Gadd et Loos, *Ambrosiella xylebori* Brader ex Arx et Hennebert, *Cephalosporium* Corda (Batra, 1985), а также роды *Pichia* E. C. Hansen, *Hansenula* Syd. et P. Syd. и другие (Густелева, Исаев, 1982).

Одну из самых полных классификаций пищевых режимов ксилофагов, связанных с использованием амброзиальных грибов, предложил Б. М. Мамаев (Мамаев, 1977), выделивший четыре их основные группы.

Ферментативная ксилофагия. Личинки заселяют сравнительно свежую кору и древесину, прокладывая ходы, забитые буровой мукой. Они обладают наиболее полным набором ферментов, способных переваривать клетчатку и гемицеллюлозу, и не связаны с определенными видами грибов.

Амброзийная ксиломицетофагия. Личинки обитают в свободных от трухи ходах, на стенках которых развиваются грибы. Эти грибы составляют основную часть рациона, а древесина хотя и заглатывается, но слабо переваривается в связи с неполным набором ферментов.

Деструктивная ксиломицетофагия. Личинки прокладывают ходы, забитые опилками и экскрементами, и заглатывают древесину или кору, пронизанную мицелием грибов и уже в какой-то степени ими разрушенную. Некоторые представители этой группы заносят споры грибов в древесину в период откладки яиц, у других возникает трофическая связь с определенными видами дереворазрушающих грибов, встречающихся в древесине в естественных условиях.

Сапроксилофагия. Личинки питаются разрушенной грибами древесиной (сукцессия грибов в древесине уже завершается, обильны остатки отмершего мицелия). Древесина переваривается в кишечнике личинок с помощью экстрацеллюлярных внутрикишечных симбионтов.

В публикациях упоминаются следующие виды короедов рода *Ips*, ассоциированные с амброзиальными грибами (без указания состава амброзиальной микофлоры): *Ips avulsus* (Eichhoff, 1868), *I. apache* (Lanier, 1991), *I. bonanseai* (Hopkins, 1905), *I. borealis* (Swaine, 1911), *I. calligraphus* (Germar, 1824), *I. chinensis* (Kurenzov et Kononov, 1966), *I. cribricollis* (Eichhoff, 1869), *I. hauseri* (Reitter, 1894), *I. hoppingi* (Lanier, 1970), *I. integer* (Eichhoff, 1869), *I. lecontei* (Swaine, 1924), *I. montanus* (Eichhoff, 1881), *I. perroti* (Swaine, 1915), *I. woodi* (Thatcher, 1965) (Wood, 1982; Cognato, 2015; Kirkendall, 2015; Vissa, Hofstetter, 2017; Birkemoe et al., 2018).

Короеды как переносчики грибов – возбудителей болезней древесных растений и деревоокрашивающих грибов

Существует немало достоверных свидетельств развития комплексов грибов в ходах короедов, что позволяет говорить о существовании определенных групп фитопатогенных грибов, переносимых тем или иным короедом (табл. 1). Этот тип взаимодействия можно разделить в свою очередь на несколько направлений (Линдеман, 2004).

1. Перенос короедами патогенов, преимущественно возбудителей сосудистых заболеваний, способных вызвать гибель здорового дерева.

2. Перенос менее агрессивных патогенов, преимущественно сумчатых и несовершенных деревоокрашивающих грибов. Эти грибы иногда при массовом заселении

Таблица 1. Короеды и ассоциированные с ними офиостомоидные грибы

Вид короеда	Ассоциированные грибы	Число видов	Литературный источник
Ips acuminatus (Gyllenhal, 1827)	*Graphium* Corda sp. 1, *Graphilbum* H. P. Upadhyay et W. B. Kendr. sp. 1, *G. rectangulosporium* (Ohtaka, Masuya et Yamaoka) Z. W. de Beer et M. J. Wingf., *Grosmannia olivacea* (Math.-Käärik) Zipfel, Z. W. de Beer et M. J. Wingf., *Ophiostoma minus* (Hedgc.) Syd. et P. Syd., *O. macrosporum* (Francke-Grosm.) Z. W. de Beer et M. J. Wingf., *O. acarorum* R. Chang et Z. W. de Beer, *O. ips* (Rumbold) Nannf., *O. pallidulum* Linnakoski, Z. W. de Beer et M. J. Wingf., *O. piceae* (Münch) Syd. et P. Syd., *O. brunneociliatum* Math.-Käärik, *O. clavatum* Math.-Käärik, *Ceratocystis montium* (Rumbold) J. Hunt et Lloydia, *Leptographium serpens* (Goid.) Siemaszko, *L. procerum* (W. B. Kendr.) M. J. Wingf., *L. lundbergii* Lagerb. & Melin, *L. wingfieldii* M. Morelet, *L. guttulatum* M. J. Wingf. & K. Jacobs	17	Villari et al., 2013; Siitonen, 2014; Waalberg, 2015; Chang et al., 2017; Davydenko et al., 2017; Aas et al., 2018
Ips amitinus (Eichhoff, 1872)	*Ceratocystiopsis minuta* (Siemaszko) H. P. Upadhyay & W. B. Kendr., *Endoconidiophora polonica* (Siemaszko) Z. W. de Beer, *Graphium fimbriisporum* (M. Morelet) K. Jacobs, Kirisits & M. J. Wingf., *Grosmannia penicillata* (Grosmann) Goid., *G. cucullata* (H. Solheim) Zipfel, Z. W. de Beer & M. J. Wingf., *G. piceiperda* (Rumbold) Goid., *Ophiostoma brunneociliatum*, *O. bicolor* R. W. Davidson & D. E. Wells, *O. piceae*, *O. fuscum* Linnakoski, Z. W. de Beer & M. J. Wingf.	10	Nève Repe et al., 2018
Ips avulsus (Eichhoff, 1868)	*Ophiostoma ips*	1	Klepzig et al., 2001; Vissa, Hofstetter, 2017
Ips cembrae (Heer, 1836)	*Ceratocystis polonica* (Siemaszko) C. Moreau, *C. laricicola* Redfern & Minter, *Ophiostoma penicillatum* (Grosmann) Siemaszko, *O. breviusculum* W. Hsin Chung, Yamaoka, Uzunovic & J. J. Kim, *O. rufum* (Jankowiak), *O. piceae*	6	Пашенова и др., 1995; Jankowiak, 2004; Афанасова, 2009; Пашенова, Баранчиков, 2015; Aas et al., 2018
Ips confusus (LeConte, 1876)	*Ophiostoma ips*	1	Pfammatter et al., 2016

Ips emarginatus (LeConte, 1876)	*Ophiostoma ips*	1	Six, Bentz, 2003
Ips grandicollis (Eichhoff, 1868)	*Ophiostoma ips*	1	Yousuf et al., 2014; Pfammatter et al., 2016; Yousuf et al., 2018
Ips hunter (Swaine, 1917)	*Ophiostoma bicolor*	1	Davidson, 1955
Ips knausi (Swaine, 1915)	*Graphium* sp.	1	Livingston et al., 1983
Ips perturbatus (Eichhoff, 1869)	*Leptographium abietinum* (Peck) M. J. Wingf., *L. hughesii* K. Jacobs, M. J. Wingf. & T. C. Harr., *L. fruticetum* Alamouti, J. J. Kim & C. Breuil	3	Alamouti et al., 2006
Ips pini (Say, 1826)	*Ophiostoma bicolor*, *O. piceaperdum* (Rumbold) Arx, *O. ips*, *L. abietinum*	4	Haberkern et al., 2002; Six, Bentz, 2003
Ips schmutzenhoferi (Holzschuh, 1988)	*Ceratocystis* sp., *Ceratocystiopsis minuta* (Siemaszko) H. P. Upadhyay & W. B. Kendr, *C. bhutanensis* Van Wyk, Wingf. & Kirisits, *Ceratocystiopsis* sp. H. P. Upadhyay & W. B. Kendr., *Leptographium* sp. 1, *Leptographium* sp. 2, *Ophiostoma* sp. 1, *O. ainoae*, *O. cucullatum*, *O. piceae*, *Pesotum* J. L. Crane & Schokn. sp.	11	Kirisits et al., 2002; Van Wyk et al., 2004
Ips sexdentatus (Boerner, 1767)	*Ophiostoma ips*, *O. tingens* (Lagerb. & Melin) Z. W. de Beer & M. J. Wingf., *O. clavatum* Math.-Käärik, *O. floccosum* Math.-Käärik, *O. minus*, *O. brunneociliatum*, *O. ainoae*, *O. araucariae* (Butin) de Hoog & R. J. Scheff., *O. abietinum*, *O. rectangulosporium* Ohtaka, Masuya & Yamaoka, *O. japonicum* Yamaoka & M. J. Wingf., *O. obscura* (= *Geosmithia obscura* M. Kolarík, Kubátová & Paoutová), *O. olivaceum*, *O. piceae*, *O. piceaperdum*, *O. pluriannulatum*, *O. quercus* (Georgev.) Nannf., *O. rectangulosporium* Ohtaka, Masuya & Yamaoka, *O. stenoceras* (Robak) Melin & Nannf., *Ophiostoma* sp., *Ceratocystiopsis minuta* (Siemaszko) H. P. Upadhyay & W. B. Kendr., *Graphium pseudormiticum* M. Mouton & M. J. Wingf., *G. olivacea*, *Graphium* sp., *Leptographium truncatum* (M. J. Wingf. & Marasas) M. J. Wingf., *L. guttulatum* M. J. Wingf. & K. Jacobs, *L. procerum* (W. B. Kendr.) M. J. Wingf., *Leptographium* sp., *Pesotum fragrans* Math.-Käärik) G. Okada & Seifert, *Ambrosiella ips* (J. G. Leach, L. W. Orr & C. M. Chr.) L. R. Batra, *Ambrosiella tingens* (Lagerb. & Melin) L. R. Batra	31	Пашенова и др., 2002; Jankowiak, 2004; Linnakoski et al., 2010; Jeger et al., 2017

Таблица 1. (*продолжение*)

Вид короеда	Ассоциированные грибы	Число видов	Литературный источник
Ips shangrila (Cognato et Sun, 2007)	*Ophiostoma shangrilae* M. L. Yin, Z. W. de Beer & M. J. Wingf., *O. poligraphi* M. L. Yin, Z. W. de Beer & M. J. Wingf.	2	Wang et al., 2020
Ips subelongatus (Motschulsky, 1860)	*Ophiostoma genhense* Z. Wang & Q. Lu, *O. hongxingense* Z. Wang & Q. Lu, *O. rufum O. breviusculum*, *O. lotiforme* Z. Wang & Q. Lu, *O. minus*, *O. peniculi* Z. Wang & Q. Lu, *O. pseudobicolor* Z. Wang & Q. Lu, *O. subelongati* Z. Wang & Q. Lu *O. xinganense*, *Ophiostoma* sp., *Ceratocystiopsis pallidobrunnea* (Olchow. & J. Reid) H. P. Upadhyay, *Leptographium zhangii* X. W. Liu, Q. Lu & X.Y. Zhang, *Endoconidiophora fujiensis* (M. J. Wingf., Yamaoka & M. Marín) Z. W. de Beer, T. A. Duong & M. J. Wingf.	14	Aas et al., 2018; Fang et al., 2020; Wang et al., 2020
Ips typographus (Linnaeus, 1758)	*Endoconidiophora polonica*, *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka & Masuya) Masuya & Yamaoka, *G. cucullata* (H. Solheim) Zipfel, Z. W. de Beer & M. J. Wingf., *G. europhioides* (E. F. Wright & Cain) Zipfel, Z. W. de Beer & M. J. Wingf., *G. olivacea*, *G. penicillata* (Grosmann) Goid., *G. piceiperda* (Rumbold) Goid., *G. abieticola* (Yamaoka & Masuya) Masuya & Yamaoka, *Graphium fimbriisporum* (M. Morelet) K. Jacobs, Kirisits & M. J. Wingf., *Graphilbum microcarpum* (Yamaoka & Masuya) Z. W. de Beer & M. J. Wingfield, *G. pseudormiticum* M. Mouton & M. J. Wingf., *Ceratocystis polonica*, *Leptographium taigense* Linnakoski, Z. W. de Beer & M. J. Wingf., *Leptographium* sp., *Ophiostoma ainoae*, *O. bicolor*, *O. brunneociliatum*, *O. davidsonii* (Olchow. & J. Reid) H. Solheim, *O. europhioides* (E. F. Wright & Cain) H. Solheim, *O. floccosum* Math.-Käärik, *O. nikkoense* Yamaoka & Masuya, *O. piceae*, *O. piceaperdum*. *O. polonicum*, *O. subalpinum* Ohtaka & Masuya, *O. tetropii* Math.-Käärik	25	Solheim, 1992; Пашенова и др., 2002; Wermelinger, 2004; Sallé et al., 2005; Jurc, Milijasevic 2006; Sallé et al., 2008; Persson et al., 2009; Пашенова, Баранчиков 2015; Kandasamy et al., 2016; Linnakoski et al., 2016; Yamaoka, 2017; Schroeder, 2018; Леднев и др., 2019; Zhao et al., 2019; Kelsi, 2020

ксилофагов и здоровых деревьев способны вызывать гибель обратимо ослабленных деревьев.

Широко распространенная связь между короедами и грибами является одним из самых интересных примеров симбиоза в природе. Наиболее показательны ассоциации короедов с грибами из сем. Ophiostomataceae Nanf. Эти грибы вызывают заболонные окраски заготовленной древесины (чаще встречается порок древесины под названием синева, рис. 1) и опасные болезни – сосудистые микозы, приводящие к быстрому и массовому усыханию и гибели древостоев, чем наносят существенный экономический ущерб лесному хозяйству и деревообрабатывающей отрасли.

Сосудистые микозы у хвойных деревьев вызывают в основном грибы родов *Ceratocystis* Ellis et Halst., *Ceratocystiopsis* H. P. Upadhyay et W. B. Kendr., *Ophiostoma*

Рис. 1. Синева древесины, вызванная офиостомоидными грибами в ходах *Ips acuminatus* Gyll. на *Pinus sylvestris* L. Фотографии М. Романенко.

Syd. et P. Syd. и *Graphium* Corda. Именно эти грибы сем. *Ophiostomataceae* вызывают вилт (увядание) деревьев, что благоприятствует развитию и питанию насекомых-ксилофагов. Первичные мутуалистические грибы у короедов представлены видами родов *Grosmannia* Goid., *Endoconidiophora* Münch и *Fusarium* Link. (Kirkendall, 2015; Vissa, 2017; Birkemoe et al., 2018).

Короеды могут формировать симбиоз как с одним видом гриба из сем. Ophiostomataceae (преимущественно *Ophiostoma ips* или *O. bicolor*), так и с несколькими. Сведения о симбиозе грибов и короедов ежегодно пополняются. К настоящему времени детально изучены симбиотические связи грибов с *Ips typographus*, *I. sexdentatus*, *I. cembrae* и *I. acuminatus* – наиболее хозяйственно значимыми видами короедов, для которых характерны типичные вспышки массового размножения с формированием хронических очагов усыхания древостоев.

Обобщение сведений в современных публикациях позволяет сделать вывод, что короеды рода *Ips* способны формировать устойчивые мутуалистические связи с грибами из 9 родов 2 семейств (табл. 2).

Виды офиостомоидных грибов, поселяясь на древесине, вызывают изменение ее окраски вследствие накопления пигментов, в том числе меланина, в гифах мицелия и спорах. На торцевой стороне древесины хвойных и лиственных пород возникают пятна, а на боковых поверхностях – пятна и полосы, окрашенные в различные цвета и оттенки (Linnakoski et al., 2010), поэтому данные грибы относят к экологической группе деревоокрашивающих. Особо следует отметить ущерб, вызываемый порчей древесины сухостойных и валежных деревьев, образующихся в очагах развития усыхания от короедов. Стоимость древесины патологического отпада значительно снижается, поскольку при проведении рубок такие деревья учитываются как дровяные (Toth, 2020). Кроме этого, изменяются основные физико-механические свойства древесины. Например, основной ущерб от усыхания ельников под влиянием короеда-типографа сводится к снижению технических качеств древесины усохших деревьев. Анализ динамики физико-механических свойств древесины, заселенной короедом-типографом и его личинками, показал, что в течение года предел прочности древесины при сжатии вдоль волокон снижается почти на 12 %, а предел прочности древесины при статическом изгибе и ударная вязкость – почти на 21 % (Ларинина и др., 2014).

Исследования малопатогенных и непатогенных грибов, ассоциированных с ксилофагами, разрознены и немногочисленны, достаточно полно изучен лишь состав микофлоры *Ips acuminatus* (Villari, 2013; Davydenko et al., 2017) и *I. typographus* (Persson et al., 2009; Linnakoski et al., 2016) (табл. 3).

Приведенный перечень видов грибов – необязательный (неспецифичный) компонент микофлоры короедов, частота их встречаемости может варьировать в значительных пределах. Кроме указанных в табл. 3 видов базидиальных грибов есть данные о том, что *Ips knausi* часто вступает в симбиоз с грибами *Heterobasidion annosum* и *Armillaria mellea* (Vahl) P. Kumm., вызывающими вредоносные корневые гнили деревьев (Livingston et al., 1983).

Таблица 2. Грибы, ассоциированные с настоящими короедами

Семейство	Род	Вид
Ceratocystidaceae	*Ceratocystiopsis*	*C. minuta*, *C. pallidobrunnea*
	Ceratocystis	*C. laricicola*, *C. bhutanensis*, *C. polonica*
	Endoconidiophora	*Endoconidiophora fujiensis*, *E. polonica*
	3	**7**
Ophiostomataceae	*Graphilbum*	*G.* cf. *rectangulosporium*
	Graphium	*G. fimbriisporum*, *G. pseudormiticum*, *G. microcarpum*
	Grosmannia	*G. abieticola*, *G. olivacea*, *G. penicillata*, *G. aoshimae*, *G. cucullata*, *G. europhioides*, *G. fimbriisporum*, *G. piceiperda*
	Leptographium	*L. fruticetum*, *L. taigense*, *L. guttulatum*, *L. hughesii*, *L. procerum*, *L. truncatum*, *L. zhangii*, *L. abietinum*
	Ophiostoma	*O. abietinum*, *O. acarorum*, *O. ainoae*, *O. araucariae*, *O. bicolor*, *O. breviusculum*, *O. brunneociliatum*, *O. clavatum*, *O. cucullatum*, *O. davidsonii*, *O. europhioides*, *O. floccosum*, *O. fuscum*, *O. genhense*, *O. hongxingense*, *O. ips*, *O. japonicum*, *O. lotiforme*, *O. macrosporum*, *O. minus*, *O. nikkoense*, *O. obscura*, *O. olgensis*, *O. olivaceum*, *O. pallidulum*, *O. penicillatum*, *O. peniculi*, *O. piceae*, *O. piceaperdum*, *O. pluriannulatum*, *O. poligraphi*, *O. polonicum*, *O. pseudobicolor*, *O. quercus*, *O. rectangulosporium*, "*O. rectangulosporium*-like", *O. rufum*, *O. shangrilae*, *O. stenoceras*, *O. subelongati*, *O. tetropii*, *O. tingens*, *O. xinganense*
	Pesotum	*P. ainoae* (= *Ophiostoma ainoae*), *P. fragrans*
Итого	**6**	**65**
2	**9**	**72**

Паразитизм грибов на короедах

Энтомопатогенные микроорганизмы, в том числе грибы, участвуют в регуляции численности насекомых в природе. Первыми из энтомопатогенных организмов были описаны возбудители грибных инфекций (Штеришис и др., 2004) – возможно, благодаря тому, что признаки грибных заболеваний насекомых наиболее заметны невооруженным глазом (образование видимого мицелия, спороношений, в том числе плодовых тел).

Самый активный агент биологического контроля короедов – гриб *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. (табл. 4), который показал биологическую эффективность в отношении 7 видов рода *Ips*, в том числе и хозяйственно значимых в Европе *I. acuminatus* и *I. typographus*. *Beauveria bassiana* – один из наиболее широко распространенных энтомопатогенных грибов, он часто используется в биологическом контроле насекомых-вредителей во всем мире, главным образом из-за широкого диапазона его хозяев,

Таблица 3. Малопатогенные и непатогенные грибы, ассоциированные с *Ips acuminatus* Gyll. и *Ips typographus* L.

Вид короеда	Отдел грибов	Виды грибов	Число видов грибов
Ips acuminatus	Ascomycota	*Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., *Anthostomella pinea* Crous, *Apiospora montagnei* Sacc., *Aspergillus pseudoglaucus* Blochwitz, *A. versicolor* (Vuill.) Tirab., *Bionectria ochroleuca* (Schwein.) Schroers et Samuels, *Chaetomium globosum* Kunze ex Fr., *Cladobotryum dendroides* (Bull.) W. Gams et Hooz., *C. mycophilum* (Oudem.) W. Gams et Hooz., *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G. A. de Vries, *C. pini-ponderosae* K. Schub., Gresl. et Crous, *Cyclaneusma niveum* (Pers.) DiCosmo, Peredo et Minter, *Dactylonectria macrodidyma* (Halleen, Schroers et Crous) L. Lombard et Crous., *Diplodia pinea* (Fr.) Dyko et B. Sutton, *Gibberella avenacea* R. J. Cook, *Hyphoderma setigerum* (Fr.) Donk, *Lophodermium seditiosum* Minter, Staley et Millar, *Mariannaea elegans* (Corda) Samson, *Metapochonia bulbillosa* (W. Gams et Malla) Kepler, S. A. Rehner et Humber, *Nakazawaea holstii* (Wick.) Y. Yamada, K. Maeda et Mikata, *Neocatenulostroma germanicum* (Crous et U. Braun) Quaedvl. et Crous, *Ogataea henricii* (Wick.) Y. Yamada, K. Maeda et Mikata, *O. neopini* Nagatsuka, S. Saito et Sugiyama, *Penicillium citreonigrum* Dierckx, *P. roqueforti* Thom, *Pezicula eucrita* P. Karst., *Phoma macrostoma* Montagne, *Phoma* Sacc. spp., *Phomopsis* Sacc. et Roum sp., *Sydowia polyspora* (Brefeld et Tavel) E. Müller, *Talaromyces minioluteus* (Dierckx) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert, *Talaromyces purpureogenus* Samson, N. Yilmaz, Houbraken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga et Frisvad, *Trichoderma asperellum* Samuels, Lieckf. et Nirenberg, *Truncatella* Steyaert sp., *Diplodia scrobiculata* J. de Wet, Slippers et M. J. Wingf.	35
	Basidiomycota	*Phlebiopsis gigantean* (Fr.) Jülich, *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst.	3
	Итого **38**		
Ips typographus	Ascomycota	*Alternaria arbusti* E. G. Simmons, *Apiospora montagnei* Sacc., *Arthrinium* sp., *Bipolaris* Shoemaker sp., *Botrytis cinerea* Pers., *Chalara* (Corda) Rabenh. sp., *Chaunopycnis pustulata* Bills, *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G. A. de Vries, *Cosmospora vilior* (Starbäck) Rossman et Samuels, *Lecythophora* Nannf. sp., *Nectria viridescens* C. Booth, *Penicillium* Link sp., *Phaeosphaeria vagans* (Niessl) O. E. Erikss., *Phoma* Sacc. sp., *Trichoderma citrinoviride* Bissett, *T. polysporum* (Link) Rifai, *T. viride* Pers.	17
	Basidiomycota	*Schizophyllum commune* Fr., *Stereum sanguinolentum* (Alb. & Schwein.) Fr., *Trametes* sp. Fr., *Trichaptum abietinum* (Pers. ex J. F. Gmel.) Ryvarden, *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jülich, *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst., *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.	8
	Итого **25**		

Таблица 4. Энтомопатогенные грибы, ассоциированные с короедами рода *Ips* DeGeer

Вид короеда	Виды грибов	Литературный источник
I. acuminatus	*Aspergillus* P. Micheli ex Haller, *Beauveria bassiana*	Draganova et al., 2007; Steinwender et al., 2010; Середич и др., 2019
I. grandicollis	*B. bassiana*	Yousuf et al., 2014
I. longifolia (Stebbing, 1909)	*B. bassiana*	Khanday et al., 2018
I. pilifrons (Swaine, 1912)	*B. bassiana*	Benjamin et al., 2002
I. stebbingi (Strohmeyer, 1908)	*B. bassiana*, *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin, *Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare et W. Gams	Khanday et al., 2018
I. pini	*B. bassiana*	Steinwender et al., 2010
I. typographus	*B. bassiana*, *M. anisopliae*	Севницкая, 2017; Mudrončeková et al., 2019

который включает более 700 видов насекомых (Штеришис, 2004). Эффективность биопрепарата на основе этого гриба в отношении *I. typographus* достигает 99 % (Mudrončeková, 2013), в отношении *I. sexdentatus* – 96.7 % (Draganova, 2007). Пораженные *B. bassiana* короеды становятся морщинистыми и сухими, покрываются белым налетом спор, что делает их похожими на цукаты, поэтому это заболевание называется «белым мускардином» (рис. 2).

Среди энтомопатогенных грибов большой интерес представляет гриб *Metarhizium anisopliae*, эффективность которого по отношению к особям короеда-типографа составляет 90 % (Mudrončeková, 2013). По своим биологическим и паразитическим свойствам данный гриб близок к возбудителям белого мускардиноза (рис. 2), при этом

Рис. 2. *Ips sexdentatus* Borner, инфицированный грибом *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. Фотографии авторов.

Рис. 3. *Ips acuminatus* Gyll., инфицированный грибом *Aspergillus* sp. 3. Фотография М. Романенко.

не вызывает массовых эпизоотий и легко культивируется на искусственных питательных средах.

Особую группу патогенов насекомых составляют грибы рода *Aspergillus* –преимущественно типичные сапрофиты. Они в определенных условиях способны развиваться и плодоносить в тканях живых насекомых, выделяя при этом низкомолекулярные вторичные метаболиты, которые вызывают гибель короедов с типичными симптомами и признаками конидиального спороношения на мертвых особях (рис. 3).

Lecanicillium lecanii **(**телеоморфа ранее именовалась *Cordyceps confragosa* (Mains) G. H. Sung, J. M. Sung, Hywel-Jones et Spatafora, синонимы этого названия также *Verticillium lecanii* (Zimm.) Viégas, *Cephalosporium lecanii* Zimm.; *Akanthomyces lecanii* Shrestha**)** в лабораторных условиях способен вызывать смертность 18.3 % особей *Ips stebbingi*.

Таким образом, микобиота, ассоциированная с настоящими короедами, достаточно разнообразна, но до конца не изучена. Детальное изучение грибного компонента микробиома стволовых вредителей проводилось только для отдельных видов короедов, вызывающих массовое ослабление деревьев или хронические очаги усыхания насаждений.

Безусловно, самые известные партнеры короедов – офиостомоидные грибы, 72 вида из 10 родов 2 семейств. С годами не только увеличивается количество видов офиостомоидных грибов (хотя это можно объяснить увеличением исследований с применением более точных молекулярно-генетических методов), что указывает на необходимость более тщательного исследования взаимоотношений в системе «короеды–грибы». Постепенно идет также перемещение связанных с короедами офиостомоидных грибов в различных частях Европы. Примером может служить миграция *Ceratocystis polonica*, ассоциированного с *Ips typographus* в Подмосковье. Этот гриб, который считается наиболее опасным высоковирулентным фитопатогеном, способным привести дерево к гибели даже в отсутствие переносчика, ранее был описан как ассоциант для типографа только в европейской и азиатской частях его ареала (Пашенова и др., 2018). Сведения

о патогенности многих офиостоматоидных грибов для растений-хозяев отсутствуют. Вопрос о том, играют ли грибные ассоцианты, в частности и офиостомоидные грибы, столь же значительную роль в усилении или подавлении иммунитета растений к насекомым, остается открытым. Практически не уделяется внимания изучению механизмов взаимодействия неагрессивных ксилофагов и грибов в сапротрофных условиях, данный тип ассоциации полностью выпал из поля зрения исследователей, хотя сведения о ней могут уточнить общую картину симбиотических отношений в комплексе «короеды–микобиота» (Six, 2011).

Агрессивные виды короедов рода *Ips* переносят вирулентные грибы, способствующие им в заселении и уничтожении деревьев (Six, 2011). В частности, *Ips sexdentatus* и *I. acuminatus* могут быть переносчиками *Fusarium circinatum* – возбудителя опасного ракового заболевания сосны (Fernández-Fernández et al., 2019). Вероятно, некоторые неагрессивные короеды также могут переносить патогенные грибы (Six, 2011). Показано, что неагрессивные короеды, поражающие корни или основание мертвых, ослабленных или здоровых деревьев, переносят патогенный гриб *Leptographium terebrantis* Barras et Perry (Krokene, Solheim, 1998).

Особого внимания требуют взаимодействия грибов отдела *Basidiomycota* и стволовых вредителей; в последнее время для обозначения очага развития пестрой ситовой гнили корней сосны (возбудитель ее – гриб *Heterobasidion annosum*) все чаще используют термин «комплексное поражение», подчеркивая этим, что очаги развиваются с участием и гриба, и стволовых вредителей (Livingston et al., 1983). По данным А. И. Воронцова, стволовые вредители служат непосредственной причиной усыхания сосны в очагах корневой губки (Воронцов, 1978), вчетверо увеличивая долю погибающих деревьев. Споры *Heterobasidion annosum* в таких очагах выделяются из корней сосны до и после нападения короедов.

Таким образом, несмотря на десятилетия интенсивных исследований комплекса «короеды–грибы» и «короеды–грибы–растения», полной ясности в понимании их взаимоотношений и взаимовлияния нет, поэтому данные работы необходимо продолжать с применением комплексного подхода.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке БРФФИ № Б21М-041 от 01.07.2021 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасова Е. Н. 2009. Грибы синевы древесины, переносимые короедами в хвойных лесах Средней Сибири. В кн.: И. Н. Павлов, Н. П. Кутафьева (ред.). Макромицеты бореальной зоны: материалы Всероссийской научно-практической конференции. 11–13 марта 2009 г. Красноярск: Сибирский государственный технологический университет, с. 138–144.

Воронцов А. И. 1978. Патология леса. М.: Лесная промышленность, 267 с.

Густелева Л. А., Исаев А. С. 1982. Микрофлора насекомых-ксилофагов. Новосибирск: Наука, 118 с.

Кухта В. Н., Блинцов А. И., Сазонов А. А. 2014. Короеды ели европейской и мероприятия по регулированию их численности. Минск: БГТУ, 216 с.

Ларинина Ю. А., Блинцов А. И., Хвасько А. В. и др. 2014. Изменение механических свойств древесины усыхающих и сухостойных деревьев ели европейской. Труды БГТУ. Серия 1: Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов **1**: 221–224. https://elib.belstu.by/handle/123456789/11478

Леднев Г. Р., Левченко М. В., Казарцев И. А. 2019. Грибы, ассоциированные с короедом-типографом (*Ips typographus*) в Ленинградской области. Микология и фитопатология **53** (2): 80–89. doi: 10.1134/S0026364819020065.

Линдеман Г. В. 2004. Роль паразитов, хищников и внутривидовой конкуренции в динамике численности различных экологических групп короедов. Лесоведение **2**: 50–54.

Мамаев Б. М. 1977. Биология насекомых – разрушителей древесины. В кн.: Л. П. Познанин (ред.). М.: ВИНИТИ АН СССР, 214 с. (Итоги науки и техники. Серия «Энтомология», т. 3).

Пашенова Н. В., Баранчиков Ю. Н. 2015. Связь офиостомовых грибов с насекомыми-ксилофагами в хвойных лесах. В кн.: Биотические связи грибов: мосты между царствами. Материалы VII всероссийской микологической школы-конференции с международным участием. Сборник докладов и тезисов. М.: Звенигородская биологическая станция МГУ, 232 с.

Пашенова Н. В., Ветрова В. П., Матренина Р. М. и др. 1995. Офиостомовые грибы в ходах большого лиственничного короеда. Лесоведение (6): 62–68.

Пашенова Н. В. и др. 2002. Деревоокрашивающие грибы сем. *Ophiostomataceae* в ходах вредителей хвойных в Сибири. В кн.: Т. А. Белозерская и др. (ред.). Современная микология в России. Первый съезд микологов России. Тезисы докладов. М.: Национальная Академия микологии, с. 74.

Пашенова Н. В., Серая Л. Г., Баранчиков Ю. Н. 2018. Перенос офиостомовых грибов короедом-типографом в Московской области. Защита и карантин растений **4**: 25–26. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32732718

Середич М. О., Ярмолович В. А., Бубен А. В. 2019. Биологическая эффективность штамма гриба *Aspergillus* sp. 3 *in vivo* в защите заготовленной древесины от вершинного короеда. В кн.: Ю. Н. Баранчиков (ред.). Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике. Материалы Второй Всероссийской конференции с международным участием. М.: Издательство: ИЛ СО РАН, 157–158.

Севницкая Н. Л. 2017. Оценка эффективности применения энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. в защите еловых насаждений от короеда-типографа. Труды БГТУ (Минск). Серия 1, Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов, № 2: 192–198. https://elib.belstu.by/handle/123456789/22836

Селиховкин А. В., Варенцова Е. Ю., Поповичев Б. Г. 2017. Сплошные санитарные рубки как метод контроля плотности популяций стволовых вредителей и распространения дендропатогенных организмов в современных условиях на примере Ленинградской области. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **220**: 186–199. doi: 10.21266/20794304.2017.220.186-199

Штеришис М. В., Джалилов Ф. С.-У., Андреева И. В. и др. 2004. Биологическая защита растений: учебник. М.: Колос, 264 с.

Aas T., Solheim H., Jankowiak R. et al. 2018. Four new *Ophiostoma* species associated with hardwood-infesting bark beetles in Norway and Poland. Fungal Biology **122** (12): 1142–1158. doi: 10.1016/j.funbio.2018.08.001

Alamouti S. M., Kim J. J., Breuil C. 2006. A new *Leptographium* species associated with the northern spruce engraver, *Ips perturbatus*, in western Canada. Mycologia 98(1): 149–160. doi: 10.1080/15572536.2006.11832722

Batra L. R. 1985. Ambrosia beetles and their associated fungi: research trends and techniques. Proceedings: Plant Sciences **94**: 137–148. https://doi.org/10.1007/BF03053133

Benjamin M. A., Zhioua E., Ostfeld R. S. 2002. Laboratory and field evaluation of the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycetes) for controlling questing adult *Ixodes scapularis* (*Acari: Ixodidae*). Journal of Medical Entomology **39** (5): 723–728. doi: 10.1603/0022-2585-39.5.723

Birkemoe T., Jacobsen R. M., Sverdrup-Thygeson A. et al. 2018. Insect-fungus interactions in dead wood systems. In: M. Ulyshen (ed.). Saproxylic Insects. Zoological Monographs, vol 1. Cham: Springer, p. 377–427. doi: 10.1007%2F978-3-319-75937-1_12.

Chang R., Duong T. A., Taerum S. J. et al. 2017. Ophiostomatoid fungi associated with conifer-infesting beetles and their phoretic mites in Yunnan, China. MycoKeys **28**: 19. doi: 10.3897/mycokeys.28.21758.

Clayton K. A., Gall C. A., Mason K. L. et al. 2015. The characterization and manipulation of the bacterial microbiome of the Rocky Mountain wood tick, *Dermacentor andersoni*. Parasites & Vectors **8**: 632. https://doi.org/10.1186/s13071-015-1245-z

Cognato A. I. 2015. Biology, systematics, and evolution of *Ips*. In F. E. Vega, R. W. Hofstetter (eds). Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species. San Diego, California: Elsevier Inc. Academic Press, p. 351–370.

Davidson R. W. 1955. Wood-staining fungi associated with bark beetles in Engelmann spruce in Colorado. Mycologia **47** (1): 58–67. https://doi.org/10.2307/3755756

Davydenko K., Vasaitis R., Menkis A. 2017. Fungi associated with *Ips acuminatus* (Coleoptera: Curculionidae) in Ukraine with a special emphasis on pathogenicity of ophiostomatoid species. European Journal of Entomology **114**: 77–85. doi: 10.14411/eje.2017.011

Draganova S., Takov D., Doychev D. 2007. Bioassays with isolates of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. and *Paecilomyces farinosus* (holm.) Brown & Smith against *Ips sexdentatus* Boerner and *Ips acuminatus* Gyll. (Coleoptera: Scolytidae). Plant Science **44**: 24–28.

Douglas A. E. 2015. Multiorganismal insects: diversity and function of resident microorganisms. Annual Review of Entomology **60**: 17. doi: 10.1146/annurev-ento-010814-020822

Fang J., Liu M., Zhang S. et al. 2020. Chemical signal interactions of the bark beetle with fungal symbionts, and host/non-host trees. Journal of Experimental Botany **71** (19): 6084–6091. doi: 10.1093/jxb/eraa296

Fernández-Fernández M., Naves M., Musolin P. et al. 2019. Pine pitch canker and insects: Regional risks, environmental regulation, and practical management options. Forests **10** (8): 649. doi: 10.3390/f10080649

Haberkern K. E., Illman B. L., Raffa K. F. 2002. Bark beetles and fungal associates colonizing white spruce in the Great Lakes region. Canadian Journal of Forest Research **32** (7): 1137–1150. doi:10.1139/x02-033

Jankowiak R. 2004. Interakcje midzy owadami kambiofagicznymi, grzybami i rosliną. Kosmos **53** (1): 39–50.

Jeger M. et al. 2017. Pest categorisation of *Ips typographus*. EFSA Journal **15** (7): e04881. doi: 10.2903/j.efsa.2017.4881.

Jurc M., Milijasevic T. 2006. Fungi associated with dead bark beetles from several hosts. In: Proceedings of 8th European Congress of Entomology, September 17–22, 2006, Izmir, Turkey. Poster.

Kaarik A. 1975. Succession of microorganisms during wood decay. In: W. Liese (Ed.). Biological Transformation of Wood by Microorganisms. Proceedings of the Sessions on Wood Products Pathology at the 2nd International Congress of Plant Pathology, September 10–12, 1973, Minneapolis/USA. Berlin; Heidelberg: Springer, p. 39–51.

Kandasamy D., Gershenzon J., Hammerbacher A. 2016. Volatile organic compounds emitted by fungal associates of conifer bark beetles and their potential in bark beetle control. Journal of Chemical Ecology **42**: 952–969. https://doi.org/10.1007/s10886-016-0768-x

Kelsi V. V. [Интернет-документ] 2020. European Spruce Bark Beetle Infestation Affecting U.S. and EU Softwood Exports. United States International Trade Commission. Executive Briefing on Trade, February 2020. [URL: https://www.usitc.gov/publications/332/executive_briefings/ebot_european_spruce_bark_beetle_and_softwood_lumber.pdf]

Khanday A. L., Buhroo A. A., Ranjith A. P. et al. 2018. Evaluating the efficacy of entomopathogenic fungi against the bark beetle, *Ips stebbingi* Strohmeyer (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in India. Entomological Review **98** (8): 985–994. https://doi.org/10.1134/S0013873818080055

Kinuura H. 1995. Symbiotic fungi associated with ambrosia beetles. Japan Agricultural Research Quarterly **29** (1): 57–63.

Kirisits T., Wingfield M. J., Chhetri D. B. 2002. Studies on the association of blue-stain fungi with the Eastern Himalayan spruce bark beetle (*Ips schmutzenhoferi*) and with other bark beetles in Bhutan. Yusipang report. CORET, no. 2.

Kirkendall L. R., Biedermann P. H. W., Jordal B. H. 2015. Evolution and diversity of bark and ambrosia beetles. In: F. E. Vega, R. W. Hofstetter (eds). Bark Beetles: Biology and Ecology of Native and Invasive Species. Elsevier Inc. Academic Press, p. 85–156. doi: 10.1016/B978-0-12-417156-5.00003-4.

Krokene P., Solheim H. 1998. Pathogenicity of four blue-stain fungi associated with aggressive and nonaggressive bark beetles. Phytopathology **88** (1): 39–44. https://doi.org/10.1094/phyto.1998.88.1.39

Linnakoski R., De Beer Z. W., Ahtiainen J. et al. 2010. *Ophiostoma* spp. associated with pine- and spruce-infesting bark beetles in Finland and Russia. Persoonia: Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi **25** (1): 72–93. doi: 10.3767/003158510X550845

Linnakoski R., Mahilainen S., Harrington A. et al. 2016. Seasonal succession of fungi associated with *Ips typographus* beetles and their phoretic mites in an outbreak region of Finland. PLoS One **11** (5): e0155622. doi: 10.1371/journal.pone.0155622

Livingston W. H., Mangini A. C., Kinzer H. G. et al. 1983. Association of root diseases and bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) with *Pinus ponderosa* in New Mexico. Plant Disease **67**: 674–676.

Mudrončeková S., Mazán M., Nemcovic M., Salamon I. 2013. Entomopathogenic fungus species *Beauveria bassiana* (Bals.) and *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) used as mycoinsecticide effective in biological control of *Ips typographus* (L.). Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences **2** (6): 2469–2472.

Neve Repe A., Groot M., Jurc M. 2018. Assemblages of ophiostomatoid fungi vectored by *Ips amitinus* (Coleoptera: Scolytinae) on norway spruce depend on colonization time, position on the host tree and development stage. Sumarski list **142** (3–4): 171–178. https://doi.org/10.31298/sl.142.3-4.5

Persson Y., Vasaitis R., Långström B. 2009. Fungi vectored by the bark beetle *Ips typographus* following hibernation under the bark of standing trees and in the forest litter. Microbial Ecology **58**: 651–659. doi: 10.1007/s00248-009-9520-1

Pfammatter J. A., Malas K. M., Raffa K. F. 2016. Behaviours of phoretic mites (Acari) associated with *Ips pini* and *Ips grandicollis* (Coleoptera: Curculionidae) during host-tree colonization. Agricultural and Forest Entomology **18** (2): 108–118. doi: 10.1111/afe.12143

Salle A., Monclus R., Yart A. et al. 2005. Fungal flora associated with *Ips typographus*: frequency, virulence, and ability to stimulate the host defence reaction in relation to insect population levels. Canadian Journal of Forest Research **35** (2): 365–373. doi: 10.1139/X04-186

Schroeder M., Cocos D. 2018. Performance of the tree-killing bark beetles *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus* in non-indigenous lodgepole pine and their historical host Norway spruce. Agricultural and Forest Entomology **20** (3): 347–357. doi: 10.1111/afe.12267

Siitonen J. 2014. *Ips acuminatus* kills pines in southern Finland. Silva Fennica **48** (4): id 1145. doi: 10.14214/sf.1145

Six D. L., Wingfield M. J. 2011. The role of phytopathogenicity in bark beetle–fungus symbioses: a challenge to the classic paradigm. Annual Review of Entomology **56**: 255–272. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144839.

Solheim H. 1992. Fungal succession in sapwood of Norway spruce infested by the bark beetle *Ips typographus.* European Journal of Forest Pathology **22** (3): 136–148. https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1992.tb01440.x

Steinwender B. M., Krenn H. W., Wegensteiner R. 2010. Different effects of the insectpathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Deuteromycota) on the bark beetle *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Curculionidae) and on its predator *Thanasimus formicarius* (Coleoptera: Cleridae). Journal of Plant Diseases and Protection **117**: 33–38. https://doi.org/10.1007/BF03356331

Toth D., Maitah M., Maitah K. et al. 2020. The impacts of calamity logging on the development of spruce wood prices in Czech forestry. Forests **11** (3): https://doi.org/10.3390/f11030283

Van Wyk M., Roux J., Barnes I. et al. 2004. *Ceratocystis bhutanensis* sp. nov., associated with the bark beetle *Ips schmutzenhoferi* on *Picea spinulosa* in Bhutan. Studies in Mycology **50** (2): 365–379.

Villari C., Tomlinson J. A., Battisti A. et al. 2013. Use of loop-mediated isothermal amplification for detection of *Ophiostoma clavatum*, the primary blue stain fungus associated with *Ips acuminatus*. Applied and Environmental Microbiology **79** (8): 2527–2533. https://dx.doi.org/10.1128%2FAEM.03612-12

Vissa S., Hofstetter R. W. 2017. The role of mites in bark and ambrosia beetle–fungal interactions. In: V. Shields (ed.). Insect Physiology and Ecology. London, UK: Intech Press, p. 135–156.

Waalberg M. E. 2015. Fungi Associated with Three Common Bark Beetle Species in Norwegian Scots Pine Forest. Master Thesis. Norwegian University of Life Sciences, As, 46 p. http://hdl.handle.net/11250/295311

Wang Z., Liu Y., Wang H. et al. 2020. Ophiostomatoid fungi associated with *Ips subelongatus*, including eight new species from northeastern China. IMA Fungus **11**: 3. https://doi.org/10.1186/s43008-019-0025-3

Wermelinger B. 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. Forest Ecology and Management **202** (1–3): 67–82. doi: 10.1016/j.foreco.2004.07.018

Wood S. L. 1982. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. Life Science Museum and Department of Zoology, Brigham Young University **6**: 1–1359.

Yamaoka Y. 2017. Taxonomy and pathogenicity of ophiostomatoid fungi associated with bark beetles infesting conifers in Japan, with special reference to those related to subalpine conifers. Mycoscience **58** (4): 221–235. https://doi.org/10.1016/j.myc.2017.03.001

Yousuf F., Gurr G. M., Carnegie A. J. et al. 2014. Biology of the bark beetle *Ips grandicollis* Eichhoff (Coleoptera: Scolytinae) and its arthropod, nematode and microbial associates: a review of management opportunities for Australia. Austral Entomology **53** (3): 298–316. doi: 10.1111/aen.12077

Yousuf F., Carnegie A. J., Bashford R. et al. 2018. The fungal matrices of *Ophiostoma ips* hinder movement of the biocontrol nematode agent, *Deladenus siricidicola*, disrupting management of the woodwasp, *Sirex noctilio*. BioControl **63** (5): 739–749. doi: 10.1007/s10526-018-9897-1

Zhao T., Kandasamy D., Krokene P. et al. 2019. Fungal associates of the tree-killing bark beetle, *Ips typographus*, vary in virulence, ability to degrade conifer phenolics and influence bark beetle tunneling behavior. Fungal Ecology **38**: 71–79. doi:10.1016/j.funeco.2018.06.003

MYCOBIOTA OF BARK BEETLES OF THE GENUS *IPS* DEGEER, 1775 (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE: IPINI) AND ITS ECONOMIC IMPACT

M. O. Ramanenka, J. A. Ugwu, L. O. Ivashchanka

Key words: Ips, mycobiota, ambrosial mycoflora, Ophiostomataceae, fungal parasitism.

S U M M A R Y

The mycobiota of bark beetles of the genus *Ips* DeGeer, 1775 is considered with respect to three main types of close interaction between fungi and bark beetles. The review provides an updated list of phytopathogenic fungi associated with true bark beetles in accordance with the data available in the modern scientific literature. Particular attention is paid to the species of bark beetles, which are carriers of pathogens of woody plants and woody fungi of the genera *Ophiostoma* Syd. et P. Syd., *Ceratocystis* Ellis et Halst., *Ceratocystiopsis* (Siemaszko) H. P. Upadhyay et W. B. Kendr., *Grosmannia* (Grosmann) Goid., *Endoconidiophora* Münch, and *Fusarium* Link. Also, the main entomopathogenic fungi **(***Beauveria bassiana* Link, *Metarhizium anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin**)** were analyzed, which showed high effectiveness when used in the biological control of insect pests.

УДК 595.7, 591.47, 575.8, 577.353, 533.6.04, 533.69.04

ВЛИЯНИЕ МИНИАТЮРИЗАЦИИ НА СТРОЕНИЕ КРЫЛЬЕВ И МЕХАНИКУ ПОЛЕТА НАСЕКОМЫХ

© 2021 г. Н. А. Лапина,* С. Э. Фарисенков, П. Н. Петров,*** А. А. Полилов****

Кафедра энтомологии, биологический факультет, Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия
*e-mail: nnadlappa@gmail.com
**e-mail: farisenkov@entomology.bio.msu.ru
***e-mail: tinmonument@gmail.com
****e-mail: polilov@gmail.com

Поступила в редакцию 10.07.2021 г.
После доработки 16.07.2021 г.
Принята к публикации 16.07.2021 г.

Миниатюризация – одна из основных тенденций в эволюции крылатых насекомых (Pterygota), во многих группах которых независимо возникали миниатюрные формы, по размерам тела сравнимые с одноклеточными протистами. Микронасекомые обладают способностью к активному полету, механика которого существенно отличается от таковой у более крупных представителей родственных групп. Многие миниатюрные насекомые конвергентно приобрели перистое строение крыльев: узкая крыловая пластинка несет по периметру веер длинных щетинок. Благодаря низкой проницаемости для воздуха перистое крыло практически не уступает в аэродинамической эффективности мембранозному, имея при этом намного меньшие массу и момент инерции. Нестационарные аэродинамические механизмы машущего полета крупных насекомых, птиц и рукокрылых не могут обеспечить достаточную подъемную силу при доминировании сил вязкого трения. В связи с этим миниатюрные насекомые используют гребной тип полета: крылья движутся с высокими углами атаки и существенная часть аэродинамической силы генерируется за счет их лобового сопротивления. Изучение локомоции миниатюрных насекомых не только важно для понимания биологии этих животных, но и ставит новые задачи в области механики движения при низких числах Рейнольдса. В последние годы происходит интенсивное накопление данных об особенностях строения и функциональной морфологии крыльев миниатюрных насекомых и механике их полета. Авторами представлен обзор публикаций, посвященных этой проблеме.

Ключевые слова: полет, насекомые, миниатюризация, кинематика, аэродинамика, птилоптеригия, функциональная морфология.

DOI: 10.31857/S0367144521040079

Насекомые (Insecta) – самый богатый видами класс животных: их описано уже более миллиона (Zhang, 2013). Подавляющее большинство представителей этого класса относится к группе крылатых насекомых (Pterygota), важнейшая синапоморфия которых – крыловой аппарат – во многом и определила их исключительный эволюционный успех (Mayhew, 2018). Другой ключевой фактор эволюционного успеха насекомых – небольшие размеры тела, позволяющие занимать многие экологические ниши, недоступные более крупным животным. В результате миниатюризации в нескольких отрядах независимо возникли виды, взрослые особи которых сопоставимы по размерам с одноклеточными эукариотами. Условно микронасекомыми считаются виды, у которых длина тела имаго в норме составляет менее 2 мм. Этот показатель соответствует нижней границе размеров живых организмов, после перехода через которую обычно происходит сильное упрощение строения, связанное с крайне малыми размерами, – так называемая пумилистическая дегенерация (Городков, 1984). Насекомые с длиной тела менее 2 мм известны среди по меньшей мере 245 семейств, большинство из которых относится к отрядам Hymenoptera и Coleoptera. Как минимум 106 из этих семейств включают виды с длиной тела имаго меньше 1 мм, и только в трех семействах она бывает меньше 0.5 мм: Mymaridae, Trichogrammatidae (Hymenoptera) и Ptiliidae (Coleoptera). Самые миниатюрные из известных насекомых – это бескрылые самцы наездников *Dicopomorpha echmepterygis* (Mymaridae) (139 μm) (Mockford, 1997), а самые миниатюрные летающие насекомые принадлежат к родам *Kikiki* Huber et Beardsley, 2000 (Mymaridae; 158 μm) и *Megaphragma* Timberlake, 1924 (Trichogrammatidae; 170 μm) (Huber, Noyes, 2013; Polilov, 2016). Мельчайшие летающие непаразитоидные насекомые – жесткокрылые из рода *Scydosella* Hall, 1999 (Ptiliidae) (300 μm) (Polilov, 2016).

Изначально было распространено мнение, что микронасекомые летают во многом пассивно, как аэропланктон, передвигаясь с потоками воздуха, но уже первые полученные видеозаписи демонстрируют, что миниатюрные насекомые сохраняют способность к машущему полету (Weiss-Fogh, 1973). В последнее время стало возможным изучение летных характеристик микронасекомых и было показано, что как минимум миниатюрные Coleoptera и Hymenoptera способны к быстрому и маневренному полету (Farisenkov et al., 2020; Sarig, Ribak, 2021).

Полет насекомых давно приковывает внимание не только биологов, но также механиков и инженеров, однако до середины XX в. возможности его исследования были ограничены как технически, так и в связи с недостатками аэродинамической теории того времени, поскольку стационарная аэродинамика непригодна для описания взаимодействия машущего крыла с потоками воздуха. С появлением скоростной видеосъемки стало возможным точное изучение кинематики работы крыльев насекомых, благодаря чему начала формироваться теория машущего полета (Weiss-Fogh, 1973; Ellington, 1984a, 1984b, 1984c), изначально использовавшая квазистационарный подход и теорию вихрей. В последние три десятилетия развитие методов тензометрии, анемометрии, масштабного моделирования и вычислительной аэродинамики с использованием компьютерных мощностей позволило сформулировать современную теорию нестационарной аэродинамики машущего полета и изучить такие важные нестационарные эффекты, как отложенный срыв вихря передней кромки (Dickinson et al., 1999), ротационная циркуляция (Sane, 2003), добавленная масса (Sane, 2003), механизм «хлопка́ и броска» (clap and fling) (Miller, Peshkin, 2005) и взаимодействие крыла с вихрями спутной струи (Sun, Tang, 2002).

Кинематика полета микронасекомых принципиально отличается от таковой крупных насекомых (Lyu et al., 2019). Для полета всех изученных к настоящему времени микронасекомых характерны высокие углы атаки при трансляционных движениях, механизм хлопка́ и броска и явная асимметрия крылового цикла. Данные особенности связаны с условиями полета при низких (порядка 10) числах Рейнольдса (*Re*), при которых преобладают силы вязкого трения, в то время как крупные насекомые летают при *Re* до 10^4, на их полет большее влияние оказывают силы инерции (Бродский, 1988; Walker, 2002; Sane, 2003).

В большинстве предельных случаев миниатюризации у крылатых насекомых разных отрядов неоднократно конвергентно возникала птилоптеригия (перокрылость): очень узкая крыловая пластинка окаймлена по периферии бахромой из длинных щетинок (Родендорф, 1949, 1951). При явном сходстве строения крыльев представителей разных групп микронасекомых между ними наблюдаются и различия, которые требуют подробного анализа в связи с особенностями экологии этих групп и свойственных им механизмов полета.

Большой объем публикаций, в том числе новейших, посвященных полету насекомых разных размеров и функциональной морфологии их крыльев (Полилов, 2015; Polilov, 2015; Sane, 2016; Polilov et al., 2019a; Sun et al., 2019; Yavorskaya et al., 2019; Farisenkov et al., 2020; Kolomenskiy et al., 2020; Song et al., 2021), требует обобщающего обзора, позволяющего систематизировать накопленные данные и наметить пути дальнейших исследований. Миниатюризация беспилотных летательных аппаратов с машущим крылом делает изучение полета микронасекомых задачей потенциально большого практического значения (Ma et al., 2013; Vu, Cheol, 2020; Song et al., 2021).

Цель нашего обзора – восполнить этот пробел, осветив историю изучения и современные данные об эволюции крыльев насекомых при миниатюризации, функциональной морфологии крыльев и особенностях полета миниатюрных насекомых.

СТРОЕНИЕ КРЫЛЬЕВ МИНИАТЮРНЫХ НАСЕКОМЫХ

Coleoptera

Среди жесткокрылых перокрылость в разной степени выражена у представителей семейств Ptiliidae (длина тела 0.3–3 мм) (Hall, 2000; Polilov et al., 2019a), Corylophidae (0.5–2.3 мм) (Polilov, 2016), Jacobsoniidae (0.7–2.1 мм) (Philips et al., 2002; Cai et al., 2016; Yamamoto et al., 2017), Sphaeriusidae (0.5–1.2 мм) и Torridincolidae (1.0–2.7 мм) (Lawrence et al., 2011; Beutel, Vanin, 2016). Среди представителей сем. Staphylinidae известны виды с длиной тела от 1 мм, но ни один из них не имеет перистых крыльев (Newton et al., 2000).

У жесткокрылых из семейств Corylophidae, Jacobsoniidae, Sphaeriusidae и Torridincolidae перокрылость выражена слабо (Bowestead, 1999; Hall, 2000; Lawrence et al., 2011; Cai et al., 2016; Yamamoto et al., 2017; Hall, 2019). Крыловая пластинка относительно широкая, окаймление из щетинок составляет не очень большую часть общей площади крыла (включая площадь, занимаемую щетинками, и промежутки между ними). Про строение и аллометрию крыльев представителей этих семейств известно немного. У мельчайших Corylophidae в крыле развиты три жилки: предположительно это *ScP*, *RA* и *RP* (Bowestead, 1999). У многих представителей сем. Torridincolidae наблюдается диморфизм по длине крыльев: в популяциях некоторых видов встречаются как длин-

нокрылая, так и короткокрылая формы (Reichardt, 1973; Hájek et al., 2011). Короткокрылая форма неспособна к полету, а длиннокрылая имеет более крупные размеры и достаточно развитый для полета крыловой аппарат (Reichardt, 1973). Крылья длиннокрылой формы окаймлены щетинками, но степень перокрылости невысока, жилкование крыльев упрощено (Hájek, Fikáček, 2008). К сем. Ptiliidae относятся самые маленькие известные жесткокрылые (Полилов, 2008), строение их крылового аппарата изучено подробнее, чем у других мельчайших насекомых.

Крылья Ptiliidae состоят из двух основных частей: округлого в сечении черешка и уплощенной пластинки. Черешок сильно склеротизован и немного уплощен дорсовентрально. Обычно черешок лишен щетинок, исключение составляет род *Sindosium* Johnson, 2007, у которого щетинки имеются, в том числе на заднем крае черешка. Крыловая пластинка чаще всего саблеобразно выгнута вперед и несет по периметру длинные щетинки (рис. 1*а*). В черешке и в основании крыловой пластинки есть небольшая заполненная гемолимфой полость, объем которой составляет несколько процентов от общего объема крыла. Жилкование редуцировано и олигомеризовано. У всех Ptiliidae жилка *ScP* + *RA* сильно склеротизована и занимает значительную часть черешка крыла (Polilov et al., 2019a).

По строению крыльев Ptiliidae разделяются на два подсемейства: Nossidiinae, характеризующееся невысокой степенью перокрылости, и Ptiliinae с высокой степенью перокрылости. Разделение сем. Ptiliidae на эти два подсемейства подтверждается и молекулярными данными (Polilov et al., 2019b).

Черешок крыла представителей подсем. Nossidiinae содержит две жилки: *ScP* + *RA* на переднем крае крыла и *CuA* на заднем крае крыла. На дистальной части черешка между этими жилками начинается складка, которая продолжается на крыловой пластинке. Пластинка содержит по меньшей мере три жилки: RA_4, RP_2 и MP_{1+2} (+ RP_{3+4}). Две склеротизованные части пластинки, расположенные по обе стороны от складки, могут быть истолкованы как отдельные жилки или как дистальная часть *CuA*. Щетинки крепятся к краю крыла с вентральной стороны и покрыты чешуевидными кутикулярными выростами (рис. 1*б*).

У Ptiliinae наблюдается очень сильная редукция жилкования крыльев. Число жилок убывает по мере уменьшения размеров тела и ширины крыла, при этом жилки не ветвятся. На крыльях у видов трибы Nanosellini развиты всего две жилки: RA_2 и RP_2. У трибы Acrotrichini жилкование крыла похожее, но MP_{1+2} (+ RP_{3+4}) слита с RP_2. Щетинки крепятся к крылу с вентральной стороны, вся их поверхность, за исключением базальной части, покрыта удлиненными пирамидальными или крючковидными кутикулярными выростами. Длина и плотность расположения выростов увеличиваются к вершине щетинки (Polilov et al., 2019a).

У видов подсем. Nossidiinae щетинки распределены по периметру крыла равномерно, а у Ptiliinae веер периферических щетинок четко разделен на три зоны: проксимальную часть переднего края крыловой пластинки, дистальную часть крыловой пластинки и проксимальную часть заднего края крыла. Такое расположение щетинок важно для складывания крыльев (Polilov et al., 2019a; Petrov et al., 2020).

Основания щетинок неподвижно сочленены с крыловой пластинкой, но они гибкие благодаря внутренним полостям и высокой концентрации резилина, что позволяет жукам компактно складывать крылья под надкрыльями, сгибая щетинки при основании

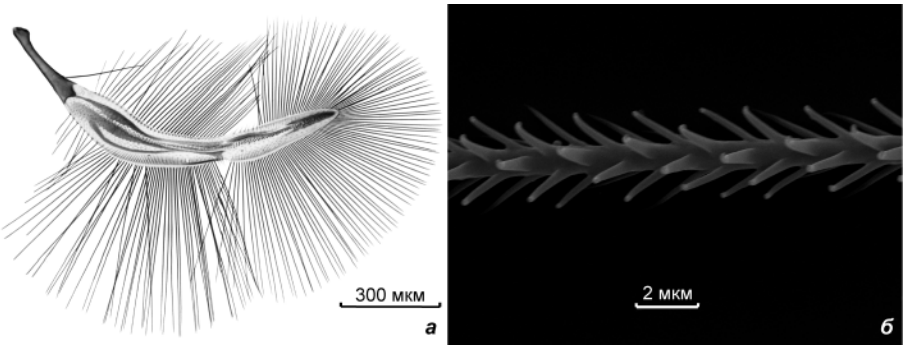

Рис. 1. Крыло *Acrotrichis sericans* Heer (Ptiliidae).
а – общий вид, *б* – кутикулярные выросты одной из периферических щетинок.

(Polilov et al., 2019a; Petrov et al., 2020). Представители сем. Ptiliidae складывают крылья, сгибая их по четырем косым линиям на участках крыловой пластинки, богатых резилином, который придает мембране крыла эластичность и поэтому ожидаемо распределен в тех ее участках, которые должны сгибаться при складывании и быстро выпрямляться при расправлении крыла (Haas et al., 2000). Сначала жуки отводят крылья назад и немного поворачивают вокруг своей оси, при этом соединяя надкрылья. После этого насекомое сгибает крыло при помощи движений брюшка. Для лучшего сцепления с крыльями поверхности, участвующие в складывании, покрыты микроскульптурой. На поверхности тергитов брюшка есть складки и щетинки, на внутренней поверхности надкрылий развиты складки. На крыловой пластинке имеются кутикулярные шипики (Polilov et al., 2019a; Petrov et al., 2020). Крылья у Ptiliinae (к которым относятся мельчайшие жесткокрылые) складываются симметрично (Polilov et al., 2019a; Petrov et al., 2020) в отличие от крыльев Nossidiinae и Staphylinidae (Hammond, 1985; Sun, Bhushan, 2012). Расправление крыльев у Ptiliidae не может происходить за счет нагнетания в крыло гемолимфы, как у многих более крупных насекомых, поскольку полость внутри крыла замкнутая. Крыло расправляется пассивно благодаря упругости кутикулы крыла с высоким содержанием резилина и упругости пластинки с продольными складками, придающими крылу дополнительную жесткость (Petrov et al., 2020).

Hymenoptera

Мельчайшие перепончатокрылые, относящиеся к семействам Mymaridae (длина тела 0.14–4.0 мм) и Trichogrammatidae (0.17–2.0 мм), весьма разнообразны по строению крыльев, на которых веер щетинок развит в разной степени (Polilov, 2016, 2017). Щетинки миниатюрных перепончатокрылых гладкие, без кутикулярных выростов. Они расположены по периметру дистальной части крыла, как и у миниатюрных жесткокрылых, в отличие от которых их крыло, как правило, не имеет обособленного черешка. Поскольку крылья не складываются, щетинки расположены по краю крыла намного равномернее, чем у Ptiliidae (Polilov, 2016, 2017).

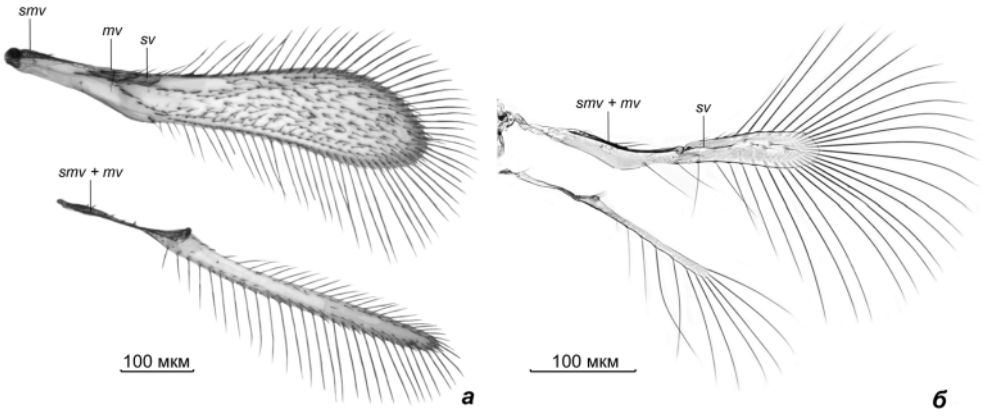

Рис. 2. Крылья миниатюрных перепончатокрылых (Hymenoptera).
а – Anaphes flavipes Förster (Mymaridae), *б – Megaphragma amalphitanum* Timberlake (Trichogrammatidae).

В переднем крыле миниатюрных Mymaridae три жилки: субмаргинальная, маргинальная и стигмальная, которые происходят от *Sc* и *R*; жилки часто сливаются в одну на переднем крае крыла (рис. 2*а*). В заднем крыле только одна субмаргинальная жилка. У представителей рода *Mymar* Curtis, 1828 крылья имеют длинный черешок с небольшой округлой пластинкой на конце, которая несет радиально расходящиеся щетинки. Самцы *Dicopomorpha echmepterygis* Mockford, 1997 лишены крыльев (Burks, 1938; Bradley, 1955; Polilov, 2016). В переднем крыле миниатюрных Trichogrammatidae три жилки: субмаргинальная (субкостальная и премаргинальная), маргинальная и стигмальная (радиальная). Обычно все они сливаются в одну жилку у переднего края крыла. Эти жилки происходят от *Sc* и *R*. В заднем крыле всего одна жилка неясной гомологии (рис. 2*б*) (Burks, 1938; Bradley, 1955; Polilov, 2016).

В обоих семействах при миниатюризации наблюдаются укорочение и сужение крыловой пластинки, смещение центра площади крыла к вершине, увеличение относительной площади крыла, которую занимают щетинки, и уменьшение их количества (Polilov, 2016, 2017).

Для перепончатокрылых, включая по меньшей мере часть миниатюрных видов, характерна функциональная двукрылость. У крупных представителей отряда переднее и заднее крылья соединены и действуют как единая аэродинамическая поверхность (Wootton, 2002). У миниатюрных перепончатокрылых крылья соединены только в проксимальной трети, дистальные части переднего и заднего крыла каждой стороны довольно далеко разделены.

Thysanoptera

Самые миниатюрные из трипсов принадлежат к сем. Thripidae, длина представителей которого составляет от 0.5 до 2 мм (Polilov, 2016). Крыловые пластинки трипсов узкие (рис. 3). Переднее крыло имеет одну или две жилки, в заднем крыле остается

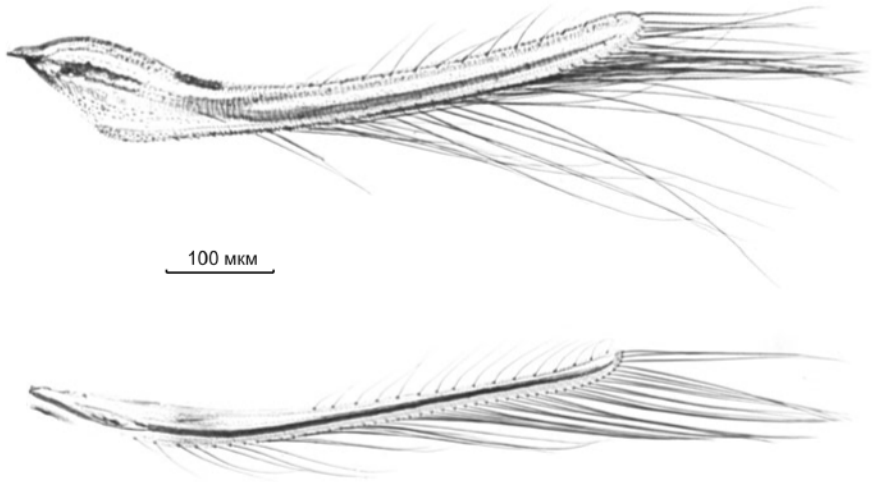

Рис. 3. Переднее (вверху) и заднее (внизу) крылья *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché (Thysanoptera).

одна жилка; гомология этих жилок неизвестна (Polilov, 2016). На поверхности щетинок имеются продольные ребра (Ellington, 1980). Основание каждой щетинки находится в имеющем форму цифры 8 углублении, которое позволяет зафиксировать щетинку в одном из двух положений (Sane, 2016). В полете щетинки расположены под большим углом относительно крыловой пластинки, а в покое – под углом в 15–20°. Чтобы сложить или расправить щетинки, насекомое поглаживает по ним ногами и брюшком (Ellington, 1980; Grimaldi, Engel, 2004). Щетинки расположены рядами, наклоненными под разным углом к крылу, образуя в расправленном виде сложную трехмерную структуру (Ellington, 1980; Polilov, 2016). На заднем крае крыла щетинки длиннее, чем на переднем, и расположены заметно плотнее (Polilov, 2016). Считается, что малые размеры тела – это базальный признак трипсов, сравнительно крупные формы которых возникли вторично. Перокрылость выражена у всех трипсов, даже крупных (достигающих 8–15 мм в длину). Почему даже самые крупные трипсы не утратили перокрылость, неизвестно (Grimaldi, Engel, 2004). Аллометрия крыльев трипсов пока не изучена.

Diptera

Крылатые двукрылые с длиной тела меньше 1 мм встречаются в семействах Cecidomyiidae (0.5–8 мм), Ephydridae (0.5–10 мм), Phoridae (0.5–8 мм), Scatopsidae (0.5–4 мм), Sciaridae (0.6–10 мм) и Sphaeroceridae (0.5–4 мм) (Нарчук, 2003). Особенности морфологии, связанные с миниатюризацией, и аллометрия крыльев Diptera изучены очень слабо.

Известно, что выраженная перокрылость не наблюдается даже у самых миниатюрных двукрылых (за исключением представителей сем. Nymphomyiidae, к которому относятся далеко не мельчайшие из двукрылых), хотя у многих миниатюрных форм чешуйки на заднем крае крыла, которые гомологичны щетинкам на крае крыла других

отрядов насекомых, заметно увеличены. Жилкование миниатюрных двукрылых сильно редуцировано, иногда жилки сливаются и смещаются к переднему краю крыла (Нарчук, 2003; Перковский, Федотова, 2004; Макарченко и др., 2014).

Nymphomyiidae – это монотипическое реликтовое семейство. Длина тела имаго Nymphomyiidae 1.5–2.5 мм, крылья лишены жилок, крыловая пластинка сужена и имеет форму бумеранга; передний и задний края крыла окаймлены коническими щетинками (Нарчук, 2003; Макарченко и др., 2014).

Hemiptera

Мельчайшие летающие представители отряда Hemiptera принадлежат к надсемейству тлей Aphidoidea, длина представителей которого составляет от 0.5 до 7 мм (Eastop, 1966; Stroyan, 1979; Polilov, 2016). Морфологические особенности, связанные с малыми размерами, и аллометрия крыльев тлей почти не изучены. Перокрылость у тлей не наблюдается. Жилкование сильно редуцировано (Eastop, 1966; Stroyan, 1979). У мельчайших Aphidoidea, принадлежащих к вымершим семействам Parvaverrucosidae и Burmitaphidae, функциональными были только передние крылья, а задние были почти полностью редуцированы (Poinar, Brown, 2005; Poinar, 2017). Для жилкования крыльев характерны олигомеризация и костализация (Stroyan, 1979; Poinar, Brown, 2005; Poinar, 2017).

КИНЕМАТИКА И АЭРОДИНАМИКА ПОЛЕТА НАСЕКОМЫХ ПРИ НИЗКИХ ЧИСЛАХ РЕЙНОЛЬДСА

Фазы крылового цикла

Крыловой цикл большинства насекомых состоит из четырех фаз (Sane, 2003; Chin, Lentink, 2016). Две из них трансляционные (взмах вверх и взмах вниз), т. е. крыло проходит значительное расстояние с относительно большой скоростью и малым изменением угла атаки. Они разделены двумя ротационными фазами (пронация и супинация): крыло почти не смещается относительно тела, но разворачивается и меняет направление движения. В цикле взмаха крыло во всех фазах движется костальным краем вперед.

При активном полете скорость крыла имеет не только линейную составляющую, но и угловую, так как крыло вращается относительно своего основания. Поэтому потоки воздуха, которые возникают при работе крыльев насекомого, имеют более сложную структуру, чем при обтекании стационарного крыла (Sane, 2003; Shyy et al., 2008; Lentink, Dickinson, 2009; Nabawy, Crowther, 2017).

Влияние размеров тела на аэродинамику полета

Необычное строение крыльев микронасекомых связано с особенностями аэродинамики полета в условиях, когда силы вязкого трения сопоставимы с силами инерции или преобладают над ними. Соотношение этих сил описывается числом Рейнольдса (*Re*) (1):

$$Re = \frac{\text{инерционные силы}}{\text{силы трения}} = \frac{\rho R V}{\mu}, \quad (1)$$

где ρ – плотность среды; R – характерная длина; V – скорость движения среды; μ – динамическая вязкость среды.

Для описания потоков несжимаемых жидкостей и газов используют систему уравнений Навье–Стокса (2). Это система из двух дифференциальных уравнений в частных производных (Sane, 2003; Anderson et al., 2009; Lentink, Dickinson, 2009).

$$\begin{gathered} \nabla \cdot \bar{u} = 0 \\ \rho \frac{D\bar{u}}{Dt} = -\nabla p + \mu \Delta \bar{u} + \rho \bar{g}, \end{gathered} \tag{2}$$

где $\nabla = \frac{\partial}{\partial x}\bar{i} + \frac{\partial}{\partial y}\bar{j} + \frac{\partial}{\partial z}\bar{k}$ – оператор набла; $\bar{u}$ – вектор скорости; ρ – плотность; t – время; p – давление; $\mu = \nu\rho$ – динамическая вязкость; ν – кинематическая вязкость; $\Delta = \nabla \cdot \nabla = \nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2}\bar{i} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}\bar{j} + \frac{\partial^2}{\partial z^2}\bar{k}$ – оператор Лапласа; $\bar{g}$ – ускорение свободного падения; $\frac{D\bar{u}}{Dt} = \frac{\partial \bar{u}}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x}\bar{i} + \frac{\partial}{\partial y}\bar{j} + \frac{\partial}{\partial z}\bar{k} = \frac{\partial}{\partial t} + (\bar{u} \cdot \nabla)$ – производная Лагранжа.

Первое уравнение системы, уравнение неразрывности, напрямую следует из закона сохранения массы (Sane, 2003; Anderson et al., 2009). Второе уравнение, или уравнение движения, представляет собой второй закон Ньютона (Sane, 2003; Shyy et al., 2008; Anderson et al., 2009). В левой части уравнения движения находится произведение плотности и производной Лагранжа от скорости по времени. Производная Лагранжа – это производная, взятая в системе координат, движущейся вместе с частицами среды. Другими словами, она описывает изменение со временем некой характеристики части среды. В правой части уравнения – сумма внутренних и внешних сил, которые действуют на среду: ∇p – барический градиент, $\mu\Delta\bar{u}$ – вязкое трение (внутренние силы) и $\rho\bar{g}$ – гравитация (внешняя сила) (Sane, 2003; Anderson et al., 2009).

Число Рейнольдса – это коэффициент безразмерной формы уравнения движения. Переход к безразмерной форме позволяет корректно сравнивать поведение среды в различных системах, так как учитываются только соотношения их параметров. Чтобы получить безразмерную форму уравнения движения (3), нужно разделить его размерные компоненты на характеристические величины. Например, время нужно разделить на частоту взмахов.

$$\frac{D\bar{u}^*}{Dt^*} = -\nabla^* p^* + \frac{\mu}{\rho R V}\Delta^* \bar{u}^* + g^* \equiv \frac{\rho R V}{\mu}\frac{D\bar{u}^*}{Dt^*} = -\nabla^* p^* + \Delta^* \bar{u}^* + g^*, \tag{3}$$

где u^* – безразмерная скорость; V – средняя скорость за характерный период; p^* – безразмерное давление; $\bar{g}^*$ – безразмерное ускорение свободного падения; R – характерная длина.

При вычислении *Re* машущего крыла в качестве характерной длины обычно используют радиус инерции плоской фигуры, описанной контуром крыла относительно оси, проходящей через основание и перпендикулярной продольной оси крыла (Cheng, Sun, 2016).

При полете крупных животных ($Re = 10^4$–10^7) инерционные силы, действующие на тело, преобладают над силами вязкого трения воздуха. При уменьшении размеров животного масса, которой пропорциональна сила инерции, уменьшается пропорционально кубу линейных размеров, а площадь поверхности, которой пропорциональна сила трения, уменьшается пропорционально квадрату линейных размеров, и отношение силы трения к силе инерции увеличивается, поэтому для миниатюрных насекомых преодоление сил вязкого трения имеет большее значение, чем для крупных.

Полет при малых *Re* накладывает отпечаток на кинематику крыльев, поскольку сила лобового сопротивления, действующая на крыло, становится значительно больше подъемной силы, т. е. уменьшается его аэродинамическое качество. В таких условиях гораздо эффективнее становится движение крыла с большими углами атаки, когда основной вклад в аэродинамическую силу вносит лобовое сопротивление крыла (Horridge, 1956; Ford et al., 2019).

Нестационарные механизмы генерации аэродинамических сил

Большинство крупных насекомых генерируют аэродинамические силы за счет пяти основных механизмов: прикрепленный вихрь на передней кромке крыла, добавленная масса, хлопо́к и бросок, ротационная циркуляция и взаимодействие крыла с ранее сброшенными вихрями (Sane, 2003; Chin, Lentink, 2016). Все эти механизмы нестационарные, т. е. потоки воздуха зависят от скорости и расположения крыла в предыдущие моменты, однако при малых *Re*, когда инерция воздушных потоков относительно мала, роль нестационарных эффектов может быть не так важна. Вклад некоторых нестационарных механизмов в генерацию аэродинамических сил заметно изменяется по мере уменьшения *Re* и увеличения выраженности перокрылости.

Прикрепленный вихрь на передней кромке крыла

Основной механизм генерации подъемной силы у большинства крупных насекомых – это прикрепленный вихрь на передней кромке крыла (leading edge vortex, далее LEV). Например, у *Drosophila melanogaster* (Drosophilidae) (*Re* = 150) он может обеспечивать до 45 % подъемной силы при зависающем полете (Vogel, 1966; Dickinson et al., 1999). Существует две теории, которые объясняют, каким образом LEV позволяет создавать аэродинамические силы (Nabawy, Crowther, 2017). Согласно одной теории, разная скорость движения над и под крылом и пониженное давление внутри вихря приводят к возникновению дополнительной подъемной силы (Sane, 2003; Chin, Lentink, 2016, Nabawy, Crowther, 2017). Согласно другой теории, LEV позволяет избежать полного срыва потока даже при движении с большими углами атаки: присоединяясь к крылу позади вихря, воздух сходит с крыла на задней кромке, создавая дополнительный импульс, направленный вниз даже при таких углах атаки, при которых в отсутствие вихря возникает заваливание (Nabawy, Crowther, 2017). Скорее всего, обе эти теории верны, но какой вклад вносит каждый из механизмов, пока неизвестно.

При малых *Re* вихри, которые возникают на передней кромке крыла, гораздо более диффузные и не могут обеспечить достаточной подъемной силы (Jones et al., 2016; Lee et al., 2018), поэтому для микронасекомых характерны большие углы атаки во время трансляций, а аэродинамические силы создаются преимущественно за счет лобового сопротивления, а не подъемной силы. Во время остальных фаз крыло движется с ми-

нимальными углами атаки, чтобы уменьшить его лобовое сопротивление. В связи с этим для миниатюрных насекомых LEV не имеет такого большого значения, как для крупных насекомых.

Присоединенный слой и добавленная масса воздуха

Когда тело движется в вязкой среде, за счет адгезии к поверхности тела и когезии между молекулами среды около его поверхности возникает зона, в которой среда движется вместе с телом. Так, непосредственно у поверхности тела скорость среды равна скорости тела, а при удалении от тела постепенно уменьшается вплоть до скорости свободной среды (Schlichting, Gersten, 1968; Chin, Lentink, 2016; Jones et al., 2016). Слой среды вокруг тела, который движется со скоростью, близкой к скорости тела, называется присоединенным слоем. В данном случае стандартный термин «пограничный слой» не используется, чтобы подчеркнуть, что толщина такого слоя, возникающего на крыле миниатюрного насекомого, сравнима с размерами крыла (Sane, 2003; Chin, Lentink, 2016; Kolomenskiy et al., 2020).

Толщину ламинарного присоединенного слоя δ на плоском крыле можно вычислить следующим образом (Schlichting, Gersten, 1968) (4):

$$\delta \approx 4.91\sqrt{\frac{\nu x}{u_0}} \approx 4.91\sqrt{\frac{\mu x x}{\rho x u_0}} \approx 4.91\frac{x}{\sqrt{Re}}, \quad (4)$$

где u_0 – скорость свободной среды; x – расстояние, пройденное средой вдоль твердого тела; ρ – плотность; $\nu = \mu/\rho$ – кинематическая вязкость; μ – динамическая вязкость; Re – число Рейнольдса.

Толщина присоединенного слоя тем больше, чем меньше Re. Поэтому она значительно влияет на аэродинамику полета микронасекомых (Cheer, Koehl, 1987; Jones et al., 2016; Lee, Kim, 2017; Lee et al., 2018).

При движении крыло увлекает за собой массу воздуха, которая ускоряется и затормаживается вместе с крылом и имеет собственную инерцию. Эффект добавленной массы увеличивает нагрузку на крыловой аппарат, при этом создавая дополнительную аэродинамическую силу (Chin, Lentink, 2016).

Аэродинамика перистого крыла

Относительная толщина присоединенного слоя, возникающего на щетинках, настолько велика, что становится сравнимой с расстоянием между щетинками, в результате промежутки между ними в значительной степени перекрыты присоединенным слоем (Jones et al., 2016; Lee, Kim, 2017; Lee et al., 2018). Это позволяет перистому крылу действовать практически так же, как мембранозное.

Силу трения, действующую на машущее крыло, можно разделить на две составляющие: нормальное напряжение и напряжение сдвига. Они направлены соответственно перпендикулярно и параллельно поверхности крыла. За счет сложной формы крыла и увеличения толщины присоединенного слоя по мере уменьшения Re вклад напряжения сдвига в общую силу трения, действующую на крыло, увеличивается, а вклад нор-

мального напряжения уменьшается. Это приводит к уменьшению проницаемости перистого крыла при уменьшении *Re* (Kolomenskiy et al., 2020).

Значительное число работ посвящено изучению формирования и динамики присоединенного слоя с использованием двумерных математических моделей, что позволяет сделать только очень общие выводы относительно поведения приграничного слоя на настоящем перистом крыле, так как в моделях не учитывается нестационарность потоков среды (Loudon et al., 1994; Santhanakrishnan et al., 2014; Jones et al., 2016; Lee et al., 2018).

В диапазоне *Re* и углов атаки, характерных для полета миниатюрных насекомых, перистое крыло может действовать почти так же, как мембранозное. Благодаря малым *Re* и сложной форме перистого крыла особое значение приобретают силы вязкого трения воздуха.

Для описания проницаемости крыла для воздуха используется коэффициент протекания (5). Коэффициент протекания между щетинками – это отношение объема среды, которая протекла между щетинками за единицу времени, к объему среды, который протек через мнимую рамку той же ширины (Hansen, Tiselius, 1992; Jones et al., 2016).

$$K_l = \frac{V_{leak}}{V_{sweep}} \tag{5}$$

где K_l – коэффициент протекания, V_{leak} – объем среды, протекающей между щетинками, а V_{sweep} – объем среды, протекающей через мнимую рамку.

Если требуется более точное описание, используют закон Дарси (6).

$$Q = \frac{-kS\Delta p}{\mu a}, \tag{6}$$

где Q – скорость среды, проходящей через крыло; k – коэффициент проницаемости; S – площадь крыла; Δp – разница давлений на поверхностях крыла; μ – динамическая вязкость среды; a – толщина крыла.

Для мембранозного крыла k и K_l равны нулю, а для перистого – больше нуля (вплоть до единицы). Проницаемость крыла зависит от расстояния между щетинками, их диаметра, угла атаки крыла и *Re* (Cheer, Koehl, 1987; Pal et al., 2006; Stockie, 2009; Santhanakrishnan et al., 2014).

В диапазоне *Re* и углов атаки, характерных для полета миниатюрных насекомых, за счет проницаемости перистое крыло имеет несколько меньшее лобовое сопротивление, чем мембранозное. При *Re* = 35 разница составляет 40 %, однако при *Re* = 2 – всего 10 %, вследствие чего при малых *Re* перистое крыло создает практически такую же аэродинамическую силу, как мембранозное (Kolomenskiy et al., 2020).

Стадия хлопка́ и броска

Для многих насекомых характерно наличие особого паттерна хлопка́ и броска (clap and fling) в крыловом цикле: после взмаха вверх крылья схлопываются над телом, начиная с костальных краев, а затем снова расходятся, тоже начиная с костальных краев

(Sane, 2003; Lehmann, Pick, 2007; Chin, Lentink, 2016; Jones et al., 2016). Схлопывая крылья, насекомое сбрасывает с них вихри передних кромок и выбрасывает назад струю воздуха (Chin, Lentink, 2016). По иной версии хлопóк и бросок используются, чтобы максимально увеличить амплитуду взмаха, хотя одно не противоречит другому. Когда крылья начинают расходиться перед взмахом вниз, воздух устремляется в образовавшееся пространство, что ускоряет развитие прикрепленных вихрей на передних кромках.

Жуки сем. Ptiliidae схлопывают крылья не только после взмаха вверх, но и после взмаха вниз. Паттерны хлопкá и броска преобразованы в возвратные движения: соединенные крылья продолжительное время движутся над и под телом с малой скоростью и околонулевыми углами атаки. Это позволяет снизить их лобовое сопротивление и значительно увеличить амплитуду взмаха по сравнению с насекомыми с одним хлопкóм в крыловом цикле. В результате трансляции почти перпендикулярны друг другу (Yavorskaya et al., 2019).

Вклад силы лобового сопротивления и подъемной силы в полную аэродинамическую силу крыла

При *Re* порядка 10, характерных для полета микронасекомых, вязкое трение оказывает значительное воздействие на движущиеся объекты. Полет в таких условиях имеет большие отличия от полета при больших *Re* (Бродский, 1988; Walker, 2002).

Траектория движения вершины крыла в боковой проекции у крупных насекомых имеет вид сильно вытянутой восьмерки. Крылья движутся с малыми углами атаки, а трансляции практически параллельны траектории движения. Аэродинамические силы генерируются на обеих трансляционных фазах, причем преобладает компонент, перпендикулярный направлению движения крыла, т. е. подъемная сила. Такой тип полета называется машущим.

По мере уменьшения размеров насекомого и, как следствие, уменьшения *Re* траектория вершины крыла на трансляционных фазах приобретает U-образную форму, а крылья движутся с бóльшими углами атаки. Основная часть аэродинамической силы генерируется во время трансляционных фаз, при этом преобладает компонент аэродинамической силы, параллельный направлению движения крыла, т. е. лобовое сопротивление. Для полета миниатюрных насекомых характерно также наличие стадии хлопкá и броска в кинематическом цикле (Walker, 2002; Lyu et al., 2019). Такой тип полета называется гребным.

ЭВОЛЮЦИЯ КРЫЛЬЕВ НАСЕКОМЫХ ПРИ МИНИАТЮРИЗАЦИИ И ИХ ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Крылья большинства мельчайших насекомых имеют бедное жилкование вследствие редукции и олигомеризации жилок, которые зачастую слабо склеротизованы, у некоторых видов на крыле имеется всего одна жилка (Polilov, 2015). Данная эволюционная тенденция, по-видимому, связана с аллометрией скелетных структур, которая присуща всем наземным животным и растениям: механическая прочность является функцией квадрата линейных размеров (площадь поперечного сечения), в то время как нагрузка при уменьшении размеров снижается в общем виде пропорционально массе тела, т. е. кубу линейных размеров (Schmidt-Nielsen, 1984).

Геометрия контура крыла также претерпевает аллометрические изменения, которые возможно анализировать при помощи морфометрии на уровне семейств и, реже, подотрядов, но трудно выявить на уровне высших таксонов из-за большого числа физиологических и морфологических факторов, влияющих на геометрию крыла.

Было показано, что уменьшение удлинения крыла (отношение квадрата длины к площади) сопутствует миниатюризации у представителей Hymenoptera, Coleoptera Adephaga и Diptera Nematocera; у представителей Diptera Brachycera и, в меньшей степени, у Hymenoptera наблюдается тенденция к смещению центра площади крыла в сторону вершины, т. е. происходит относительное расширение его дистальной части (рис. 4) (Danforth, 1989; Oertli, 1991; Беляев, Фарисенков, 2018, 2019). Такая аллометрия геометрии крыла отвечает особенностям развития LEV при различных *Re*: чем ниже *Re*, тем дальше от костального края происходит срыв LEV, особенно в дистальной части (Harbig et al., 2013). При *Re* порядка 10 в условиях гребного полета расширение дистальной части крыла также оказывается адаптивным, так как приводит к смещению центра аэродинамического давления к вершине крыла, которая имеет бóльшую линейную скорость и, следовательно, большее лобовое сопротивление. Кроме того, А. К. Бродский отмечает, что у миниатюрных насекомых зачастую вершина крыла имеет округлую и симметричную относительно продольной оси форму в связи с тем, что при больших углах атаки центр аэродинамического давления смещен ближе к середине хорды (Бродский, 1988). У крупных насекомых центр давления находится ближе к костальному краю, где находится зона LEV, поэтому их крылья имеют несимметричную треугольную форму (рис. 4*а*).

В результате миниатюризации представители отрядов Hymenoptera, Thysanoptera и Coleoptera конвергентно приобрели перистое строение крыльев. Среди мельчайших Diptera (Нарчук, 2003) (за исключением Nymphomyiidae) и Hemiptera (Eastop, 1966; Stroyan, 1979) птилоптеригия не встречается. Поскольку аэродинамика полета мельчайших насекомых в целом базируется на общих принципах, причины сохранения мембранозных крыльев у миниатюрных Diptera и Hemiptera остаются важным нерешенным вопросом их эволюции.

Становление перокрылости у трипсов можно проследить благодаря данным об ископаемых видах. У раннемезозойских трипсов (триас) с изначально небольшими размерами тела (1–2 мм) крыловая пластинка широкая с тонкой мембраной и выраженными элементами жилкования, которые несут относительно короткие щетинки. Уже у позднемезозойских трипсов (мел) крыловая пластинка узкая, элементы жил-

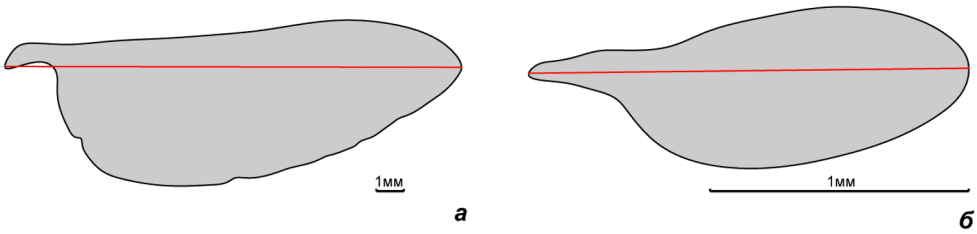

Рис. 4. Различия в геометрии контура крыла у крупных и миниатюрных насекомых.

а – *Tabanus bovinus* L., *б* – *Hydrellia albilabris* (Meigen).

Красной линией обозначена продольная ось крыла.

кования выражены слабо на фоне склеротизованной мембраны и есть длинные щетинки на периферии крыла (Grimaldi et al., 2004).

Наиболее полный предполагаемый эволюционный ряд, отражающий изменения крыльев при уменьшении размеров насекомых, реконструирован на примере надсем. Staphylinoidea (Polilov et al., 2019a). У жуков сем. Hydraenidae с длиной тела 2 мм жилкование редуцированное (рис. 5*б*) по сравнению с крупными стафилиноидами (например Silphidae) (рис. 5*а*), *Sc* сливается с радиальным стволом; кроме того, в крыле есть лишь медиальная и кубитоанальная жилки. Периферийные щетинки относительно короткие и отсутствуют на костальном крае, индекс перокрылости (отношение площади, занимаемой щетинками, к совокупной площади крыла) всего около 10 %. У видов подсем. Nossidiinae (Ptiliidae), длина тела которых не достигает минимальных в этом семействе значений, набор жилок сходный с Hydraenidae, но крыловая пластинка у́же и несет многочисленные (более 250) длинные щетинки, индекс перокрылости составляет 60–80 % (рис. 5*в*). У Ptiliinae крылья с еще более узкой пластинкой, черешок полностью склеротизован и удлинен, составляя до 1/3 общей длины крыла. Индекс перокрылости у них 90–95 %, а число щетинок у самых мелких видов уменьшено до 30 (рис. 5*г*). Жилкование претерпевает дальнейшую редукцию: у миниатюрных видов трибы Nanosellini остаются только две жилки.

Индекс перокрылости аллометрически зависит от размеров тела, что было показано не только для Ptiliidae (Coleoptera) (Polilov et al., 2019a), но и для Mymaridae (Hymenoptera) (Jones et al., 2016): кроме того, увеличивается отношение расстояния между щетинками к их диаметру (Jones et al., 2016; Polilov et al., 2019a). Данные закономерности согласуются с аэродинамической теорией перистого крыла. При уменьшении размеров тела и *Re* для обеспечения достаточно низкой проницаемости крыла для воздуха достаточно меньшего числа тонких щетинок. С другой стороны, перокры-

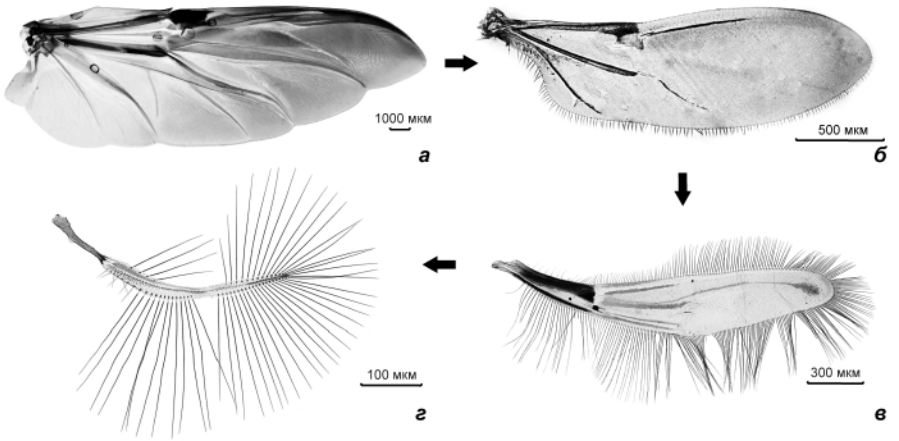

Рис. 5. Гипотетический ряд, отображающий эволюционные изменения крыла Staphylinoidea в процессе миниатюризации.

а – Nicrophorus vespillo L. (Silphidae), *б – Hydraena riparia* Kugelann (Hydraenidae), *в – Motschulskium sinuatocolle* Matthews (Ptiliidae: Nossidiinae), *г – Primorskiella anodonta* Polilov (Ptiliidae: Ptiliinae).

лость, вероятно, ограничивает максимальные размеры тела насекомого при сохранении способности к полету, так как количество щетинок на одном крыле ограничено длиной периметра крыловой пластинки, к которому они прикреплены, а их минимальный диаметр – необходимой жесткостью. Щетинки расположены, как правило, веерообразно, поэтому их основания находятся ближе друг к другу, чем вершины. В связи с этим длина щетинок также имеет некоторое оптимальное значение, при котором коэффициент проницаемости не слишком велик. По всей вероятности, самой важной переменной, характеризующей проницаемость перистого крыла и способность к полету, является число Рейнольдса, рассчитанное по зазору между щетинками. Для изученных Ptiliinae оно находится в достаточно узком диапазоне 0.4–0.6, и есть основания предполагать, что оно принимает сходные значения у других летающих перокрылых насекомых.

В условиях гребного полета с использованием механизма хлопка́ и броска перистое крыло имеет преимущества перед мембранозным. Проницаемость, незначительно уменьшающая лобовое сопротивление, компенсируется снижением массы и момента инерции (Farisenkov et al., 2021). Было показано, что крыло *Paratuposa placentis* (Ptiliidae) в 5–7 раз легче мембранозного крыла такой же формы. С учетом добавленной массы воздуха разница составляет 3–4 раза. Вторичные выросты щетинок вносят существенный вклад в облегчение крыла: гипотетическое перистое крыло с голыми цилиндрическими щетинками, имеющими аналогичное лобовое сопротивление, в 1.75 раза тяжелее, но все еще в 3–4 раза легче мембранозного. Таким образом, перистые крылья Hymenoptera и Thysanoptera, лишенные вторичных выростов, также должны быть в несколько раз легче своих гипотетических мембранозных аналогов. Поскольку перистое крыло обладает значительной проницаемостью для воздуха при больших углах атаки, насекомому требуется приложить значительно меньшие силы, чтобы разделить их перед взмахом вниз, чем насекомому с мембранозными крыльями (Jones et al., 2016).

Уменьшение инерции и усилия для разведения схлопнутых крыльев снижает необходимую для полета мощность, развиваемую летательной мускулатурой, как среднюю по кинематическому циклу, так и пиковую, что увеличивает энергоэффективность. Соответственно снижается масса летательной мускулатуры, что дополнительно облегчает тело насекомого и должно уменьшать энергозатраты на полет. Масса летательных мышц *Paratuposa placentis* прямого и непрямого действия составляет 6.9 % массы тела (Farisenkov et al., 2021), в то время как у крупных насекомых доля ее составляет десятки процентов и у стрекоз достигает 60 % (Ellington, 1985; Marden, 1989). Вероятно, эти различия связаны не только с эффективностью перистых крыльев, но и с аллометрией мощности мышц. Масса и объем мышцы пропорциональны кубу линейных размеров, а мощность – площади сечения и частоте сокращений (Hettinger, 1961; Ellington, 1985), поэтому удельная мощность летательных мышц насекомых предположительно растет при миниатюризации, однако подтверждений этого пока нет. На эффективность перистых крыльев безотносительно к влиянию размеров тела на удельную мощность мускулатуры указывает тот факт, что объем летательной мускулатуры *Paratuposa placentis* в 5 раз меньше, чем у миниатюрных двукрылых *Corynoneura scutellata* (Winnertz, 1846) из сем. Chironomidae (Веко, Полилов, 2020).

Миниатюризация почти не влияет на число мышц, которое соответствует минимальному числу мышц у крупных представителей родственных групп; у большинства ми-

ниатюрных насекомых уменьшается число склеритов и упрощается строение эндоскелета, к которому крепятся мышцы (Polilov, 2016).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мельчайшие крылатые насекомые способны к активному машущему полету. Миниатюризация сопровождается изменением геометрии крыльев, отвечающим особенностям аэродинамики полета при низких значениях числа *Re* (когда силы вязкого трения сравнимы с инерционными силами, что неизбежно при очень малых размерах тела): уменьшается удлинение, происходит дистальное смещение центра площади и округление вершины крыла.

Представители отрядов Thysanoptera, Coleoptera и Hymenoptera конвергентно приобрели перистые крылья, которые имеют малую проницаемость для воздуха и при этом в несколько раз легче мембранозных и требуют меньших усилий для разведения после хлопка.

При полете в условиях малых *Re* велико значение сил вязкого трения воздуха, поэтому кинематика полета миниатюрных насекомых значительно отличается от таковой у более крупных насекомых. Для микронасекомых характерны хлопóк и бросок и гребной тип полета, при котором аэродинамические силы генерируются преимущественно за счет лобового сопротивления крыла на трансляционных фазах, во время которых крылья движутся с большими углами атаки. Траектория вершины крыла мельчайших Diptera, Hymenoptera и Thysanoptera имеет U-образную форму. Мельчайшие жесткокрылые сем. Ptiliidae демонстрируют уникальную кинематику крыльев: трансляции практически перпендикулярные, между трансляционными фазами крылья схлопываются над и под телом и совершают возвратные движения с околонулевыми углами атаки.

Исследования полета микронасекомых это междисциплинарное направление, которое в последние несколько лет интенсивно расширяется с развитием новых методов, таких как трехмерная морфология, скоростная видеосъемка и вычислительная аэродинамика. Тем не менее, многие аспекты полета и морфологии крылового аппарата микронасекомых изучены лишь поверхностно и на небольшом круге объектов из-за многочисленных технических сложностей, сопровождающих сбор микронасекомых, трехмерную реконструкцию их строения, скоростную видеосъемку полета и ресурсоемкие вычисления аэродинамики. До сих пор остаются неизученными полет самых миниатюрных Diptera и Hymenoptera, аллометрия геометрии крыльев большинства микронасекомых, физиология мускулатуры и механические свойства крыльев.

Дальнейшее изучение функциональной морфологии крылового аппарата и механики полета микронасекомых имеет фундаментальное значение для понимания общей биологии и локомоции миниатюрных животных, а также для развития нестационарной аэродинамической теории при низких числах Рейнольдса, которая в перспективе может иметь практическое применение.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 20-14-50397).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляев О. А., Фарисенков С. Э. 2018. Исследование аллометрии формы и жилкования крыльев насекомых. Часть 1. Hymenoptera. Вестник Московского университета. Серия 16: Биология **73** (4): 277–284.

Беляев О. А., Фарисенков С. Э. 2019. Исследование аллометрии формы и жилкования крыльев насекомых. Часть 2. Diptera. Вестник Московского университета. Серия 16: Биология **74** (1): 10–18.

Бродский А. К. 1988. Механика полета насекомых. Л.: Издательство Ленинградского университета, 207 с.

Веко Е. Н., Полилов А. А. 2020. Влияние миниатюризации на анатомию *Corynoneura scutellata* Winnertz, 1846 (Diptera: Chironomidae) – одного из мельчайших двукрылых. Зоологический журнал **99** (12): 1398–1410. doi: 10.31857/S0044513420090184

Городков К. Б. 1984. Олигомеризация и эволюция систем морфологических структур: 2. Олигомеризация и уменьшение размеров тела. Зоологический журнал **63** (12): 1765–1778.

Макарченко Е. А., Гундерина Е. И., Сато С. 2014. Морфологическое и молекулярно-генетическое описание *Nymphomyia kannasatoi* sp. n. (Diptera, Nymphomyiidae) из Японии и Южного Сахалина, с данными по биологии вида. Евразиатский энтомологический журнал **13** (6): 535–544.

Нарчук Э. П. 2003. Определитель семейств двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны). СПб.: Зоологический институт РАН, 250 с. (Труды Зоологического института РАН, т. 294).

Перковский Е. Э., Федотова З. А. 2004. Новые виды галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) из ровенского янтаря. Подсемейство Lestremiinae, трибы Micromyiini и Peromyiini. Палеонтологический журнал **38** (4): 44–54.

Полилов А. А. 2008. Анатомия мельчайших жесткокрылых жуков-перистокрылок трибы Nanosellini (Coleoptera, Ptiliidae) и пределы миниатюризации насекомых. Зоологический журнал **87** (2): 181–188.

Полилов А. А. 2015. Морфологические особенности насекомых, связанные с миниатюризацией. Вестник Московского университета. Серия 16: Биология **3**: 37–43.

Родендорф Б. Б. 1949. Эволюция и классификация летательного аппарата насекомых. М.; Л.: Палеонтологический институт АН СССР, 176 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР, т. 16).

Родендорф Б. Б. 1951. Органы движения двукрылых насекомых и их происхождение. М.; Л.: Палеонтологический институт АН СССР, 179 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР, т. 35).

Anderson J. D., Degrez G., Degroote J., Dick E., Grundmann R., Vierendeels J. 2009. Computational Fluid Dynamics: An Introduction. 3rd edn. Berlin, Germany: Springer, 332 p.

Beutel R. G., Vanin S. A. 2016. Torridincolidae Steffan, 1964. In: Handbook of Zoology. Vol. 1. Morphology and Systematics. 2nd ed. Berlin; Boston: De Gruyter, p. 67–70. doi: 10.1515/9783110373929-009

Bowestead S. 1999. A Revision of the Corylophidae (Coleoptera) of the West Palaearctic Region. Geneve: Museum d'Histoire Naturelle, 203 p.

Bradley J. C. 1955. The wing-venation of Chalcidoidea and of some allied Hymenoptera. Mémoires de la Société Entomologique de Belgique **27**: 127–137.

Burks B. D. 1938. A study of chalcidoid wings (Hymenoptera). Annals of the Entomological Society of America **31** (2): 157–161. doi: 10.1093/aesa/31.2.157

Cai C., Leschen R. A. B., Liu Y., Huang D. 2016. First fossil jacobsoniid beetle (Coleoptera): *Derolathrus groehni* n. sp. from Eocene Baltic amber. Journal of Paleontology **89** (5): 762–767. doi: 10.1017/jpa.2015.65

Cheer A. Y. L., Koehl M. A. R. 1987. Paddles and rakes: fluid flow through bristled appendages of small organisms. Journal of Theoretical Biology **129** (1): 17–39. doi: 10.1016/S0022-5193(87)80201-1

Cheng X., Sun M. 2016. Wing-kinematics measurement and aerodynamics in a small insect in hovering flight. Scientific Reports **6** (25706): 1–12. doi: 10.1038/srep25706

Chin D. D., Lentink D. 2016. Flapping wing aerodynamics: from insects to vertebrates. Journal of Experimental Biology **219** (7): 920–932. doi: 10.1242/jeb.042317

Danforth N. 1989. The evolution of hymenopteran wings: the importance of size. Journal of Zoology **218**: 247–276. doi: 10.1111/j.1469-7998.1989.tb02536.x

Dickinson M. H., Lehmann F.-O., Sane S. P. 1999. Wing rotation and the aerodynamic basis of insect flight. Science **284** (5422): 1954–1960. doi: 10.1126/science.284.5422.1954

Eastop V. F. 1966. A taxonomic study of Australian Aphidoidea (Homoptera). Australian Journal of Zoology **14** (3): 399–592. doi: 10.1071/ZO9660399

Ellington C. P. 1980. Wing mechanics and take-off preparation of thrips (Thysanoptera). Journal of Experimental Biology **85**: 129–136. doi: 10.1242/jeb.85.1.129

Ellington C. P. 1984a. The aerodynamics of hovering insect flight. III. Kinematics. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B **305**: 41–78. doi: 10.1098/rstb.1984.0051

Ellington C. P. 1984b. The aerodynamics of hovering insect flight. IV. Aerodynamic mechanisms. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B **305**: 79–113. doi: 10.1098/rstb.1984.0052

Ellington C. P. 1984c. The aerodynamics of hovering insect flight. V. A vortex theory. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B **305**: 115–144. doi: 10.1098/rstb.1984.00523

Ellington C. P. 1985. Power and efficiency of insect flight muscle. Journal of Experimental Biology **115** (1): 293–304. doi: 10.1242/jeb.115.1.293

Farisenkov S., Lapina N., Petrov P., Polilov A. 2020. Extraordinary flight performance of the smallest beetles. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **117** (40): 24643–24645. doi: 10.1073/pnas.2012404117

Farisenkov S. E., Kolomenskiy D., Petrov P. N., Lapina N. A., Engels T., Lehmann F.-O., Onishi R., Liu H., Polilov A. A. [Интернет документ] 2021. A novel flight style allowing the smallest featherwing beetles to excel. [URL: https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2021.06.24.449497v1]

Ford M. P., Kasoju V. T., Gaddam M. G., Santhanakrishnan A. 2019. Aerodynamic effects of varying solid surface area of bristled wings performing clap and fling. Bioinspiration & Biomimetics **14** (4): 046003. doi: 10.1088/1748-3190/ab1a00

Grimaldi D., Engel M. S. 2004. Evolution of the Insects. Cambridge; New York; Melbourne; Madrid; Cape Town; Singapore; São Paulo: Cambridge University Press, 755 p.

Grimaldi D., Shmakov A., Fraser N. 2004. Mesozoic thrips and early evolution of the order Thysanoptera (Insecta). Journal of Paleontology **78** (5): 941–952. doi: 10.1666/0022-3360(2004)078<0941:mtaeeo>2.0.co;2

Haas F., Gorb S., Blickhan R. 2000. The function of resilin in beetle wings. Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences **267**: 1375–1381. doi: 10.1098/rspb.2000.1153

Hájek J., Fikáček M. 2008. A review of the genus *Satonius* (Coleoptera: Myxophaga: Torridincolidae): taxonomic revision, larval morphology, notes on wing polymorphism, and phylogenetic implications. Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae **42** (2): 655–676.

Hájek J., Yoshitomi H., Fikáček M., Hayashi M., Jia F.-L. 2011. Two new species of *Satonius* Endrödy-Younga from China and notes on the wing polymorphism of *S. kurosawai* Satô (Coleoptera: Myxophaga: Torridincolidae). Zootaxa **3016** (1): 51–62. doi: 10.11646/zootaxa.3016.1.4

Hall W. E. 2000. Ptiliidae Erichson, 1845. In: R. H. Arnett Jr., M. C. Thomas (eds). American Beetles. Vol. 1. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia. Boca Raton; London; New York; Washington, D. C.: CRC Press, p. 233–246.

Hall W. E. 2019. Sphaerusidae Erichson, 1845. In: A. Slipinski, J. Lawrence (eds). Australian Beetles. Vol. 2. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga (part). Clayton South: CSIRO Publishing, p. 15–17.

Hammond P. M. 1985. Dimorphism of wings, wing-folding and wing-toiletry devices in the ladybird, *Rhyzobius litura* (F.) (Coleoptera: Coccinellidae), with a discussion of inter-population variation in this and other wing-dimorphic beetle species. Biological Journal of the Linnean Society **24** (1): 15–33. doi: 10.1111/j.1095-8312.1985.tb00157.x

Hansen B., Tiselius P. 1992. Flow through the feeding structures of suspension feeding zooplankton: a physical model approach. Journal of Plankton Research **14** (6): 821–834. doi: 10.1093/plankt/14.6.821

Harbig R. R., Sheridan J., Thompson M. C. 2013. Reynolds number and aspect ratio effects on the leading-edge vortex for rotating insect wing planforms. Journal of Fluid Mechanics **717**: 166–192. doi: 10.1017/jfm.2012.565

Hettinger T. 1961. Physiology of Strength. Springfield: Bannerstone House, 83 p.

Horridge G. A. 1956. The flight of very small insects. Nature **178**: 1334–1335. doi: 10.1038/1781334a0

Huber J. T., Noyes J. S. 2013. A new genus and species of fairyfly, *Tinkerbella nana* (Hymenoptera, Mymaridae), with comments on its sister genus *Kikiki*, and discussion on small size limits in arthropods. Journal of Hymenoptera Research **32**: 17–44. doi: 10.3897/jhr.32.4663

Jones S. K., Yun Y. J. J., Hedrick T. L., Griffith L. A., Miller B. E. 2016. Bristles reduce the force required to 'fling' wings apart in the smallest insects. Journal of Experimental Biology **219** (23): 3759–3772. doi: 10.1242/jeb.143362

Kolomenskiy D., Farisenkov S., Engels T., Lapina N., Petrov P., Lehmann F.-O., Onishi R., Liu H., Polilov A. 2020. Aerodynamic performance of a bristled wing of a very small insect. Experiments in Fluids **61**: 194. doi: 10.1007/s00348-020-03027-0

Lawrence J. F., Ślipiński A., Seago A. E., Thayer M. K., Newton A. F., Marvaldi A. E. 2011. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. Annales Zoologici **61** (1): 1–217. doi: 10.3161/000345411X576725

Lee S. H., Kim D. 2017. Aerodynamics of a translating comb-like plate inspired by a fairyfly wing. Physics of Fluids **29** (8): 081902. doi: 10.1063/1.4998434

Lee S. H., Lahooti M., Kim D. 2018. Aerodynamic characteristics of unsteady gap flow in a bristled wing. Physics of Fluids **30** (7): 071901. doi: 10.1063/1.5030693

Lehmann F.-O., Pick S. 2007. The aerodynamic benefit of wing–wing interaction depends on stroke trajectory in flapping insect wings. Journal of Experimental Biology **210** (8): 1362–1377. doi: 10.1242/jeb.02746

Lentink D., Dickinson M. H. 2009. Rotational accelerations stabilize leading edge vortices on revolving fly wings. Journal of Experimental Biology **212** (16): 2705–2719. doi: 10.1242/jeb.022269

Loudon C., Best B. A., Koehl M. A. R. 1994. When does motion relative to neighboring surfaces alter the flow through arrays of hairs? Journal of Experimental Biology **193**: 233–254. doi: 10.1242/jeb.193.1.233

Lyu Y. Z., Zhu H. J., Sun M. 2019. Flapping-mode changes and aerodynamic mechanisms in miniature insects. Physical Review **99** (1): 012419. doi: 10.1103/PhysRevE.99.012419

Ma K. Y., Chirarattananon P., Fuller S. B., Wood R. J. 2013. Controlled flight of a biologically inspired, insect-scale robot. Science **340** (6132): 603–607. doi: 10.1126/science.1231806

Marden J. H. 1989. Bodybuilding dragonflies: Costs and benefits of maximizing flight muscle. Physiological and Biochemical Zoology **62** (2): 505–521. doi: 10.1086/physzool.62.2.30156182

Mayhew P. J. 2018. Explaining global insect species richness: lessons from a decade of macroevolutionary entomology. Entomologia Experimentalis et Applicata **166** (4): 225–250. doi: 10.1111/eea.12673

Miller L. A., Peshkin C. S. 2005. A computational fluid dynamics of 'clap and fling' in the smallest insects. Journal of Experimental Biology **208** (2): 195–212. doi: 10.1242/jeb.01376

Mockford E. L. 1997. A new species of *Dicopomorpha* (Hymenoptera: Mymaridae) with diminutive, apterous males. Annals of the Entomological Society of America **90** (2): 115–120. doi: 10.1093/aesa/90.2.115

Nabawy M. R. A., Crowther W. J. 2017. The role of the leading edge vortex in lift augmentation of steadily revolving wings: a change in perspective. Journal of the Royal Society **14** (132): 20170159. doi: 10.1098/rsif.2017.0159

Newton A. F., Thayer M. K., Ashe J. S., Chandler D. S. 2000. Staphylinidae Latreille, 1802. In: R. H. Arnett Jr., M. C. Thomas (eds). American Beetles. Vol. 1. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia. Boca Raton; London; New York; Washington, D. C.: CRC Press, p. 272–290.

Oertli J. 1991. Interspecific scaling (relative size change) of wing beat frequency and morphometrics in flying beetles (Coleoptera). Journal of the Swiss Entomological Society **64**: 139–154. https://doi.org/10.5169/seals-402439

Pal L., Joyce M. C., Fleming P. D. 2006. A simple method for calculation of the permeability coefficient of porous media. TAPPI Journal **5** (9): 10–16.

Petrov P. N., Farisenkov S. E., Polilov A. A. 2020. Miniaturization re-establishes symmetry in the wing folding patterns of featherwing beetles. Scientific Reports **10**: 16458. doi: 10.1038/s41598-020-73481-7

Philips T. K., Ive M. A., Giersch J. J. 2002. Jacobsoniidae Heller 1926. In: R. Arnett, M. C. Thomas, P. Skelley, J. H. Frank (eds). American Beetles. Vol. 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Boca Raton; London; New York; Washington, D. C.: CRC Press, p. 219–220. doi: 10.1201/9781420041231

Poinar G. Jr.2017. A new family of aphids (Hemiptera: Aphidoidea) in mid-Cretaceous Myanmar amber. Cretaceous Research **75**: 7–10. doi: 10.1016/j.cretres.2017.03.013

Poinar G. Jr., Brown A. E. 2005. New Aphidoidea (Hemiptera: Sternorrhyncha) in Burmese amber. Proceedings of the Entomological Society of Washington **107** (4): 835–845.

Polilov A. A. 2015. Small is beautiful: Features of the smallest insects and limits to miniaturization. Annual Review of Entomology **60**: 103–121. doi: 10.1146/annurev-ento-010814-020924

Polilov A. A. 2016. At the Size Limit – Effects of Miniaturization in Insects. Berlin; Heidelberg: Springer, 325 p. doi: 10.1007/978-3-319-39499-2

Polilov A. A. 2017. Anatomy of adult *Megaphragma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), one of the smallest insects, and new insight into insect miniaturization. PLoS ONE **12** (12): 0175566. doi: 10.1371/journal.pone.0175566

Polilov A. A., Reshetnikova N. I., Petrov P. N., Farisenkov S. E. 2019a. Wing morphology in featherwing beetles (Coleoptera: Ptiliidae): Features associated with miniaturization and functional scaling analysis. Arthropod Structure & Development **48**: 56–70. doi: 10.1016/j.asd.2019.01.003

Polilov A. A., Ribera I., Yavorskaya M. I., Cardoso A., Grebennikov V. V., Beutel R. G. 2019b. The phylogeny of Ptiliidae (Coleoptera: Staphylinoidea) – the smallest beetles and their evolutionary transformations. Arthropod Systematics & Phylogeny **77** (3): 433–455. doi: 10.26049/ASP77-3-2019-4

Reichardt H. 1973. A critical study of the suborder Myxophaga, with a taxonomic revision of the Brazilian Torridincolidae and Hydroscaphidae (Coleoptera). Arquivos de Zoologia **24** (2): 73–162.

Sane S. P. 2003. The aerodynamics of insect flight. Journal of Experimental Biology **206** (23): 4191–4208. doi: 10.1242/jeb.00663

Sane S. P. 2016. Neurobiology and biomechanics of flight in miniature insects. Current Opinion in Neurobiology **41**: 158–166. doi: 10.1016/j.conb.2016.09.008

Santhanakrishnan A., Robinson A. K., Jones S., Low A. A., Gadi S., Hedrick T. L., Miller L. A. 2014. Clap and fling mechanism with interacting porous wings in tiny insect flight. Journal of Experimental Biology **217** (21): 3898–3909. doi: 10.1242/jeb.084897

Sarig A., Ribak G. 2021. To what extent can the tiny parasitoid wasps, *Eretmocerus mundus*, fly upwind? Journal of Applied Entomology **145** (7): 660–674. doi: 10.1111/jen.12890

Schlichting H., Gersten K. 1968. Boundary-Layer Theory. Berlin; Heidelberg: Springer, 817 p. doi: 10.1007/978-3-662-52919-5
Schmidt-Nielsen K. 1984. Scaling: Why Is Animal Size So Important? Cambridge; New York: Cambridge University Press, Xi + 241 p.
Shyy W., Lian Y., Tang J., Viieru D., Liu H. 2008. Aerodynamics of Low Reynolds Number Flyers. Cambridge: Cambridge University Press, 193 p. doi: 10.1017/S0001924000005376
Song Z., Tong J., Pfleging W., Sun J. 2021. A review: Learning from the flight of beetles. Computers in Biology and Medicine **133**: 104397. doi: 10.1016/j.compbiomed.2021.104397
Stroyan H. L. G. 1979. Additions to the British aphid fauna (Homoptera: Aphidoidea). Zoological Journal of the Linnean Society **65** (1): 1–54. doi: 10.1111/j.1096-3642.1979.tb01079.x
Stockie J. M. 2009. Modelling and simulation of porous immersed boundaries. Computers and Structures **87**: 701–709. doi: 10.1016/j.compstruc.2008.11.001
Sun J., Bhushan B. 2012. Structure and mechanical properties of beetle wings: A review. RSC Advances **2** (33): 12606–12623. doi: 10.1039/C2RA21276E
Sun J., Liu C., Bhushan B. 2019. A review of beetle hindwings: Structure, mechanical properties, mechanism and bioinspiration. Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials **94**: 63–73. doi: 10.1016/j.jmbbm.2019.02.031
Sun M., Tang J. 2002. Unsteady aerodynamic force generation by a model fruit fly wing in flapping motion. Journal of Experimental Biology **205** (1): 55–70. doi: 10.1242/jeb.205.1.55
Vogel S. 1966. Flight in *Drosophila* I. Flight performance of tethered flies. Journal of Experimental Biology **44**: 567–578. doi: 10.1242/jeb.44.3.567
Vu H. P., Cheol H. P. 2020 Mimicking nature's flyers: a review of insect-inspired flying robots. Current Opinion in Insect Science **42**: 70–75. doi: 10.1016/j.cois.2020.09.008
Walker J. A. 2002. Functional morphology and virtual models: physical constraints on the design of oscillating wings, fins, legs, and feet at intermediate Reynolds numbers. Integrative and Comparative Biology **42** (2): 232–242. doi: 10.1093/icb/42.2.232
Weis-Fogh T. 1973. Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production. Journal of Experimental Biology **59** (1): 169–230. doi: 10.1242/jeb.59.1.169
Wootton R. J. 2002. Design, function and evolution in the wings of holometabolous insects. Zoologica Scripta **31** (1): 31–40. doi: 10.1046/j.0300-3256.2001.00076.x
Yamamoto S., Takahashi Y., Parker J. 2017. Evolutionary stasis in enigmatic jacobsoniid beetles. Gondwana Research **45**: 275–281. doi: 10.1016/j.gr.2016.12.008
Yavorskaya M. I., Beutel R. G., Farisenkov S. E., Polilov A. A. 2019. The locomotor apparatus of one of the smallest beetles – The thoracic skeletomuscular system of *Nephanes titan* (Coleoptera, Ptiliidae). Arthropod Structure & Development **48**: 71–82. doi: 10.1016/j.asd.2019.01.002
Zhang Z.-Q. 2013. Phylum Arthropoda. In: Z.-Q. Zhang (ed.). Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013). Zootaxa **3703** (1): 17–26. doi: 10.11646/zootaxa.3703.1.6

THE EFFECTS OF MINIATURIZATION ON WING STRUCTURE AND FLIGHT MECHANICS IN INSECTS

N. A. Lapina, S. E. Farisenkov, P. N. Petrov, A. A. Polilov

Key words: flight, insects, miniaturization, kinematics, aerodynamics, ptiloptery, functional morphology.

SUMMARY

Miniaturization is one of the principal trends in the evolution of winged insects (Pterygota), in many groups of which miniature forms with body sizes comparable to those of unicellular protists evolved independently. It has been shown that microinsects are capable of active flight, the mechanics of which differ considerably from those of larger representatives of related groups. It has been found that many miniature insects convergently acquired peculiar features of the structure of the wing apparatus, called ptiloptery. Miniature insects display a rowing type of flight, since non-stationary mechanisms

that provide lift during flapping flight typical of large insects, birds, and bats are inefficient or poorly efficient when the forces of friction are comparable to inertial forces. During rowing flight, the wing cycle is asymmetric: during the power stroke, in some phases of the cycle, the wings move with high angles of attack and velocities, providing the generation of aerodynamic forces, and during the recovery stroke, in other phases, with small angles of attack and speeds, which allows the insects to minimize the drag of the wing. The study of the locomotion of miniature insects is not only an important aspect of the research on the biology of these animals, but also poses new problems in the field of motion mechanics at ultralow Reynolds numbers. In recent years, there has been an active accumulation of data on the structural features and functional morphology of the wings of miniature insects and the mechanics of their flight. This article provides an overview of the publications available on this issue. This study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project no. 20-14-50397).

УДК 595.78

ПЯДЕНИЦЫ (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE) БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА: УТОЧНЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА И РЕЗУЛЬТАТЫ МОЛЕКУЛЯРНОГО ДНК-БАРКОДИНГА

© 2021 г. И. А. Махов,* В. А. Лухтанов**

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

Поступила в редакцию 30.09.2021 г.
После доработки 28.10.2021 г.
Принята к публикации 28.10.2021 г.

В работе приводятся дополнения к фаунистическому списку пядениц Байкальского региона. Для семи видов уточнено распространение в его пределах; семь видов – *Chlorissa obliterata* (Walker, 1863), *Scotopteryx acutangulata* (Inoue, 1941), *Entephria byssata* (Aurivillius, 1891), *Minoa lutea* Schwingenschuss, 1954, *Eupithecia sophia* Butler, 1878, *Idaea dimidiata* (Hufnagel, 1767) и *Scopula flaccidaria* (Zeller, 1852) – впервые приводятся для Байкальского региона, и один вид, *Charissa beljaevi* Erlacher, Marrero et Erlacher, 2017 – впервые для России. Установлена новая комбинация для *Nebula korschunovi* **comb. n.** Впервые создана библиотека ДНК-баркодов пядениц Байкальского региона, которая включает 631 нуклеотидную последовательность фрагмента гена *COI* для 312 видов (86 % состава фауны). Анализ ДНК-баркодов и морфологии особей, для которых баркоды были получены, приводит к следующим результатам: 1) добавляет один вид (*Chlorissa obliterata*) к фауне региона; 2) выявляет 28 опубликованных в литературе и в публичных базах данных случаев ошибочной видовой идентификации, ассоциированных с нуклеотидными последовательностями; 3) позволяет однозначно делимитировать морфологически слабо дифференцированные виды-двойники трех пар: пара *Macaria alternata* ([Denis et Schiffermüller], 1775) и *M. shanghaisaria* Walker, 1861; пара *Isturgia murinaria* ([Denis et Schiffermüller], 1775) и *I. kaszabi* Vojnits, 1974, и пара *Chlorissa viridata* (Linnaeus, 1758) и *Ch. obliterata*; 4) показывает глубокую (3 % и более) генетическую дифференциацию байкальских и/или восточноазиатских популяций пяти видов, что свидетельствует о необходимости их таксономической ревизии.

Ключевые слова: Geometridae, пяденицы, фауна, Байкальский регион, Иркутская область, Республика Бурятия, ДНК-баркодинг.

DOI: 10.31857/S0367144521040080

Пяденицы – одно из наиболее богатых видами семейств чешуекрылых, насчитывающее в мировой фауне около 24 000 описанных видов и распространенное всесветно, за исключением полярных регионов (Yamamota, Sota, 2007; Van Nieukerken et al., 2011; Murillo-Ramos et al., 2019).

Фауна пядениц России насчитывает около 1125 видов из 330 родов (Беляев, Миронов, 2019). Многие регионы России, однако, до сих пор изучены недостаточно, в особенности это касается удаленных северных и северо-восточных территорий со слабо развитой дорожной сетью. Данная работа посвящена одному из таких регионов – Байкальскому, который включает территории двух административных субъектов, примыкающих к оз. Байкал: Иркутской области и Республики Бурятия.

В последние годы первый автор данной работы вместе с коллегами проводил инвентаризацию фауны сем. Geometridae Байкальского региона. Несмотря на то, что фаунистические списки региона неоднократно публиковались и обновлялись (Вийдалепп, 1987; Васильева, 1989; Белова, 2000; Берлов, Берлов, 2006; Гордеева, Гордеев, 2007), за последние 10 лет нами был обнаружен ряд видов, не отмеченных на этой территории ранее, а также подтверждено обитание нескольких видов, указания которых считались сомнительными. Кроме того, более 20 видов пядениц, известных из региона по литературным источникам, были исключены из фаунистического списка после проверки коллекционного материала. Наиболее полный опубликованный список видов региона, включающий 350 видов, можно найти в Каталоге чешуекрылых России (Беляев, Миронов, 2019). Всего с учетом находок последних лет (Makhov, Beljaev, 2019; Махов, 2021; Makhov, 2021) для региона отмечено 353 вида.

В данной работе приводятся дополнения к фаунистическому списку пядениц Байкальского региона, которые основаны на исследованиях первого автора, проведенных в 2019–2021 гг. преимущественно в ранее не исследованных районах Иркутской обл. и Бурятии, а также на анализе коллекций Зоологического института РАН и других научных учреждений России.

Помимо этого, в статье публикуются результаты молекулярного ДНК-баркодинга пядениц Байкальского региона. ДНК-баркодинг – метод молекулярной идентификации видов, основанный на анализе и сравнении нуклеотидных последовательностей коротких, как правило, видоспецифичных участков генов (Hebert et al., 2003a). Многие специалисты сходятся во мнении, что использование этого метода в сочетании с анализом данных по морфологии, биологии и экологии позволяет существенно повысить надежность видовой идентификации (Silva-Brandão et al., 2009; Rajaei et al., 2013; Rubio et al., 2013; Stadie et al., 2014; Feizpour et al., 2018; Wanke et al., 2019).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой работы стали сборы первого автора за период 2009–2021 гг., а также материалы личных коллекций Э. Я. Берлова, В. Г. Шиленкова, А. В. Косарева (Иркутск), А. В. Филиппова (Улан-Удэ) и С. А. Князева (Омск). Помимо этого, были изучены коллекционные фонды следующих институтов и учреждений: Зоологический институт РАН (С.-Петербург), Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), Бурятский научный центр СО РАН (Улан-Удэ), Биолого-почвенный факультет Иркутского государственного университета (Иркутск).

Сбор материала и его обработка. Бабочки собирались с конца марта по начало октября с использованием световой ловушки, оборудованной ртутной лампой Sylvania HSL-BW 250W E40, запитанной от бензинового электрогенератора FUBAG TI 1000, и переносным экраном из белой ткани.

Фотографии гениталий получены с помощью стереомикроскопа Nikon SMZ25, фотокамеры Nikon DS-Ri2 и программного обеспечения NIS-Elements BR на базе ресурсного центра «Таксон» Зоологического института РАН (С.-Петербург).

Составление списка новых для региона видов. При составлении аннотированного списка видов была использована система типизации ареалов, предложенная К. Б. Городковым (1984, 1985, 1986, 1992). В списке после названия вида и характеристики типа его ареала приведено распространение в Байкальском регионе с использованием условных обозначений: БР – Байкальский регион (вид отмечен как в Иркутской обл., так и в Бурятии); ИО – вид отмечен только в Иркутской обл. (Предбайкалье); РБ – вид известен только из Бурятии.

Виды, отмеченные впервые для всего Байкальского региона, помечены восклицательным знаком; виды, впервые зарегистрированные в одном из входящих в него субъектов, отмечены звездочкой (*). В разделе «Материал» приведены данные этикеток изученных экземпляров и место их депонирования (в квадратных скобках): БНЦ – Бурятский научный центр Сибирского отделения РАН, Улан-Удэ; БПФ – Биолого-почвенный факультет Иркутского государственного университета, Иркутск; ЗИН – Зоологический институт РАН, С.-Петербург; ИСЭЖ – Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН, Новосибирск.

ДНК-баркодинг. Выделение ДНК проводилось с помощью колонок и набора реактивов DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN, Germany) в соответствии с протоколом производителя. Элюция ДНК проводилась с использованием 150-µl элюирующего буфера. Амплификация фрагмента гена субъединицы I цитохромоксидазы I (*COI*) длиной 658 пар нуклеотидов производилась с использованием прямого праймера LCO1490 (5′-GGTCAACAAATCATAAAGATATT GG-3′) и обратного праймера HCO2198 (5′-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3′) (Folmer et al., 1994) при следующих условиях: 95 °C – 3 мин, 95 °C – 30 сек, 50 °C – 45 сек, 72 °C – 1 мин (с 34 повторами шагов 2–4), 72 °C – 10 мин.

Секвенирование полученных ПЦР-продуктов выполнено в Центре молекулярных и клеточных технологий Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета и в компании Евроген (Москва). Для части образцов (181 проба) амплификация и секвенирование фрагмента гена *COI* осуществлялись в Канадском центре ДНК-баркодинга (Canadian Centre for DNA Barcoding, Biodiversity Institute of Ontario, University of Guelph) по стандартным методикам (deWaard et al., 2008).

Анализ ДНК-баркодов. Расчет оптимальной модели эволюции и вычисления нескорректированных генетических *p*-дистанций (отношения числа замен в двух сравниваемых сиквенсах к общему числу нуклеотидов в изучаемой последовательности (Hebert et al., 2003)) были выполнены в программе MEGA7 (Kumar et al., 2015). Нуклеотидные последовательности были выравнены в программе BioEdit (Hall, 1999). Байесовский анализ был выполнен с использованием программы MrBayes v.3.2.7 (Ronquist et al., 2012), для каждого набора последовательностей было выполнено два прогона по 10 000 000 генераций с четырьмя цепями (одна холодная и три горячих). Полученные филогенетические реконструкции были визуализированы с помощью программы FigTree v.1.4.4 (http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/). В ряде случаев при проведении сравнений использовались не индивидуальные ДНК-баркоды, а гаплогруппы, под которыми понимались совокупности сиквенсов, близких по нуклеотидному составу и образующих на филогенетическом дереве отдельные клады.

Дополнение и уточнение списка региональной фауны

Подсем. ENNOMINAE

***Gnophopsodos ravistriolaria** (Wehrli, 1922). Южносибирский альпийский – БР. Ранее не указывался для ИО.

Материал. *Иркутская обл.*: Слюдянский р-н, 20 км Ю Слюдянки, пик Черского, 1850 м над ур. м., 16.VII.1984, 1 ♂ (leg. С. Синёв) [ЗИН].

Charissa beljaevi Erlacher, Marrero et Erlacher, 2017. Южносибирский монтанный – ?БР. Гениталии ♂ – рис. 1, *1*, *2*).

Материал. «Jrkut» [р. Иркут], 1 ♂ (сборщик неизвестен) [ЗИН].

Замечание. Вид впервые приводится для фауны России. Фото этого самца приведено в предыдущей работе (Makhov, 2021: 82, fig. 10H), где он был ошибочно определен как *Ch.* (*Pterygnophos*) *ochrofasciata*.

Apocheima cinerarius (Erschoff, 1874). Центральноазиатский аридный – юг РБ.

Материал. *Бурятия*: Тарбагатайский р-н, долина р. Селенга, 6 км С пос. Тарбагатай (51°32′37″ N, 107°21′41″ E), 19.V.2021, 1 ♂ (leg. И. Махов) [ЗИН].

Замечание. Редкий, вероятно, залетный вид, впервые обнаруженный в регионе Т. В. Гордеевой (БНЦ) в 2018 г. (личное сообщение).

Подсем. GEOMETRINAE

! Chlorissa obliterata (Walker, 1863). Сибирско-восточноазиатский суббореальный – юг РБ.

Материал. *Бурятия*: Джидинский р-н, долина р. Цагатуй, 15 км С улуса Гэгэтуй, 11.VII.2016, 1 ♂; кордон Малый Тасархай, 8.VII.2016, 3 ♂; там же, 7.VII.2016, 3 экз. Прибайкальский р-н, долина р. Селенга, о. Сенокосный, 26.VI.2016, 2 ♂; окр. пос. Мостовка, 28.VI.2015, 6 ♂; там же, 25.VI.2016, 1 экз. (И. Махов) [ЗИН]. Иволгинский р-н, г. Улан-Удэ, станция Комушка, разнотравный луг, 23.VI.1996, 1 ♀. Селенгинский р-н, долина р. Уда, 3–4 км выше пос. Гартоп, восточнее с. Курба, ильмовники, мезофитные луга, 26–27.VI.2016, 2 ♂ (GenBank: OK156233, OK641942). Заиграевский р-н, окр. пос. Онохой, Добо-Енхор, ильмовники, 15.VII.2008, 2 ♂ (GenBank: OK641946); там же, 2–3.VI.2009, 2 ♂ (GenBank: OK641944, OK641945) (leg. Т. Гордеева) [БНЦ].

Подсем. LARENTIINAE

***Acasis appensata** (Eversmann, 1842). Трансевразиатский температный – БР. Ранее этот вид не приводился для ИО.

Материал. *Иркутская обл.*: Иркутский р-н, Садоводческое некоммерческое товарищество (СНТ) Лаврентьево (52°08′41″ N, 104°18′05″ E): 11, 13 и 16.VI.2012, 4 ♂; 15.VI.2013, 1 ♂; окр. садоводства Родник (52°17′59″ N, 104°29′35″ E), 13.VI.2016, 1 ♀. Эхирит-Булагатский р-н, окр. пос. Усть-Ордынский (52°44′30″ N, 104°44′19″ E), 8.VI.2016, 1 ♂, 1 ♀ (leg. И. Махов); «Иркутск», 1 ♀ (сборщик неизвестен) [ЗИН]; окр. г. Иркутск, ст. Мельниково (52°15′53″ N, 104°14′44″ E), 6.VI.1941, 1 ♀; 9.VI.1941, 3 ♂; там же, 13 и 14.VI.1941, 2 ♂; там же, 24.VI.1940, 1 ♀ (leg. А. Быков) [БПФ].

Рис. 1. Geometridae, гениталии самцов.

1, *2* – *Charissa beljaevi* Erlacher, Marrero et Erlacher; *3*, *4* – *Scotopteryx acutangulata* Inoue; *5–7* – *Entephria byssata* Aurivillius; *8–10* – *Minoa lutea* Schwingenschuss.

1, *3*, *5*, *8* – генитальный сегмент вентрально (*1*, *3*, *5*) и латерально (*8*); *2*, *4*, *7*, *9*, *10* – эдеагус дорсально (*2*) и латерально (*4*, *7*, *9*, *10*); *6* – отделенная вальва.

Масштабные линейки – 1 мм.

! Scotopteryx acutangulata (Inoue, 1941). Сибирско-восточноазиатский суббореальный – РБ.

Материал. *Бурятия*: Селенгинский р-н, окр. оз. Гусиное (51°14′07″ N, 106°31′47″ E), 8.VII.2020, 2 ♀. Кяхтинский р-н, долина р. Чикой, 6 км ЗСЗ пос. Октябрьск (50°14′05″ N, 106°58′50″ E), 11.VIII.2019, 1 ♂ (leg. И. Махов) (гениталии – рис. 1, *3*, *4*) [ЗИН].

! Entephria byssata (Aurivillius, 1891). Трансевразиатский аркто-гольцовый – БР.

М а т е р и а л. *Иркутская обл.*: Слюдянский р-н, пик Черского, 2090 м над ур. м., 21.VII.1984, 1 ♂, 1 ♀ (leg. С. Ю. Синёв) (гениталии ♂ – рис. 1, *5–7*); «Хамар Дабан 25.VII», 4 ♂, 4 ♀; «Jrkut», 4 ♂, 2 ♀ (сборщик неизвестен) [ЗИН].

! Minoa lutea Schwingenschuss, 1954. Вид отмечен в Крыму, на Северном Кавказе, в Закавказье и Турции, а также на Алтае – ИО.

М а т е р и а л. *Красноярский край*: «Саянскія горы 24/V.1918 Кожанчиковъ, р. Казир-Сук [р. Казырсуг]», 2 ♂; там же, 30.V.1918, 1 ♀[ЗИН]. *Иркутская обл.*: Иркутский р-н, пос. Большие Коты (51°54′12″ N, 105°04′08″ E), 6.VII.2010, 1 ♂; СНТ «Лаврентьево» (52°08′41″ N, 104°18′05″ E), 13–16.VI.2018, 1 ♀ (leg. И. Махов); Глазунова падь (52°23′11″ N, 104°15′47″ E), 9.V.1914, 1 ♂ (leg. С. Родионов); «Jrkutzk [Иркутск] 28/6.78. Niels.», 1 ♀; «Jrkutzk 28/5.80. Hns.», 1 ♂; «Jrkutzk 9/6.80. Hns.», 1 ♀; «Иркутская губер.», 1 ♀ [ЗИН].

З а м е ч а н и е. Недавно показано (Rajaei et al., 2021), что *Minoa lutea* заслуживает видового статуса и вид был восстановлен из синонимии с *Minoa murinata* (Scopoli, 1763). Несмотря на отсутствие выраженной дифференциации по митохондриальным ДНК-баркодам, *M. lutea* хорошо диагностируется по небольшому (по сравнению с *M. murinata*) корнутусу и некоторым менее заметным признакам гениталий. В упомянутой работе *M. lutea* впервые приводится для России (Республика Алтай и Северный Кавказ). Изучение гениталий экземпляров *M. lutea* из Прибайкалья подтвердило их определение (гениталии ♂ на рис. 1, *8–10*).

***Asthena amurensis** (Staudinger, 1897). Сибирско-дальневосточный суббореальный – БР. Обитание в ИО подтверждается недавней находкой.

М а т е р и а л. *Иркутская обл.*: Иркутский р-н, СНТ «Лаврентьево» (52°08′41″ N, 104°18′05″ E), 20.VI.2019, 1 ♀ (leg. И. Махов) [ЗИН].

З а м е ч а н и е. В базе данных BoLD зарегистрированы 2 экз. с Алтая (Акташ), полностью идентичные по *COI* прибайкальским экземплярам *A. amurensis* и ошибочно определенные как *A. albulata* (Hufnagel, 1767). ДНК-баркоды *A. amurensis* и истинной *A. albulata* различаются на 8 %.

***Eupithecia denotata** (Hübner, 1813). Евро-кавказско-сибирский температный – БР. Ранее не указывался для РБ.

М а т е р и а л. *Бурятия*: Прибайкальский р-н, долина р. Селенга, окр. пос. Ильинка, о. Сенокосный (52°08′12″ N, 107°19′36″ E), 27.VI.2016, 1 ♀ (leg. И. Махов) [ЗИН].

***Eupithecia fennoscandica** Knaben, 1949. Евро-сибирский аркто-альпийский – БР. Ранее не указывался для РБ.

М а т е р и а л. *Бурятия*: Окинский р-н, Восточный Саян, верховья р. Архат (51°52′23″ N, 101°33′51″ E), 2000 м над ур. м., 20.VI.2018, 1 ♂ (leg. И. Махов) [ЗИН].

***Eupithecia groenblomi** Urbahn, 1969. Трансевразиатский температный – БР. Ранее не указывался для РБ.

М а т е р и а л. *Бурятия*: Кабанский р-н, пос. Речка Выдриная (51°28′36″ N, 104°51′32″ E), 18.VII.2014, 1 ♀ (leg. И. Махов) [ЗИН].

Eupithecia lanceata (Hübner, 1825). Субтрансевразиатский бореальный – БР.

М а т е р и а л. *Бурятия*: Заиграевский р-н, юго-восточный макросклон хр. Улан-Бургасы, падь с ручьем Хара-Ацагат, 20 км СВ пос. Онохой, 1.V.2017, 1 ♀ (leg. Т. В. Гордеева) [БНЦ].

З а м е ч а н и е. В Каталоге чешуекрылых России (Беляев, Миронов, 2019) вид не отмечен для РБ, хотя ранее приводился Васильевой (1989) для Тункинской долины.

! Eupithecia sophia Butler, 1878. Сибирско-дальневосточный суббореальный – ИО.

М а т е р и а л. *Иркутская обл.*: Ольхонский р-н, Байкало-Ленский заповедник, берег оз. Байкал, мыс Большой Солонцовый, 31.VII.2005, 1 ♀ (leg. О. Берлов) [ЗИН].

З а м е ч а н и е. Приведенный экземпляр ранее был упомянут как «*Eupithecia* sp. 1. (*sophia* species group)» (Берлов, Берлов, 2006: 106).

***Horisme falcata** (A. Bang-Haas, 1907). Южносибирский температный – БР. В ИО ранее не отмечался.

М а т е р и а л. *Иркутская обл.*: Эхирит-Булагатский р-н, окр. пос. Усть-Ордынский (52°44′30″ N, 104°44′19″ E), 22.VIII.2020, 3 ♂, 1 ♀. Ольхонский р-н, окр. пос. Сахюрта (53°01′52″ N, 106°51′42″ E), 21.VIII.2020, 1 ♂ (leg. И. Махов) [ЗИН].

Подсем. STERRHINAE

! Idaea dimidiata (Hufnagel, 1767). Субциркумтемпературный азиодизъюнктивный – ?ИО. Впервые приводится для БР.

М а т е р и а л. *Иркутская обл.*: «Лиственичное, Иркутская Область, Попова, 1953», 1 ♀ (leg. Попова) [ЗИН].

З а м е ч а н и е. Оригинальная этикетка приведенного экземпляра, очевидно, относится к пос. Листвянка, расположенному на берегу оз. Байкал. Возможно, этикетка ошибочна и упомянутый экземпляр собран в другом месте, так как *Idaea dimidiata* ранее никогда не приводился для исследуемой территории. Однако этот вид известен в Забайкальском крае (Беляев, Миронов, 2019), поэтому его распространение в Байкальском регионе исключить нельзя.

***Idaea sylvestraria** (Hübner, 1799). Трансевразиатский температный – БР. Ранее не указывался для ИО.

М а т е р и а л. *Иркутская обл.*: Ольхонский р-н, Тажеранская степь (52°57′07″ N, 106°45′01″ E), 23.VII.2019, 1 ♀ (leg. И. Махов) [ЗИН].

! Scopula flaccidaria (Zeller, 1852). Центральноазиатский аридный – ?ИО. Ранее не приводился на БР.

М а т е р и а л. *Иркутская обл.*: «Лиственичное, Иркутская Область, Попова, 1953», 2 ♂ (leg. Попова); “Jrkut! [р. Иркут]”, 1 ♂ [ЗИН].

З а м е ч а н и е. Изученные самцы соответствуют инфраподвидовому таксону *Acidalia flaccidaria* var. *albidaria* Staudinger, 1901, который одни авторы (Вийдалепп, 1988; Viidalepp, 1996) считают подвидом *S. flaccidaria*, а другие – самостоятельным видом (Hausmann, 2004).

***Scopula permutata** (Staudinger, 1897). Сибирско-туранский суббореальный – БР. Ранее не приводился для ИО.

З а м е ч а н и е. Вид был известен только с юга РБ, однако на сайте Lepiforum (http://lepiforum.org/wiki/page/Scopula_permutata) представлена самка *S. permutata* из коллекции Р. Мюллера (Rando Müller), собранная в окрестностях пос. Голоустное (берег оз. Байкал). Пока это единственный известный экземпляр из ИО.

Результаты ДНК-баркодинга

Нами был обработан 631 образец прибайкальских пядениц, принадлежащих к 312 видам. Все полученные баркоды сибирских представителей сем. Geometridae депонированы в базе данных GenBank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/) и доступны по номерам: MW792274–MW792412, MZ148325–MZ148361, OK073093–OK073273, OK156183–OK156397, OK205231–OK205252, OK314959–OK314981, OK641942–OK641962.

Впервые ДНК-баркоды получены для следующих видов пядениц: *Phigalia djakonovi* Molt., *Aspitates curvaria* Ev., *Pseudobaptria corydalaria* Graes., *Xanthorhoe aridela* Prt., *Euphyia coangulata* Prt., *Solitanea defricata* Pglr., *Zola terranea* Butl., *Rheumaptera neocervinalis* Inoue, *Horisme scotosiata* Wil., *Asthena corculina* Butl., *Eupithecia insignioides* Wehrli, *Eu. nobilitata* Stgr., *Cleta jacutica* Viid., *Holarctias rufinularia* Stgr., *Scopula aequifasciata* Chr., *S. agutsaensis* Vsl. и *S. impersonata* Wlk.

97 % изученных ДНК-баркодов оказались видоспецифичными, т. е. отличными по нуклеотидному составу от баркодов близких видов. В большинстве случаев эти различия превышали уровень в 2–3 % (различия наблюдались более чем в 13–17 нуклеотидных позициях из 658 изученных).

Выявлено 10 пар видов, в которых баркоды не позволяют достоверно идентифицировать вид, либо полностью (или почти полностью) совпадая у двух близких таксонов, либо частично перекрываясь у части популяций (табл. 1). У пяти пар из этих десяти такая ситуация была описана ранее для европейских популяций (Hausmann et al., 2011, 2013; Hausmann, Viidalepp, 2012; Mutanen et al., 2012; Skou, Sihvonen, 2015; Müller et al., 2019). Четырнадцать видов из этих 10 пар распространены в Байкальском регионе. Тем не менее, с учетом данных по географическому распространению (табл. 1), только 10 видов, населяющих Байкальский регион, невозможно делимитировать на основании их ДНК-баркодов.

Показано, что байкальские популяции ряда видов (табл. 2) резко дифференцированы по ДНК-баркодам от популяций из Европы, Турции, с Дальнего Востока и из Канады и представлены специфическими гаплогруппами. При этом байкальские популяции *Yezognophos vittaria* Thnb., *Aspitates gilvaria* Den. et Schiff., *A. taylorae* Butl., *Perizoma hydrata* Tr. и *Eupithecia pernotata* Gn. демонстрируют значительную степень дивергенции митохондриальных ДНК-баркодов (генетическая дистанция с известными гаплогруппами превышает 2.7–3.0 %). Это выше стандартных дистанций для баркодов в 2–3 %, которые используются в качестве критерия для разграничения аллопатричных видов (Hebert et al., 2003b).

Таблица 1. Пары видов прибайкальских пядениц с идентичными ДНК-баркодами. Случаи, выявленные в данном исследовании, помечены звездочкой

Видовая пара	Замечание
Chlorissa viridata (Linnaeus, 1758) *Ch. cloraria* (Hübner, 1813)	*Ch. cloraria* в Байкальском регионе не отмечен (Василенко, 2006), поэтому делимитация *Ch. viridata* в регионе возможна по ДНК-баркоду.
**Xanthorhoe sajanaria* (Prout, 1914) *X. derzhavini* (Djakonov, 1931)	*X. derzhavini* в Байкальском регионе не отмечен, поэтому делимитация *X. sajanaria* в регионе возможна по ДНК-баркоду.
Epirrhoe tartuensis Möls, 1965 *E. rivata* (Hübner, 1813)	*E. rivata* в Байкальском регионе не отмечен, поэтому делимитация *E. tartuensis* в регионе возможна по ДНК-баркоду.
Thera obeliscata (Hübner, 1787) *Th. variata* ([Denis & Schiffermüller], 1775)	Оба вида встречаются в Байкальском регионе, поэтому не могут быть делимитированы по баркодам.
Minoa murinata (Scopoli, 1763) *M. lutea* Schwingenschuss, 1954	*M. murinata* в Байкальском регионе не отмечен (смотреть раздел «Дополнение и уточнение списка региональной фауны»), поэтому делимитация *M. lutea* в регионе возможна по ДНК-баркоду.
**Eupithecia gelidata* Möschler, 1860 *Eu. nanata* (Hübner, 1813)	*Eu. nanata* в Байкальском регионе не отмечен, поэтому делимитация *Eu. gelidata* в регионе возможна по ДНК-баркоду.
**Eupithecia innotata* (Hufnagel, 1767) *Eu. ochridata* Schütze et Pinker, 1968	Оба вида встречаются в Байкальском регионе, поэтому не могут быть делимитированы по баркодам.
**Idaea dohlmanni* (Hedemann, 1881) *I. serpentata* (Hufnagel, 1767)	*I. serpentata* может быть обнаружен на западе Иркутской области, поэтому баркоды не могут быть использованы для делимитации этих видов в Байкальском регионе.
Scopula ternata Schrank, 1802 *S. frigidaria* (Möschler, 1860)	Было высказано предположение, что идентичные баркоды у этих видов могут быть следствием спорадической межвидовой гибридизации и последующей митохондриальной интрогрессии (Hausmann et al., 2013). Оба вида встречаются в Байкальском регионе, поэтому не могут быть делимитированы по баркодам.

Морфологически сходные виды, делимитированные на основании анализа ДНК-баркодов

Macaria alternata ([Denis et Schiffermüller], 1775) – **Macaria shanghaisaria** Walker, 1861.

Виды внешне очень сходны как по строению гениталий, так и по окраске крыльев (особенно облетанные экземпляры), из-за чего делимитация этой пары видов затруднена, особенно в зоне их симпатрии. Полученные нами ДНК-баркоды *M. alternata* и

Таблица 2. Новые гаплогруппы пядениц, выявленные в ходе анализа ДНК-баркодов сибирских представителей семейства. Min. d – минимальная генетическая дистанция до другой известной гаплогруппы этого вида

Вид	ID в базе данных GenBank	Min. d, %	Местонахождение ближайшей гаплогруппы
Yezognophos vittaria (Thunberg, 1788)	OK156256, OK156257	3.0	Финляндия (Müller et al., 2019: 206)
Aspitates gilvaria ([Denis et Schiffermüller], 1775)	OK314973	3.2	Эстония (Skou, Sihvonen, 2015: 410)
A. taylorae (Butler, 1893)	OK156194	2.9	Канада (deWaard et al., 2011; Hebert et al., 2016)
Ectropis crepuscularia ([Denis et Schiffermüller], 1775)	OK156241 – OK156255	1.2	Россия, Приморский край (Müller et al., 2019: 468)
Pseudentephria lamata (Staudinger, 1897)	OK073213	1.5	Россия, Алтай (BoLD: GWORZ676-10)
Perizoma hydrata (Treitschke, 1829)	OK073166, OK073266, OK073133, OK073179	5.0	Грузия, Турция (BIN BoLD:AAC3711)
Eupithecia pernotata Guenée, 1858	OK073201, OK156296	3.2	Финляндия (Mutanen et al., 2016)
Scopula immorata (Linnaeus, 1758)	MZ148352	1.2	Германия (BIN BoLD:AAC9960)
S. immutata (Linnaeus, 1758)	OK073115	1.2	Россия, Прибайкалье (данные авторов)

M. shanghaisaria (GenBank: OK156338, OK156339, OK156340, OK073272) демонстрируют четкую молекулярную дифференциацию, различаясь 21 фиксированной нуклеотидной заменой (табл. 3) (минимальная *p*-дистанция – 3.2 %).

Isturgia murinaria ([Denis et Schiffermüller], 1775) – **Isturgia kaszabi** Vojnits, 1974.

I. murinaria и *I. kaszabi* демонстрируют слабые и неустойчивые отличительные признаки во внешнем строении имаго. Также слабые, но устойчивые морфологические различия в строении гениталиий обоих полов были показаны нами ранее (Makhov, 2021). Полученный нами ДНК-баркод (OK156332) для малоизвестного *I. kaszabi* показывает, что эти виды различаются 12 заменами (табл. 4) (*p*-дистанция – 1.8 %), хотя в данном случае замены трудно интерпретировать как фиксированные, так как изучен только 1 экз. *I. kaszabi.*

Chlorissa viridata (Linnaeus, 1758) – **Chlorissa obliterata** (Walker, 1863).

Ранг *Ch. obliterata* был понижен Леро (Leraut, 2009) до подвида *Ch. viridata* (Linnaeus, 1758), однако впоследствии его видовой статус был восстановлен (Беляев, 2016; Müller et al., 2019). Ранее этот вид ошибочно указывался из Байкальского региона под названием *Ch. viridata* (L.) (Гордеева, Гордеев, 2007: 129). Действительно, он едва ли морфологически отличим от *Ch. viridata* / *Ch. chloraria*, но хорошо дифференцирован генетически (табл. 5). Виды различаются 11 фиксированными заменами

Таблица 3. Нуклеотидные замены в гене *COI* у пары видов *Macaria alternata* (Denis et Schiffermüller) – *M. shanghaisaria* Walker. Единичные (нефиксированные) замены указаны в скобках

Вид	Номер сайта																						
	34	46	88	106	118	139	154	157	166	214	220	391	394	424	427	448	487	542	544	589	592	619	628
Macaria alternata	**G**	**T**	**G**	**T**	**C**	**C**	**C**	**C**	**G**	**G**	**G** (A)	**C**	**C**	**C**	**T**	**T**	**C**	**T** (C)	**G**	**C**	**G**	**T**	**G** (A)
M. shanghaisaria	**A**	**C**	**A**	**C**	**T**	**T**	**T**	**T**	**A**	**A**	**C**	**T**	**T**	**T**	**C**	**C**	**T**	**C**	**A**	**T**	**A**	**C**	**A**

Таблица 4. Нуклеотидные замены в гене *COI* у видов рода *Isturgia* Hübner. Единичные (нефиксированные) замены указаны в скобках

Вид	Номер сайта											
	88	103	118	187	268	271	397	403	421	508	512	535
I. murinaria (Denis et Schiffermüller)	C (G)	T	T	C	C	T	C	T	A	A	G	T
I. kaszabi Vojnits	T	C	C	T	T	C	T	A	T	T	T	C

Таблица 5. Нуклеотидные замены в гене *COI* у видов рода *Chlorissa* Stephens. Единичные (нефиксированные) замены указаны в скобках

Вид	Номер сайта														
	43	133	271	316	352	412	433	446	493	499	547	562	607	611	631
Ch. viridata (L.) / *Ch. chloraria* (Hübn.)	**A**	**C** (T)	**C**	**G**	**T**	**G**	**A**	**G** (A)	**G**	**A**	**C** (T)	**A**	**T**	**T** (C)	**G**
Ch. obliterata (Walk.)	**G**	**T**	**T**	**A**	**C**	**A**	**G**	**A**	**A**	**G**	**T**	**T**	**A**	**C**	**A**

(*p*-дистанция – 1.7 %). Таким образом, достоверная регистрация *Ch. obliterata* в регионе стала возможной лишь благодаря использованию ДНК-баркодинга.

Примеры возможной синонимии и изменения таксономического статуса

Hemistola zimmermanni (Hedemann, 1879), **H. intermedia** Djakonov, 1926 и **H. veneta** (Butler, 1879).

Дьяконов (1926) описал из окрестностей Минусинска *H. intermedia*, близкий к *H. zimmermanni* (Hedemann, 1879), указав в качестве диагностического признака более короткие гребни антенн. Позже Верли (Wehrli, 1929) предположил, что *H. intermedia* может быть лишь формой *H. zimmermanni* либо не полностью дифференцированным от *H. chrysoprasaria* молодым видом. Е. А. Беляев вместе с В. Г. Мироновым считают (Беляев, 2016; Беляев, Миронов, 2019), что *H. intermedia* заслуживает видового статуса. Молекулярно-генетический анализ мог бы внести ясность в этот вопрос. Среди бабочек, собранных первым автором этой работы в Иркутской обл., Бурятии и Забайкальском крае, нет экземпляров с укороченными гребнями антенн. Анализ их баркодов (n = 10, GenBank: MZ148328–MZ148335, OK073174, OK156317) показал, что бабочки в этой выборке генетически гомогенны по *COI* (максимальная внутригрупповая нескорректированная *p*-дистанция – 1.7 %). На основе полученных нами баркодов и последовательностей, доступных в базах данных GenBank и BoLD, было построено Байесово дерево (рис. 2). Интересующая нас клада (выделена зеленым) объединяет все образцы *H. zimmermanni* из Сибири и ряд образцов из Китая, которые определены как *H. veneta* (Butler, 1879). Мы изучили изображения этих пядениц, доступные в базе BoLD, и пришли к выводу, что они определены неверно и в действительности относятся к *H. zimmermanni* (в трактовке Хана и Сю: Han, Xue, 2009). Клада, сестринская к (*H. chrysoprasaria* + *H. siciliana* + *H. zimmermanni* + *H. parallelaria*), также обозначена как *H. veneta* (единственный образец: QMA5415-13). *Hemistola zimmermanni*, *H. chrysoprasaria*, *H. siciliana* и *H. veneta* довольно близки между собой, и можно было ожидать, что настоящий *H. veneta* кластеризуется с тремя первыми видами. Однако на полученном дереве *H. veneta* (QMA5415-13) ответвляется еще до *H. parallelaria*, который определенно принадлежит к другой видовой группе. Бабочка на фото *H. veneta* QMA5415-13 довольно потертая, поэтому трудно сказать, к какому виду она относится. В связи с этим вопрос о синонимии *H. zimmermanni* и *H. veneta* остается открытым и требует изучения типового материала. В выделенной зеленым цветом кладе обнаруживаются лишь одна хорошо поддержанная (апостериорная вероятность = 1) подклада: Dnv19+MF050060.1 и одна подклада со средним значением поддержки (апостериорная вероятность = 0.93); поддержки остальных подклад слабые. Образцы, формирующие два упомянутых значительно поддержанных кластера, не соответствуют признакам предполагаемого *H. intermedia*, поэтому мы склонны считать, что в Иркутской обл., Бурятии и Забайкальском крае распространен только *H. zimmermanni*.

Nebula mongoliata (Staudinger, 1897) и **Nebula korschunovi** (Viidalepp, 1976), comb. n.

Мы получили баркоды нескольких бабочек, отвечающих признакам рода *Nebula* Bruand, 1846, собранных в разных местах в пределах Байкальского региона (см. «Материал»). Эти экземпляры различаются по размеру, форме крыльев и окраске; часть их

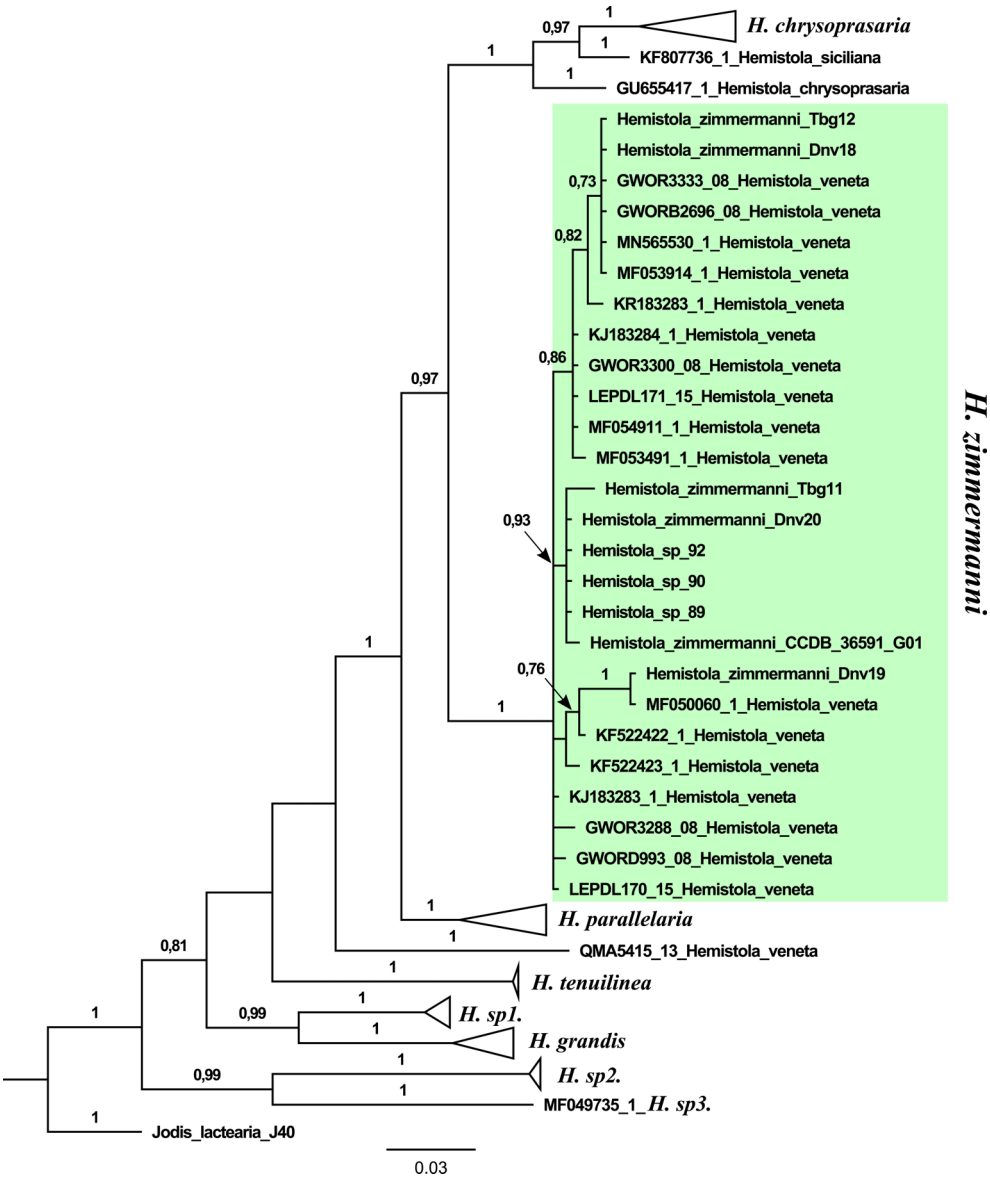

Рис. 2. Байесовское дерево *Hemistola*, основанное на анализе гена *COI.* Числа над ветвями указывают Байесовскую апостериорную вероятность. Поддержки ниже 0.7 не показаны.

соответствует описанию *Cidaria mongoliata* Staudinger, 1897, а часть – *Coenotephria korschunovi* Viidalepp, 1976. Анализ ДНК показал их генетическую гомогенность по *COI*, а изучение гениталий не выявило значимых различий, которые можно было бы трактовать как видовые. Это ставит вопрос о синонимизации *Coenotephria korschunovi* с *N. mongoliata*, но для этого необходим генетический анализ особей *C. korschunovi* из типовой местности (Хакасия). Кроме того, остается неясным статус *Nebula egenata*

(Prout, 1914), описанного из Сибири (р. Иркут) без приведения изображения, который также может оказаться синонимом *N. mongoliata*.

М а т е р и а л. *Красноярский край*: Минусинский р-н, окр. Минусинска, 21.VI.1936, 1 ♀ (leg. Кожанчиков) [ЗИН]. *Иркутская обл.*: Иркутский р-н, окр. пос. Б. Коты (51°54′12″ N, 105°04′08″ E), 30.VII.2016, 1 ♂; там же, 2.VIII.2016, 1 ♀ [ИСЭЖ]; там же, 3.VIII.2016, 1 ♂, 1 ♀ (GenBank: OK156360) (leg. И. Махов) [ЗИН]. *Бурятия*: Тарбагатайский р-н, долина р. Селенга, 6 км С пос. Тарбагатай (51°32′37″ N, 107°21′41″ E), 20.V.2021, 1 ♂ (GenBank: OK314970). Джидинский р-н, долина р. Джида, 7 км ЮЗ пос. Петропавловка (50°32′44″ N, 105°15′38″ E), 9.VIII.2020, 1 ♂ (GenBank: OK073226) (leg. И. Махов) [ЗИН]. Иволгинский р-н, окр. Улан-Удэ, 17.V.1997, 1 ♂ (GenBank: OK073260). Заиграевский р-н, окр. пос. Онохой, Добо-Енхор, 14–15.VI.2012, 1 ♀ (GenBank: OK073188) (leg. Т. Гордеева) [БНЦ].

З а м е ч а н и е. Таксон *korschunovi* был описан как отдельный вид в составе рода *Coenotephria* Prout 1914 (Вийдалепп, 1976). Позже он был приведен Я. Вийдалеппом как *Lampropteryx albigirata korschunovi* (Viidalepp, 1996: 27). Беляев (2016: 623) справедливо отмечает, что морфологически он не соответствует *C. albigirata*. Однако впоследствии трактовка этого таксона в составе рода *Lampropteryx* Stephens, 1831 была поддержана в первом и втором изданиях Каталога чешуекрылых России (Миронов и др., 2008: 217; Беляев, Миронов, 2019: 266), где он вновь рассматривается в качестве самостоятельного вида. Мы согласны, что отнесение *C. korschunovi* к роду *Coenotephria* неверно: в гениталиях самца щетинки (hamuli) на лабидах нечленистые, тогда как у *Coenotephria* щетинки двучлениковые. Более того, в описании *C. korschunovi* и иллюстрации к нему отражены важные детали строения гениталий самца, которые не характерны и для представителей рода *Lampropteryx*: эдеагус S-образной формы, везика лишена корнутусов, в то время как у видов *Lampropteryx* эдеагус более или менее прямой, а везика несет группу корнутусов. Окраска и рисунок крыльев у изученного голотипа (этикетки: «Хакассия, 8.8.69. Бирикчуль. det. Viidalepp 197[?]», «preparaat K-342♂ Viidalepp», ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск) также не соответствуют признакам *Lampropteryx*. По совокупности признаков *C. korschunovi* в большей степени соответствует роду *Nebula*. Таким образом, мы предлагаем рассматривать этот вид как *Nebula korschunovi* **comb. n.**

Asthena anseraria (Herrich-Schäffer, 1855) и **Asthena corculina** Butler, 1878.

Некоторые авторы (Xue, Scoble, 2002; Choi, 2012; Kim et al., 2018) считают *A. corculina* подвидом *A. anseraria*, другие рассматривают *A. anseraria* и *A. corculina* как самостоятельные виды (Беляев, 2016; Беляев, Миронов, 2019). Впервые полученный нами баркод забайкальского экземпляра *A. corculina* (GenBank: OK073094) отличается от европейских *A. anseraria* на 1.0–1.34 %, что скорее свидетельствует в пользу подвидового статуса *A. corculina*. Однако между этими таксонами существует обширная дизъюнкция в Сибири от Южного Урала до Забайкалья, из области которой их находки неизвестны. Указания *A. corculina* для Иркутской обл. (Берлов, Берлов, 2006: 105) ошибочны и относятся к *A. amurensis* (Staudinger, 1897) (проверены их изображения, доступные на сайте http://catocala.narod.ru/geom090.html). Таким образом, возможно, что *A. anseraria* и *A. corculina* – аллопатричные виды с незначительной генетической дифференциацией по *COI*. Требуются дальнейшие исследования.

Признаки возможной митохондриальной интрогрессии

Cleta jacutica Viidalepp, 1976.

Полученный нами ДНК-баркод саянского экземпляра *Cleta* (GenBank: OK073236) полностью совпал с баркодами экземпляров из западной Монголии и Крыма (BoLD: GWOSU212-11; GBLAD323-14), определенными как *C. perpusillaria*. В то же время изученный нами баркод якутского образца *Cleta* (GenBank: MZ148325) отличается от баркодов этих бабочек на 4.2 %. По строению гениталий (форма вальвы и юксты: рис. 3, *1–8*, отмечены стрелками) экземпляры из Бурятии, с Алтая и из Якутии (см. «Материал») однозначно соответствуют признакам *C. jacutica*. Таким образом, можно предположить возможный генетический обмен между восточными популяциями *C. perpusillaria* и южными популяциями *C. jacutica* (путем межвидовой гибридизации с последующей митохондриальной интрогрессией). Требуется дальнейшее изучение вопроса на более обширном материале.

М а т е р и а л. *Республика Алтай*. Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева: оз. Киндыктыкуль, 2550 м над ур. м., 24.VII.2001, 1 ♂ (leg. В. Ковтунович) (гениталии – рис. 3, *7*, *8*); 13 км В пос. Кокоря (49°57′09″ N, 89°11′02″ E), 11–12.VII.2017, 1 ♂ (leg. С. Князев). *Бурятия*: Окинский р-н, 6.5 км ЮЮЗ пос. Самарта, 2000 м (52°02′06″ N, 101°06′26″ E), 18.VII.2019, 5 ♂ (leg. И. Махов) (гениталии – рис. 3, *1*, *2*). Тункинский р-н, окр. пос. Монды, 2000 м над ур. м., 14.VII.1965, 1 ♂ (leg. К. Б. Городков) (гениталии – рис. 3, 3, *4*) [ЗИН]. Баунтовский р-н, 43 км С пос. Багдарин, окр. оз. Талой, 18.VII.2007, 2 ♂(leg. Т. Гордеева) (гениталии – рис. 3, *5*, *6*) [БНЦ]. *Якутия*: Момский р-н, хр. Черского, окр. с. Хонуу, тубдиспансер, 6.VII.2013, 1 ♂ (leg. С. Ноговицына) [ИСЭЖ].

Помимо этого вида, еще у 6 номинальных видов пядениц в Прибайкалье (*Alcis deversata* Stgr., *A. extinctaria* Ev., *Aspitates gilvaria* Den. et Schiff., *Ectropis crepuscularia* Den. et Schiff., *Thalera chlorosaria* Graes., *Scopula immutata* L.) в пределах одной популяции обнаружены два типа резко дифференцированных митохондриальных ДНК-баркодов. Этот феномен может означать, что симпатрично встречающиеся дифференцированные баркоды представляют нераспознанные криптические виды. Кроме того, это может объясняться вторичным слиянием популяций, которые долгое время эволюционировали в условиях географической изоляции и накопили генетические различия, или же интрогрессией от другого вида посредством межвидовой гибридизации. Тестирование этих альтернативных гипотез возможно с использованием дополнительных ядерных генетических маркеров, что недавно было сделано для *Alcis deversata*, *A. extinctaria* и *Thalera chlorosaria* (Makhov et al., 2021).

Выявление опубликованных в литературе и в публичных базах данных случаев ошибочной видовой идентификации

Мы использовали функцию Identification Engine, реализованную на платформе BoLD Systems (https://www. BoLDsystems.org/index.php/IDS_OpenIdEngine) и инструмент BLAST, реализованный в Генетическом банке (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi), для сравнения всех полученных нами сиквенсов с имеющимися в публичном доступе. Во многих случаях наши определения не совпали с опубликованными, и мы проверили исходные данные для образцов, баркоды которых в публикациях оказались наиболее сходными с нашими. Были изучены изображения ваучерных экземпляров и данные об их местонахождении. В результате было выявлено 28 ошибочных определений, которые приведены в табл. 6.

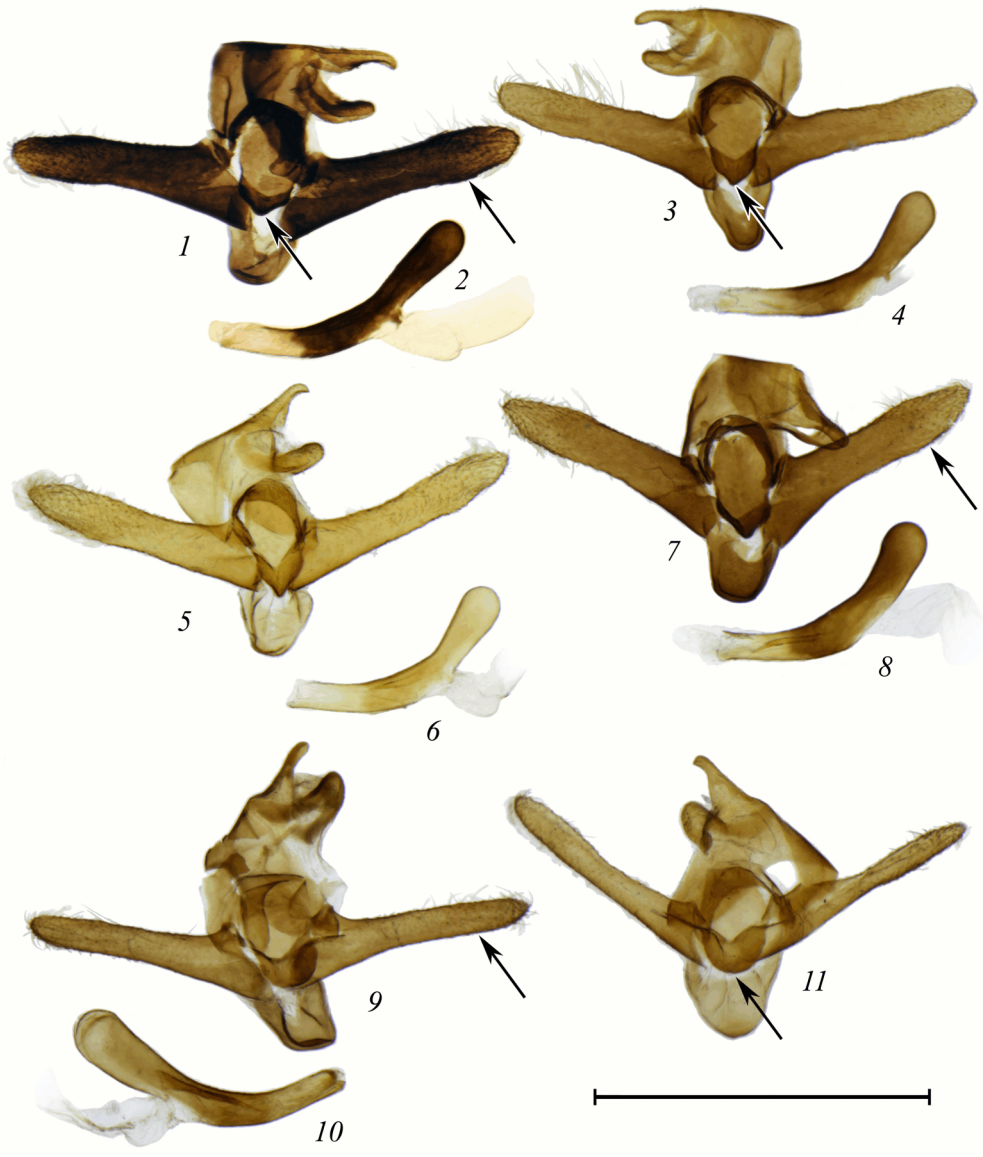

Рис. 3. *Cleta* Duponchel, гениталии самцов.

1–8 – Cleta jacutica Viidalepp; *9–11 – C. perpusillaria* Eversmann, 1847. *1*, *3*, *5*, *7*, *9*, *11* – генитальный сегмент вентрально; *2*, *4*, *6*, *8*, *10* – эдеагус, латерально. Стрелками указаны отличительные признаки *C. jacutica* и *C. perpusillaria* (пояснения в тексте).

Масштабная линейка – 1 мм.

Таблица 6. Исправления ошибочных определений видов сем. Geometridae в базах данных BoLD Systems и GenBank по результатам анализа ДНК-баркодов экземпляров из Прибайкалья. В квадратных скобках указаны номера баркодов, размещенных нами в базе GenBank

Определение в базе данных	Идентификационный номер	Исправленное определение
«*Eilicrinia parvula*»	BIN BoLD:AAC9618	*Eilicrinia unimacularia* Püngeler, 1914 [OK073217]
«*Heterophleps fusca*» Опубликовано в: Hao et al., 2020	GenBank: MF054615, MF053586, MF053511, MF051923, MF051469, MF051212, MF050531, MF050364, MF049553 BIN BoLD:AAC0759	*Astegania honesta* (Prout, 1908) [OK156196]
«*Jankowskia athleta*» Опубликовано в: Jin et al., 2018	GenBank: KJ183296. BoLD: GWOSU218-11, PEMOD896-20, GWOR3243-08, GWOR3183-08, GWOR3241-08, GWOR3234-08, GWOR3220-08, GWOR3382-08, GWORK1468-15, GWOUG191-20	*Jankowskia bituminaria* (Lederer, 1853) [OK156333]
«*Jankowskia fuscaria*»	BoLD: GWORB2820-08, GWORB2819-08, GWORB2770-08, GWORD914-08	
«*Lomaspilis marginata*» «*Dysgonia obscura*»	ID в ограниченном доступе GenBank: MF053212	*Calcaritis pallida* Hedemann, 1881 [OK156204].
«*Macaria signaria*»	BoLD: GWOTL956-13	*Macaria continuaria* (Eversmann, 1852) [OK156348, OK156349]
«*Macaria wauaria*»	BoLD: GWORA2085-09, PEMOD953-20, PEMOD892-20	*Macaria circumflexaria* (Eversmann, 1848) [OK073215]
«*Macaria* sp.»	BoLD: PEMOD911-20, PEMOD888-20, GWORL1150-16, GWORL1126-16, GWOUG225-20, GWOSU217-11, GWOSU221-11, GWOSU262-11, GWOSU229-11, GWOSR373-11	*Chiasmia saburraria* (Eversmann, 1851) [OK073259].
«*Isturgia* sp.»	BoLD: GWORB2823-08, GWORB2880-08, GWORB2845-08	
«*Comibaena cassidara*» «*Comibaena quadrinotata*» Опубликовано в: Hao et al., 2020	BoLD: GWOTL766-13 GenBank: MF052099	*Comibaena amoenaria* (Oberthür, 1880) [OK073119, OK073237]

Таблица 6 (*продолжение*)

Определение в базе данных	Идентификационный номер	Исправленное определение
«*Hemistola veneta*» Опубликовано в: Jin et al., 2018; Hao et al., 2020	BoLD: GWOR3333-08, GWORB2696-08, GWOR3300-08, LEPDL171-15, GWOR3288-08, GWORD993-08, LEPDL170-15 GenBank: MN565530, MN565531, MN565532, MN565533, MF053914, KR183283, KJ183284, MF054911, MF053491, MF050060, KF522422, KF522423, KJ183283	*Hemistola zimmermanni* (Hedemann, 1879) [MZ148328–MZ148335]
«*Pelurga comitata*» Опубликовано в: Hao et al., 2020	GenBank: MF050952	*Pelurga taczanowskiaria* (Oberthür, 1880) [OK073120]
«*Paracolax tristalis*» Опубликовано в: Hao et al., 2020	GenBank: MF052802	*Xenortholitha propinguata* (Kollar, 1844) [OK156397]
«*Pelurga comitata*» Опубликовано в: Hao et al., 2020	GenBank: MF050723, MF049687, MF049691, MF049831	
«*Lampropteryx* sp.»	BoLD: GWOR3199-08, GWORD994-08, GWOR3124-08, GWOR3132-08, GWOR3147-08, GWOR3161-08, PEMOD910-20	
«*Xenortholitha exacra*»	BoLD: GWOTL950-13	
«*Asthena albulata*»	BoLD: GWOSN889-11, GWOSN888-11	*Asthena amurensis* (Staudinger, 1897) [OK156197, OK156198]
«*Eupithecia irriguata*»	BoLD: GWOR3313-08	*Eupithecia carpophilata* Staudinger, 1897 [OK073178, OK156281].
	BoLD: GWOR3434-08, GWOR3331-08	*Eupithecia dissertata* (Püngeler, 1905) [OK073110]
«*Eupithecia extensaria*»	BoLD: GWORD947-08, GWOR3253-08	*Eupithecia impolita* Vojnits, 1980 [OK073230]

Таблица 6 (*продолжение*)

Определение в базе данных	Идентификационный номер	Исправленное определение
«*Eupithecia pimpinellata*»	BoLD: GWORB2698-08, GWOR3175-08	*Eupithecia uliata* Staudinger, 1897 [OK073148, OK156302]
«*Horisme nigrovittata*»	BoLD: LEALT331-16, GWORZ671-10, LEALT757-16, GWORD1034-08	*Horisme falcata* (A. Bang-Haas, 1907) [OK073146, OK073218]
«*Idaea foedata*»	BoLD: GWOR3245-08, GWORE2071-09, GWORE2069-09, GWORM629-09	*Idaea falckii* (Hedemann, 1879) [MZ148339]
«*Idaea effusaria*» Опубликовано в: Hao et al., 2020; Xie, 2020	GenBank: MF055524; MF054782; MF053001; MF051919; MF051844; MF051555; MF053413; MF049550, MN646772	*Idaea nitidata* (Herrich-Schäffer, 1861) [OK073137]
«*Scopula subpunctaria*»	BoLD: INSSD484-20, PEMOD887-20, GWORB2781-08, GWORB2776-08, GWORB2772-08, GWOUG229-20, GWOR3378-08, GWOR3284-08, GWOR3259-08	*Scopula dignata* (Guenée, 1858) [MZ148350]
«*Scopula beckeraria*»	BoLD: GWOR3323-08; GWORB2711-08; GWOR3330-08	*Scopula permutata* (Staudinger, 1897) [MZ148354]

Проведенная нами проверка определений показывает, что часть ошибок обусловлена плохим состоянием экземпляров, не позволяющим точно диагностировать вид по внешним признакам (например, *Eupithecia irriguata*, *Eu. pimpinellata*, *Scopula subpunctaria*, *Idaea effusaria*). Так, мы проанализировали полный митохондриальный геном “*I. effusaria*”, полученный Си (Xie, 2020), и обнаружили, что его локус *COI* соответствует баркоду *I. nitidata*, т. е. весь опубликованный митогеном принадлежит не *I. effusaria*, а *I. nitidata*. Часть ошибок, по-видимому, связана с тем, что авторы определений имели дело лишь с изображениями видов (их ваучерных экземпляров), которые представляли мало знакомую им фауну (Jin et al., 2018; Hao at al., 2020). В единичных случаях можно предполагать операционные ошибки (путаница ваучеров и их номеров), как в случаях с неверным определением до уровня семейства: *Dysgonia obscura* (Erebidae) – *Calcaritis pallida* (Geometridae), *Paracolax tristalis* (Erebidae) – *Xenortholitha propinguata* (Geometridae) (Hao et al., 2020).

С учетом представленных дополнений фауна пядениц Байкальского региона насчитывает 361 вид из 146 родов.

Создана библиотека ДНК-баркодов пядениц Байкальского региона, которая включает 631 нуклеотидную последовательность фрагмента гена *COI* для 312 видов. Для 17 видов ДНК-баркоды получены впервые; для 298 видов впервые получены ДНК-баркоды популяций, обитающих в Байкальском регионе. 97 % изученных ДНК-баркодов оказались видоспецифичными, т. е. отличными от баркодов близких видов. В большинстве случаев эти различия превышали уровень в 2–3 % (т. е. наблюдались более чем в 13–17 нуклеотидных позициях из 658 изученных). Показано, что надежная видовая идентификация возможна для трех пар видов, *Macaria alternata* и *M. shanghaisaria*, *Isturgia murinaria* и *I. kaszabi*, а также *Chlorissa viridata* и *Ch. obliterata*, которые не имеют устойчивых диагностических признаков в окраске и рисунке крыльев и в строении гениталий обоих полов. Использование созданной библиотеки ДНК-баркодов делает возможным идентификацию 302 видов региональной фауны, причем эти определения можно производить не только по имаго, но и по любым преимагинальным стадиям, а также по фрагментам тела насекомого.

Выявлено 10 пар видов, в которых баркоды не позволяют достоверно идентифицировать вид, полностью (или почти полностью) совпадая у двух близких таксонов либо частично перекрываясь у некоторых популяций. Тем не менее, показано, что с учетом данных по географическому распространению только 10 видов, населяющих Байкальский регион, невозможно делимитировать на основании ДНК-баркодов.

Показано, что у 6 номинальных видов пядениц в Прибайкалье (*Alcis deversata* Stgr., *A. extinctaria* Ev., *Aspitates gilvaria* Den. et Schiff., *Ectropis crepuscularia* Den. et Schiff., *Thalera chlorosaria* Graes., *Scopula immutata* L.) обнаруживается два типа дифференцированных баркодов (= митохондриальных гаплогрупп) в одной популяции. Необходимо дальнейшее изучение этих популяций с целью тестирования двух альтернативных гипотез: пары симпатричных гаплогрупп представляют 1) нераспознанные криптические виды и 2) отражают внутривидовой полиморфизм.

В ходе анализа полученных ДНК-баркодов и их сравнения с доступными сиквенсами в базах данных сети Интернет было выявлено и исправлено 28 ошибочных определений видов по нуклеотидным последовательностям. Выявление таких ошибок представляется критически важным, так как, попадая в базы генетических данных BoLD и GenBank, они существенно затрудняют работу с нуклеотидными последовательностями, например, при их включении в филогенетический анализ или при проведении молекулярной экспресс-идентификации видов, основанной на сравнении ДНК-баркода неопределенного экземпляра с библиотеками ранее полученных баркодов.

Девять видов региональной фауны значительно отличаются по ДНК-баркодам от популяций этих видов в других частях Голарктики. У 5 из 9 видов (*Yezognophos vittaria*, *Aspitates gilvaria*, *A. taylorae*, *Perizoma hydrata* и *Eupithecia pernotata*) выявленные митохондриальные линии демонстрируют значительную генетическую дистанцию (2–3 %) с гаплогруппами, которые были установлены для этих видов ранее. Эти данные свидетельствуют о необходимости таксономических ревизий комплексов, в

которые входят виды с новыми гаплогруппами, с целью проверки гипотезы о том, что носители этих гаплогрупп относятся к еще не описанным видам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят Е. А. Беляева (Владивосток) и В. Г. Миронова (С.-Петербург) за помощь в определении ряда видов и ценные консультации. Авторы также признательны О. А. Аненхонову (Улан-Удэ), М. К. Дементьевой, Е. В. Софроновой, А. П. Софронову, В. В. Чепиноге (Иркутск), Д. В. Казакову (Тюмень) за плодотворное сотрудничество и организацию полевых исследований; Э. Я. Берлову, В. Г. Шиленкову, А. В. Косареву (Иркутск), А. В. Филиппову (Улан-Удэ) и С. А. Князеву (Омск) за предоставленные материалы по пяденицам.

Авторы также благодарны Т. В. Гордеевой за возможность работы с коллекционным фондом БНЦ СО РАН (Улан-Удэ), С. В. Василенко за помощь в обработке материала коллекции ИСиЭЖ СО РАН (Новосибирск) и Е. Ю. Городиловой (ресурсный центр «Развитие молекулярных и клеточных технологий» Санкт-Петербургского государственного университета) за секвенирование образцов ДНК.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор материала выполнен в рамках гостем № АААА-А19-119020690101-6 и № АА-АА-А19-119020790106-0. Молекулярные исследования и ДНК-баркодинг выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 19-14-00202 Зоологическому институту РАН).

Молекулярные исследования выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования оборудованием «Хромас» Ресурсного парка Санкт-Петербургского государственного университета (препарирование образцов и секвенирование ДНК) и Центра коллективного пользования оборудованием «Таксон» Зоологического института РАН (фотографирование препаратов генитальных структур).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белова Н. А. 2000. Высшие разноусые чешуекрылые Байкальского заповедника. Красноярск: Поликом, 144 с.

Беляев Е. А. 2016. Сем. Geometridae – Пяденицы. В кн.: А. С. Лелей (ред.). Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Т. 2. Чешуекрылые. Владивосток: Дальнаука, с. 518–666.

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.

Берлов О. Э., Берлов Э. Я. 2006. Материалы к фауне и экологии пядениц (Geometridae) Прибайкалья. Труды государственного природного заповедника «Байкало-Ленский». Иркутск: РИО НЦ РВХ ВСНЦ СО РАМН, выпуск 4, с. 102–110.

Василенко С. В. 2006. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) лесостепной зоны Западно-Сибирской равнины. Евразиатский энтомологический журнал **5** (3): 215–219.

Василенко С. В. 2014. Обзор видов *Euphyia* Hübner, 1816 (Lepidoptera: Geometridae, Larentiinae) азиатской части России. Евразиатский энтомологический журнал **13** (2): 154–160.

Васильева Т. Г. 1989. К фауне пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Южного Прибайкалья. В кн.: В. Г. Шиленков, А. С. Плешанов, Е. П. Бессолицына, Л. Н. Дубешко, Н. А. Никулина (ред.). Насекомые и паукообразные Сибири. Иркутск: Иркутский государственный университет, с. 104–115.

Вийдалепп Я. Р. 1976. Список пядениц (Lepidoptera, Geometridae) фауны СССР. I. Энтомологическое обозрение **55** (4): 842–852.

Вийдалепп Я. Р. 1987. К фауне пядениц Эвенкийского автономного округа и зоны БАМ. В кн.: А. С. Рожков (ред.). Насекомые зоны БАМ. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, с. 74–82.

Вийдалепп Я. Р. 1988. Фауна пядениц гор Средней Азии. М.: Наука, 240 с.

Гордеева Т. В., Гордеев С. Ю. 2007. Семейство Geometridae – пяденицы. В кн.: Л. Л. Убугунов, В. В. Дубатолов (ред.). Чешуекрылые Бурятии. Новосибирск: Сибирское отделение РАН, с. 95–148.

Городков К. Б. 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. В кн.: К. Б. Городков (ред.). Ареалы насекомых европейской части СССР, Атлас. Л.: Наука, с. 3–20.

Городков К. Б. 1985. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. Ч. I. Энтомологическое обозрение **64** (2): 295–310.

Городков К. Б. 1986. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. Ч. II. Энтомологическое обозрение **65** (1): 81–95.

Городков К. Б. 1992. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири. В кн.: Э. П. Нарчук (ред.), Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). СПб.: Зоологический институт РАН, с. 45–55.

Дьяконов А. М. 1926. К познанию фауны Geometridae Минусинского края. Ежегодник Государственного музея имени Н. М. Мартьянова **4** (1): 1–78.

Махов И. А. 2021. Дополнения ко второму изданию Каталога чешуекрылых России по трем восточносибирским регионам. Часть 1. Энтомологическое обозрение **100** (2): 375–389. doi: 10.31857/S0367144521020088

Миронов В. Г., Беляев Е. А., Василенко С. В. 2008. Geometridae. В кн.: С. Ю. Синёв (ред.). Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 190–226.

Choi S.-W. 2012. Taxonomic review of the genus *Asthena* Hübner (Lepidoptera: Geometridae) in Korea. Entomological Research **42**: 151–157. doi: 10.1111/j.1748-5967.2012.00450.x

deWaard J. R., Hebert P. D. N., Humble L. M. 2011. A comprehensive DNA barcode library for the looper moths (Lepidoptera: Geometridae) of British Columbia, Canada. PLoS ONE **6** (3): e18290. doi:10.1371/journal.pone.0018290

deWaard J. R., Ivanova N. V., Hajibabaei M., Hebert P. D. N. 2008. Assembling DNA barcodes: analytical protocols. In: C. C. Martin (ed.). Environmental Genomics. (Methods in Molecular Biology 410). Totowa, New Jersey: Humana Press, p. 275–283. doi: 10.1007/978-1-59745-548-0_15

Feizpour S., Fekrat L., Namaghi S., Stadie D., Rajaei H. 2018. Combination of morphological characters and DNA-barcoding confirms *Problepsis cinerea* (Butler, 1886) (Geometridae: Sterrhinae: Scopulini) as a new genus and species for the fauna of Iran. Integrative Systematics: Stuttgart Contributions to Natural History **1** (1): 47–57. doi: 10.18476/insy.v01.a6

Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Molecular Marine Biology and Biotechnology **3**: 294–299.

Hajibabaei M., Singer G. A. C., Hebert P. D. N., Hickey D. A. 2007. DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. Trends in Genetics **23**: 167–172. doi: 10.1016/j.tig.2007.02.001

Hall T. A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series **41**: 95–98.

Han H., Xue D. 2009. Taxonomic review of *Hemistola* Warren, 1893 from China, with descriptions of seven new species (Lepidoptera: Geometridae, Geometrinae). Entomological Science **12**: 382–410. doi: 10.1111/j.1479-8298.2009.00341.x

Hao M., Jin Q., Meng G., Yang C., Yang Sh., Shi Zh., Tang M., Liu Sh., Li Y., Li J., Zhang D., Su X., Shih Ch., Sun Y., Wilson J.-J., Zhou X., Zhang A. 2020. Using full-length metabarcoding and DNA barcoding to infer community assembly for speciose taxonomic groups: a case study. Evolutionary Ecology **34** (9). doi: 10.1007/s10682-020-10072-y

Hausmann A. 2004. Sterrhinae. In: A. Hausmann (ed.). The Geometrid Moths of Europe. Vol. 2. Stenstrup: Apollo Books, 600 p.

Hausmann A., Godfray H. C. J., Huemer P., Mutanen M., Rougerie R., van Nieukerken E. J., Ratnasingham S., Hebert P. D. N. 2013. Genetic patterns in European geometrid moths revealed by the Barcode Index Number (BIN) System. PLoS ONE **8** (12): e84518.d. doi: 10.1371/journal.pone.0084518

Hausmann A., Haszprunar G., Hebert P. D. N. 2011. DNA Barcoding the Geometrid Fauna of Bavaria (Lepidoptera): Successes, Surprises, and Questions. PLoS ONE **6** (2): e17134. doi: 10.1371/journal.pone.0017134

Hausmann A., Viidalepp J. 2012. Subfamily Larentiinae 1. In: A. Hausmann (ed.). The Geometrid Moths of Europe. Vol. 3. Stenstrup: Apollo Books, 743 p.

Hebert P. D. N., Cywinska A., Ball S. L., de Waard J. R. 2003a. Biological identifications through DNA barcodes. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **270**: 313–321. doi: 10.1098/rspb.2002.2218

Hebert P. D. N., Ratnasingham S., deWaard J. R. 2003b. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **270**: S96–S99. doi: 10.1098/rsbl.2003.0025

Hebert P. D. N., Ratnasingham S., Zakharov E. V., Telfer A. C., Levesque-Beaudin V., Milton M. A., Pedersen S., Janetta P., deWaard J. R. 2016. Counting animal species with DNA barcodes: Canadian insects. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, **371** (1702): 20150333. doi:10.1098/rstb.2015.0333

Jin Q., Hu X. M., Han H. L., Chen F., Cai W.-J., Ruan Q.-Q., Liu B., Luo G.-J., Wang H., Liu X., Ward R. D., Wu Ch.-Sh., Wilson J.-J., Zhang A.-B. 2018. A two-step DNA barcoding approach for delimiting moth species: moths of Dongling Mountain (Beijing, China) as a case study. Scientific Reports **8**: 14256. doi: 10.1038/s41598-018-32123-9

Kim N.-H., Choi S.-W., Kim S.-S. 2018. Additional Report of the Genus *Asthena* (Lepidoptera: Geometridae) from Korea. Animal Systematics, Evolution and Diversity **34** (2): 92–95. doi: 10.5635/ASED.2018.34.2.016

Kumar S., Stecher G., Tamura K. 2015. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. Molecular Biology and Evolution **33**: 1870–1874. doi: 10.1093/molbev/msw054

Leraut P. 2009. Moths of Europe – Volume 2: Geometrid Moths. Paris: NAP Editions, 808 p.

Makhov I. A. 2021. Geometridae (Lepidoptera) of the Baikal region: keys to species and an annotated catalogue. Part 1. Ennominae. Zootaxa **4962** (1): 1–125. doi: 10.11646/zootaxa.4962.1.1

Makhov I. A., Beljaev E. A. 2019. New data on Geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae) of the Baikal region, Russia. Far Eastern Entomologist **391**: 1–23. doi: 10.25221/fee.391.1

Makhov I. A., Gorodilova Ye. Yu., Lukhtanov V. A. 2021. Sympatric occurrence of deeply diverged mtDNA lineages in Siberian geometrid moths (Lepidoptera, Geometridae): cryptic speciation, mitochondrial introgression, secondary admixture or effect of *Wolbachia*? Biological Journal of the Linnean Society **134** (2): 342–365. doi: 10.1093/biolinnean/blab089/6314024

Müller B., Erlacher S., Hausmann A., Rajaei H., Sihvonen P., Skou P. 2019. Ennominae II. In: A. Hausmann, P. Sihvonen, H. Rajaei, P. Skou (eds). Geometrid Moths of Europe. Vol. 6. Leiden: Brill, 906 p.

Murillo-Ramos L., Brehm G., Sihvonen P., Hausmann A., Holm S., Reza Ghanavi H., Õunap E., Truuverk A., Staude H., Friedrich E., Tammaru T., Wahlberg N. 2019. A comprehensive molecular phylogeny of Geometridae (Lepidoptera) with a focus on enigmatic small subfamilies. PeerJ **7**: e7386. doi: 10.7717/peerj.7386

Mutanen M., Hausmann A., Hebert P. D. N., Landry J.-F., de Waard J. R., Huemer P. 2012. Allopatry as a Gordian knot for taxonomists: Patterns of DNA barcode divergence in Arctic-Alpine Lepidoptera. PLoS ONE **7** (10): e47214. doi:10.1371/journal.pone.0047214

Mutanen M., Kivelä S. M., Vos R. A., Doorenweerd C., Ratnasingham S., Hausmann A., Huemer P., Dincă V., van Nieukerken E. J., Lopez-Vaamonde C., Vila R., Aarvik L., Decaëns T., Efetov K. A., Hebert P. D. N., Johnsen A., Karsholt O., Pentinsaari M., Rougerie R., Segerer A., Tarmann G., Zahiri R., Godfray H. C. J. 2016. Species-level para- and polyphyly in DNA barcode gene trees: Strong operational bias in European Lepidoptera. Systematic Biology **65** (6): 1024–1040. doi: 10.1093/sysbio/syw044

Rajaei H., Gelbrecht J., Schulz N., Hausmann A. 2021. *Minoa lutea* Schwingenschuss, 1954 (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae) recognized as *bona species*. Zootaxa **4903** (2): 255–264. doi: 10.11646/zootaxa.4903.2.5

Rajaei H., Struwe J.-F., Raupach M., Ahrens D., Wägele W. 2013. Integration of cytochrome c oxidase I barcodes and geometric morphometrics to delimit species in the genus *Gnopharmia* (Lepidoptera: Geometridae, Ennominae). Zoological Journal of the Linnean Society **169**: 70–83. doi: 10.1111/zoj.12053

Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D. L., Darling A., Hohna S., Larget B., Liu L., Suchard M. A., Huelsenbeck J. P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Systematic Biology **61**: 539–542. doi: 10.1093/sysbio/sys029

Rubio R. M., Guerrero J. J., Garre M., Ortiz A. S. 2013. DNA barcoding confirms the presence of *Hydria cervinalis* (Scopoli, 1763) in the Iberian Peninsula (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae). Zootaxa **3702** (1): 97–99. doi: 10.11646/zootaxa.3702.1.7

Silva-Brandão K. L., Lyra M. L., Freitas A. V. L. 2009. Barcoding lepidoptera: current situation and perspectives on the usefulness of a contentious technique. Neotropical Entomology **38** (4): 441–451. doi:10.1590/s1519-566x2009000400001

Skou P., Sihvonen P. 2015. Subfamily Ennominae 1. In: P. Skou, P. Sihvonen, A. Hausmann (eds). The Geometrid Moths of Europe. Vol. 5. Stenstrup: Apollo Books, 657 p.

Stadie D., Hausmann A., Rajaei H. 2014. *Cataclysme subtilisparsata* Wehrli, 1932 (Lepidoptera, Geometridae, Larentiinae) recognized as *bona species* – an integrative approach. Nota Lepidopterologica **37** (2): 141–150.

Van Nieukerken E. J., Kaila L., Kitching I. J., Kristensen N. P., Lees D. C., Minet J., Mitter C., Mutanen M., Regier J. C., Simonsen T. J., Wahlberg N., Yen S., Zahiri R., Adamski D., Baixeras J., Bartsch D., Bengtsson B. Å., Brown J. W., Bucheli S. R., Davis D. R., Prins J. de, De Prins W., Epstein M. E., Gentili-Poole P., Gielis C., Hättenschwiler P., Hausmann A., Holloway J. D., Kallies A., Karsholt O., Kawahara A. Y.,

Koster J., Kozlov M., Lafontaine J. D., Lamas G., Landry J., Lee S., Nuss M., Park K., Penz C., Rota J., Schintlmeister A., Schmidt B. C., Sohn J., Solis M. A., Tarmann G. M., Warren A. D., Weller S., Yakovlev R. V., Zolotuhin V. V., Zwick A. 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. In: Z.-Q. Zhang (ed.). Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa **3148**: 212–221. doi: 10.11646/zootaxa.3148.1.41

Viidalepp J. 1996. Checklist of the Geometridae (Lepidoptera) of the Former U.S.S.R. Stenstrup: Apollo Books, 111 p.

Wanke D., Hausmann A., Rajaei H. 2019. An integrative taxonomic revision of the genus *Triphosa* Stephens, 1829 (Geometridae: Larentiinae) in the Middle East and Central Asia, with description of two new species. Zootaxa **4603** (1): 39–65. doi: 10.11646/zootaxa.4603.1.2

Wehrli E. 1929. Beitrag zur Geometriden-Fauna von Minussinsk Sibirien, Gouv. Jenissej. Ежегодник государственного музея имени Н. М. Мартьянова **6** (1): 8–30.

Xie J.-L. 2020. Sequencing and characterization of mitochondrial genome of *Idaea effusaria* (Lepidoptera: Geometridae). Mitochondrial DNA Part B **5** (1): 1001–1002. doi:10.1080/23802359.2020.1720542

Xue D., Scoble M. J. 2002. A review of the genera associated with the tribe Asthenini (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae). Bulletin of the Natural History Museum: Entomology **71**: 77–133. doi: 10.1017/S0968045402000044

Yamamoto S., Sota T. 2007. Phylogeny of the Geometridae and the evolution of winter moths inferred from a simultaneous analysis of mitochondrial and nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution **44**: 711–723. doi:10.1016/j.ympev.2006.12.027

GEOMETRID MOTHS (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE) OF THE BAIKAL REGION: ADDITIONS TO THE SPECIES LIST AND RESULTS OF DNA BARCODING

I. A. Makhov, V. A. Lukhtanov

Key words: Geometridae, fauna, Baikal Region, Irkutsk Province, Republic of Buryatia, DNA barcoding, cytochrome c oxidase subunit I (*COI*).

SUMMARY

Additions to the species list of the Baikal region (Russia) are given in the present work. The distribution of 7 geometrid species in the region is specified. Seven species are recorded in the study area for the first time: *Chlorissa obliterata* (Walker, 1863), *Scotopteryx acutangulata* (Inoue, 1941), *Entephria byssata* (Aurivillius, 1891), *Minoa lutea* Schwingenschuss, 1954, *Eupithecia sophia* Butler, 1878, *Idaea dimidiata* (Hufnagel, 1767), *Scopula flaccidaria* (Zeller, 1852), and one species, *Charissa beljaevi* Erlacher, Marrero et Erlacher, 2017 is recorded for the first time in Russia. One species is newly combined with genus *Nebula* Bruand, 1846: *Nebula korschunovi* **comb. n.** For the first time, a library of DNA barcodes for Geometridae of the Baikal region is created. It includes 631 nucleotide sequences of the *COI* gene fragment for 312 species (86% of the regional fauna). Analysis of these DNA barcodes and the morphology of the individuals from which they were obtained leads to the following results: (1) one new species (*Chlorissa obliterata*) for the fauna of the region is recorded; (2) 28 cases of erroneous species identification published in the literature and in public databases are revealed; (3) weakly morphologically differentiated sibling species *Macaria alternata* ([Denis et Schiffermüller], 1775) and *M. shanghaisaria* Walker, 1861, *Isturgia murinaria* ([Denis et Schiffermüller], 1775) and *I. kaszabi* Vojnits, 1974, *Chlorissa viridata* (Linnaeus, 1758) and *Ch. obliterata* are unambiguously discriminated using DNA barcodes; (4) a deep genetic differentiation of Baikal populations of 5 geometrid species (genetic divergence is about 3% or more, in comparison with European and / or East Asian populations) is detected, which raises the question of the need for their taxonomic revision.

УДК 595.763.33(571.63)

ИНТЕРЕСНАЯ НАХОДКА *BLEDIUS MULSANTI* ROSENHAUER (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE) В ПРИАМУРЬЕ

© 2021 г. С. Я. Блинштейн

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова
Дворянская ул., 2, Одесса, 65000 Украина
e-mail: sblinstein@alice.de

Поступила в редакцию 29.09.2021 г.
После доработки 05.10.2021 г.
Принята к публикации 05.10.2021 г.

Сообщается о находке в Приамурье *Bledius mulsanti* Rosenhauer (Coleoptera, Staphylinidae), известного до настоящего времени только из Западного Средиземноморья.

Ключевые слова: Россия, Приамурье, *Bledius mulsanti* Rosenhauer.

DOI: 10.31857/S0367144521040092

Как это часто бывает в обширных коллекциях насекомых, отдельные экземпляры или их серии ждут своего исследователя долгие годы. Одним из таких видов оказался *Bledius mulsanti* Rosenhauer, 1856 (Coleoptera, Staphylinidae) (рис. 1), серия которого обнаружена в коллекции жесткокрылых Зоологического института РАН (С.-Петербург). Серия представлена четырьмя экземплярами (у одного из них отсутствуют голова и переднеспинка), собранными Г. Т. Христофом во время его путешествия на Дальний Восток. Каждый экземпляр снабжен одинаковыми оригинальными этикетками: Раддевка на Амуре (101º вост. долг.), Христоф, [18] 76.

Достаточно подробное описание путешествия (Christoph, 1878) позволяет предположить, что жуки были собраны в июне–июле 1876 г. на левом берегу р. Амур в окрестностях с. Радде (современное название). Это очень интересная находка. Указанная серия не отличается от экземпляров этого вида из пределов его известного ареала (Западное Средиземноморье), к тому же вид достаточно подробно описан автором (Rosenhauer, 1856). Правильность определения этой серии подтверждена доктором М. Шюльке (Dr M. Schülke, Berlin) (с подписью на этикетке «*Bledius* (*mulsanti*-group) / spec. / cf. *mulsanti* Rosenhauer / det. M. Schülke 2018»), изучившим материал по *B. mulsanti* из ряда пунктов Пиренейского п-ова и северо-западной Африки и восстановившим валидность вида (Schülke, 2009). Им же дан совет попытаться исследовать материал из зоны образовавшегося разрыва ареала, что в настоящее время не представляется возможным. Таким образом, до получения в будущем дополнительных сведений о распространении *B. mulsanti* тип его ареала можно считать дизъюнктивным.

Рис. 1. *Bledius mulsanti* Rosenhauer, общий вид.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен доктору М. Шюльке (Dr M. Schülke, Berlin) за проверку определения и советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Christoph H. 1878. Nach und von Amur. Stettiner Entomologische Zeitung **39**: 201–219.

Rosenhauer W. G. 1856. Die Thiere Andalusiens nach dem Resultate einer Reise zusammengestellt, nebst den Beschreibungen von 249 neuen oder bis jetzt noch unbeschriebenen Gattungen und Arten. Erlangen, I–VIII + 429 p., 3 tables.

Schülke M. 2009. Zur Taxonomie und Faunistik westpaläarktischer Staphylinidae (Coleoptera: Staphylinidae: Omaliinae, Oxytelinae et Tachyporinae). Linzer Biologischer Beiträge **41** (1): 803–844.

AN INTERESTING FINDING OF *BLEDIUS MULSANTI* ROSENHAUER (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE) IN THE AMUR REGION

S. J. Blinstein

Key words: Russia, Amur region, *Bledius mulsanti* Rosenhauer.

SUMMARY

Bledius mulsanti Rosenhauer (Coleoptera, Staphylinidae), known up to now only from the Western Mediterranean, is reported from the Amur region.

УДК 595.768.1 (571.13)

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ И КОРМОВЫХ РАСТЕНИЯХ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2021 г. А. Г. Мосейко,[1*] С. А. Князев[2], В. И. Дорофеев [3***]**

[1] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: chrysolesha@mail.ru
[2] Алтайский государственный университет
ул. Ленина, 61, Барнаул, 656049 Россия
**e-mail: konungomsk@yandex.ru
[3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, С.-Петербург, 197376 Россия
***e-mail: vdorofeyev@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.11.2021 г.
После доработки 16.11.2021 г.
Принята к публикации 16.11.2021 г.

Chaetocnema nebulosa Weise, 1886 и *Phyllotreta astrachanica* Lopatin, 1977 впервые указаны для Сибири, 8 видов (включая эти два) – для Омской обл., один вид – для Алтайского края. Уточнено современное распространение *Colasposoma dauricum* (Mannerheim, 1849) в Алтайском крае. Приводятся данные о кормовых растениях нескольких видов.

Ключевые слова: Coleoptera, Chrysomelidae, Западная Сибирь, фауна, инвазивные виды.

DOI: 10.31857/S0367144521040109

Со времени публикации обзора фауны жуков-листоедов Омской обл. (Мосейко и др., 2018) сведения об их распространении в этой области и в соседних регионах Сибири были уточнены и дополнены, в значительной мере в результате экспедиции 2021 г. и изучения коллекции А. А. Сальника. Два вида впервые приводятся для Сибири, ряд других – для Омской обл. и Алтайского края. Сообщается о новых находках для некоторых видов, известных из Омской обл. ранее только по старым, плохо этикетированным экземплярам. Для *Colasposoma dauricum* (Mannerheim, 1849), инвазивного вида в Алтайском крае (Moseyko et al., 2018), приводятся новые данные о современном распространении в крае. Для нескольких видов указаны кормовые растения.

Изученные материалы хранятся в следующих коллекциях: ААС – личная коллекция А. А. Сальника, с. Ермак, Омская обл.; ЗИН – Зоологический институт Российской академии наук, С.-Петербург.

Сем. **CHRYSOMELIDAE**

Подсем. CRYPTOCEPHALINAE, триба **C L Y T R I N I**

Labidostomis lucida axillaris (Lacordaire, 1848).

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Русско-Полянский р-н, оз. Кумдыколь у с. Алабота, 53°58′ N, 73°44′ E, 02.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 2 ♂ (ЗИН); овраги С р. Тлеусай ЮЗ с. Хлебодаровка, 53°42′ N, 73°22′ E, 02.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♂ (ЗИН). Черлакский р-н, граница с Казахстаном В станции Черлак, 53°52′ N, 75°11′ E, 01.VI.2021 (А. Г. Мосейко), в массе, 1 ♂ смонтирован (ЗИН).

Этот вид был указан для Омской обл. по 1 экз. из старых сборов (Беньковский, Орлова-Беньковская, 2017; Мосейко и др., 2018), однако в 2021 г. был обнаружен в нескольких точках, в том числе в Черлакском р-не в массе на спирее.

Labidostomis pallidipennis (Gebler, 1830).

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Русско-Полянский р-н, дамба на р. Тлеусай ЮЗ с. Хлебодаровка (рис. 1), 53°42′ N, 73°21′ E, 03.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♂, 5 экз. (ЗИН). Черлакский р-н, с. Первый шаг, 54°03′ N, 75°15′ E, 30.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♂, 1 ♀ (ЗИН).

Вид имеет довольно широкий европейско-сибирский ареал, распространен в Казахстане и на Алтае (Лопатин, Куленова, 1986; Медведев, Дубешко, 1992), однако никогда не был указан для более западных сибирских регионов (Медведев, 2013). Впервые указывается для Омской обл. На ивах.

Подсем. CRYPTOCEPHALINAE (без трибы Clytrini)

Cryptocephalus bilineatus (Linnaeus, 1767).

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Русско-Полянский р-н, овраги С р. Тлеусай ЮЗ с. Хлебодаровка, 53°42′ N, 73°22′ E, 02.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♂ (ЗИН).

Широко распространенный вид, ранее был указан из соседней Тюменской обл. (Медведев, 2013). Данные о трофических связях противоречивы. Собран кошением на луговой растительности.

Cryptocephalus crux crux Gebler, 1848.

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Русско-Полянский р-н, дамба на р. Тлеусай ЮЗ с. Хлебодаровка, 53°42′ N, 73°21′ E, 03.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♀ (ЗИН).

Сибирский вид, впервые указывается для Омской обл. Один из немногих видов, у которых в пределах этой области проходит западная граница ареала (в пределах России). Ближайшие находки – в Казахстане и на Алтае (Медведев, Дубешко, 1992).

Cryptocephalus distinguendus Schneider, 1792.

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Черлакский р-н, В пос. Большой Атмас, 54°06′24″ N, 74°56′38″ E, 31.V.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♂ (ЗИН) (рис. 2).

Широко распространенный европейско-сибирский вид, впервые указывается для Омской обл. Жуки кормятся на березах (*Betula pubescens* Ehrh.).

Рис. 1. Дамба на р. Тлеусай в Омской обл., местообитание *Labidostomis pallidipennis* (Gebl.) и *Cryptocephalus flavicollis* F.

Рис. 2. Солончак и окружающие его луга и колки восточнее с. Большой Атмас, Омская обл. Местообитание *Cryptocephalus distinguendus* Schneid., *Exosoma collare* (Humm.), *Longitarsus brisouti* Heik. и *L. melanocephalus* (DeG.).

Cryptocephalus flavicollis Fabricius, 1781.

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Русско-Полянский р-н, дамба на р. Тлеусай ЮЗ с. Хлебодаровка, 53°42′ N, 73°21′ E, 03.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♂, 2 ♀ (ЗИН).

Впервые указывается для Омской обл. Распространен на юге Европы, в Казахстане и Средней Азии, сравнительно недавно указан с Алтая (Гуськова, 2013) и, что более неожиданно, из Кемеровской обл. (Бабина и др., 2013). Трофически связан с полынями.

Cryptocephalus virens Suffrian, 1847.

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Русско-Полянский р-н, овраги С р. Тлеусай ЮЗ с. Хлебодаровка, 53°42′ N, 73°22′ E, 02.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♂ (ЗИН).

Широкоареальный европейско-сибирский вид, впервые указывается для Омской обл. Нахождение близкого к нему вида, *C. violaceus* Laicharting, 1781, в Омской обл. по-прежнему не подтверждено, и не исключено, что указание Лаврова (1927) в действительности относится к *C. virens*. Однако *C. violaceus*, имеющий преимущественно европейское распространение, был указан с Алтая (Гуськова, 2013), так что ареалы видов этой группы требуют дальнейшего изучения.

Stylosomus cylindricus Morawitz, 1860.

М а т е р и а л. *Алтайский край*: Славгородский р-н, берег оз. Бурлинское, 53°06′ N, 78°23′ E, 02.VII.2021 (А. Г. Мосейко), 9 экз. (ЗИН).

Впервые указывается для Алтайского края. Как и везде, жуки обнаружены на кермеке (*Limonium* sp.).

Подсем. EUMOLPINAE

Chrysochus goniostoma Weise, 1889.

М а т е р и а л. *Алтайский край*: Славгородский р-н, оз. Большое Яровое, 52°54′ N, 78°33′ E, 04.VII.2021 (А. Г. Мосейко), в массе, 10 экз. в коллекции ЗИН; Михайловский р-н, оз. Малиновое, 51°41′07″ N, 79°45′29″ E, 03.VII.2021 (А. Г. Мосейко), 6 экз. (ЗИН).

Широко распространен на юге Сибири. В Алтайском крае питается на *Vincetoxicum sibiricum* (L.) Decne., том же виде, на котором питается в восточных частях ареала. Жуки этого вида в массе тонут в соленых озерах на западе Алтайского края. Вдоль линии прибоя оз. Большое Яровое образовалась полоса из многочисленных мертвых и живых жуков, причем не очень близко к местам произрастания кормовых растений (рис. 3).

Colasposoma dauricum (Mannerheim, 1849).

М а т е р и а л. *Алтайский край*: Бурлинский р-н, ур. Людвище СЗ оз. Бурлинское, 53°08′ N, 78°20′ E, 02.VII.2021 (А. Г. Мосейко), в массе, 10 экз. в коллекции ЗИН. Славгородский р-н, оз. Большое Яровое, 52°54′ N, 78°33′ E, 04.VII.2021 (А. Г. Мосейко), в массе, 3 экз. в коллекции ЗИН; г. Кулунда, 52°33′34″ N, 78°53′23″ E, 03.VII.2021 (А. Г. Мосейко), 3 экз. (ЗИН). Михайловский р-н, оз. Малиновое, 51°41′07″ N, 79°45′29″ E, 03.VII.2021 (А. Г. Мосейко), 2 экз. (ЗИН).

Этот инвазивный вид впервые был указан для Алтайского края в 2018 г. (Moseyko et al., 2018) из окрестностей Барнаула. В 2021 г. *C. dauricum* обнаружен вдоль всей западной границы края, часто в массе. Очевидно, что он должен встречаться и в со-

Рис. 3. Линия прибоя оз. Большое Яровое, Алтайский край. Видны многочисленные живые и погибшие жуки, преимущественно *Chrysochus goniostoma* Ws., но также *Colasposoma dauricum* (Mnnh.), *Galeruca jucunda* (Fald.) и другие жуки. 04.VII.2021.

Рис. 4. Пара *Colasposoma dauricum* (Mnnh.) на побеге *Convolvulus arvensis* L. Окр. оз. Бурлинское, Алтайский край.

предельных районах Казахстана. В сопредельных районах Новосибирской обл. этот листоед обнаружен не был, несмотря на тщательные поиски. Примечательно, что экземпляр из Казахстана, по которому этот вид был указан из Алма-Атинской обл., темно-синий (Moseyko et al., 2018), в то время как все экземпляры из Алтайского края (как из западных, так и из восточных районов) зеленые, иногда со слабым красноватым или голубоватым оттенком. Вполне возможно, что это свидетельствует о двух независимых инвазиях в эти регионы. Питаются жуки на вьюнках (рис. 4).

Подсем. CHRYSOMELINAE

Chrysolina cerealis cerealis (Linnaeus, 1767).

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Черлакский р-н, граница с Казахстаном В станции Черлак, 53°52′ N, 75°11′ E, 01.VI.2021 (А. Г. Мосейко), в массе, 1 ♂ смонтирован (ЗИН).

Этот вид был нами (Мосейко и др., 2018) указан для Омской обл. по сборам 20-х гг. XX века, и более свежих материалов не было, а в 2021 г. он был обнаружен в массе в Черлакском р-не на границе с Казахстаном.

Chrysolina purpurata (Faldermann, 1833).

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Нововаршавский р-н, пос. Ермак, 28.VIII.2018 (А. А. Сальник), 1 экз. (ААС).

Этот вид был ранее нами ошибочно определен как *Ch. hyperici* (Forster, 1799) и указан по сборам конца XIX в. из центральных районов Омской обл. (Мосейко и др., 2018). В 2018 г. на юге области был собран свежий экземпляр, определенный А. О. Беньковским как *Ch. purpurata*. Указание для Омской обл. *Ch. geminata* (Paykull, 1799) (Лавров, 1927), по-прежнему остается очень сомнительным и весьма вероятно, что также относится к *Ch. purpurata*. Питание вида не изучено. По-видимому, западная граница распространения этого вида в России проходит по Омской обл. западнее р. Иртыш, так как из Тюменской обл. он указан не был (Медведев, 2013).

Chrysolina ordinata (Gebler, 1823).

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Черлакский р-н, пос. Черлак, 29.VI.2018 (А. А. Сальник), 1 экз. (ААС).

Этот вид также был нами указан для Омской обл. по старому экземпляру, а теперь получен свежий материал.

Подсем. GALERUCINAE (без трибы Alticini)

Galeruca jucunda (Faldermann, 1837).

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Черлакский р-н, З пос. Красный Октябрь, 54°07′26″ N, 74°58′01″ E, 30.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 6 экз. (ЗИН).

Этот вид уже был указан из Омской обл. (Мосейко и др., 2018). В 2021 г. в конце июня жуки встречались на солончаках на *Lepidium cordatum* Willd. ex Steven (рис. 5), активно перемещаясь по раскаленному песку.

Exosoma collare (Hummel, 1825).

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Черлакский р-н, В пос. Большой Атмас, 54°06′24″ N, 74°56′38″ E, 31.V–01.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 4 экз. (ЗИН).

Вид был указан для Омска Д. А. Оглоблиным (1936) и пропущен в нашем обзоре (Мосейко и др., 2018). Экземпляры, изученные Д. А. Оглоблиным, по-видимому, не сохранились. В ходе полевого сезона 2021 г. были собраны новые материалы, подтверждающие обитание *E. collare* в Омской обл., где проходит северо-восточная граница его распространения.

Подсем. GALERUCINAE, триба **A L T I C I N I**

Aphthona lutescens (Gyllenhal, 1813).

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Черлакский р-н, окр. пос. Малый Атмас, 54°00′ N, 74°56′ E, 30.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 8 экз. (ЗИН).

Собранные в Омской обл. ранее (Мосейко и др., 2018) особи этого вида питались на *Lythrum salicaria* L., однако в 2021 г. в окрестностях Малого Атмаса на берегу Иртыша жуки питались на ежевике, *Rubus caesius* L., что подтверждает наблюдение А. О. Беньковского (Беньковский, 1999), сообщившего о питании жуков на *Rubus*.

Chaetocnema concinna (Marsham, 1802).

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Черлакский р-н, окр. пос. Малый Атмас, 54°00′ N, 74°56′ E, 30.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 5 экз. (ЗИН).

Ранее этот вид был собран на севере Омской обл. (Мосейко и др., 2018), а в 2021 г. – на юге. Жуки питались на щавеле, активно переходя на другие растения, в том числе лапчатку гусиную (*Potentilla anserina* L.) и ежевику. Листья лапчатки при этом заметно повреждались.

Chaetocnema nebulosa Weise, 1886.

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Черлакский р-н, южный берег оз. Атаичье, 54°26′ N, 75°40′ E, 01.VII.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♀ (ЗИН).

Впервые приводится для Сибири. Был известен с юго-востока Европы, из Казахстана, Средней Азии и Монголии.

Longitarsus brisouti Heikertinger, 1912.

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Черлакский р-н, В пос. Большой Атмас, 54°06′24″ N, 74°56′38″ E, на *Serratula coronata* L. (рис. 6), 01.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♂, 5 экз. (ЗИН).

Был указан нами из Омской обл. ранее (Мосейко и др., 2018).

Longitarsus melanocephalus (DeGeer, 1775).

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Черлакский р-н, В пос. Большой Атмас, 54°06′24″ N, 74°56′38″ E, 01.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♂ (ЗИН).

Этот вид был ранее указан для севера Омской обл. (Мосейко и др., 2018), а в 2021 г. найден на юге.

Рис. 5. *Galeruca jucunda* (Fald.) на *Lepidium cordatum* Willd. ex Steven. Окр. пос. Красный октябрь, Омская обл.

Рис. 6. *Longitarsus brisouti* Heik. на листе *Serratula coronata* L. Черлакский р-н, В пос. Большой Атмас, Омская обл.

Phyllotreta astrachanica Lopatin, 1977.

М а т е р и а л. *Омская обл.*: Русско-Полянский р-н, овраги С р. Тлеусай ЮЗ с. Хлебодаровка, 53°42′ N, 73°22′ E, 02.VI.2021 (А. Г. Мосейко), 1 ♂ (ЗИН).

Вид с недостаточно выясненным распространением, встречается во многих странах на юге Европы и в Казахстане. Впервые указывается для Сибири.

ВЫВОДЫ

Наши данные дополняют список видов жуков-листоедов, известных для Омской обл. С учетом *Phyllotreta sholaksori* Konstantinov et Moseyko, 2019 и *Chrysolina levi* Okhrimenko, 1990, недавно указанного Ю. Е. Михайловым (Mikhailov, 2020), фауна этой области насчитывает 222 вида. Очевидно, что это число далеко от окончательного. Немного увеличилась доля сибирских видов, не заходящих западнее Урала, с 1.5 % до 2.5 %. Поскольку в результате одного сезона полевых исследований два вида блошек были впервые указаны для Сибири в целом, очевидна необходимость дальнейшего изучения фауны жуков-листоедов этого региона.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа А. Г. Мосейко выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-00565) и в рамках гостемы ЗИН РАН АААА- А19-119020690101-6. Работа В. И. Дорофеева выполнена в рамках реализации государственного задания согласно плану НИР Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (№ темы: АААА-А19-119031290052-1 – Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А. А. Сальнику (с. Ермак, Омская обл.) за возможность изучить его сборы жуков-листоедов и А. О. Беньковскому (ИПЭЭ РАН, Москва) за ценные консультации по роду *Chrysolina*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабина С. Г., Эпова Л. А., Максименко Е. А., Зачиняев В. А., Хвицкович О. В. 2013. Кадастровая информация. Государственный природный заповедник «Кузнецкий Алатау» (за период 2009–2012 гг.). Междуреченск: *Государственный заповедник «Кузнецкий Алатау»,* 150 с. [URL: http://oopt.aari.ru/ref/1844] (дата обращения 10.11.2021).

Беньковский А. О. 1999. Определитель жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Европейской части России и европейских стран ближнего зарубежья. М.: Техполиграфцентр, 204 с. doi: 10.13140/2.1.1192.3209

Беньковский А. О., Орлова-Беньковская М. Я. [Интернет-ресурс] 2017. Каталог местонахождений листоедов (Chrysomelidae) России. Версия 2017 г. [URL: https://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/xls/benkat17.xls] (дата обращения 01.08.2018).

Гуськова Е. В. 2013. Листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) заповедника «Тигирекский» (северо-западный Алтай, Россия). Подсемейства: Orsodacninae, Synetinae, Criocerinae, Clytrinae, Cryptocephalinae, Eumolpinae. Вестник Алтайского государственного аграрного университета **1** (99): 70–76.

Лавров С. Д. 1927. Материалы к изучению энтомофауны окрестностей Омска. Труды Сибирского института сельского хозяйства и лесоводства **8** (3): 51–99.

Лопатин И. К., Куленова К. З. 1986. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Казахстана: Определитель. Алма-Ата: Наука КазССР, 200 с.

Медведев Л. Н. 2013. К фауне листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Тюменской области. В кн.: Экология животных и фаунистика. Сборник научных трудов кафедры зоологии и эволюционной экологии животных. Выпуск 9. Тюмень: Издательство Тюменского государственного университета, с. 94–118.

Медведев Л. Н., Дубешко Л. Н. 1992. Определитель листоедов Сибири. Иркутск: Издательство Иркутского университета, 220 с.

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. https://doi.org/10.1134/S036714451804010X

Оглоблин Д. А. 1936. Листоеды. Galerucinae. Фауна СССР. Новая серия 8. Насекомые жесткокрылые. Т. 26, выпуск 1. М.; Л.: Издательство АН СССР, 457 с.

Mikhailov Yu. E. 2020. Unexpected finding of rare and little known leaf beetle *Chrysolina levi* (Coleoptera, Chrysomelidae) in West Siberia. Acta Biologica Sibirica **6**: 563–569. https://doi.org/10.3897/abs.6.e58639

Moseyko A. G., Guskova E. V., Kolov S. V., Orlova-Benkovskaya M. Ya. 2018. New data on the distribution of *Colasposoma dauricum* (Mannerheim, 1849) (Coleoptera, Chrysomelidae) in Russia and Kazakhstan. Entomological Review **98** (3): 324–328. https://doi.org/10.1134/S0013873818030090

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION AND HOST PLANTS OF THE LEAF BEETLES (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) IN THE SOUTH OF WEST SIBERIA

A. G. Moseyko, S. A. Knyazev, V. I. Dorofeyev

Key words: Coleoptera, Chrysomelidae, West Siberia, species list, invasive species.

S U M M A R Y

Chaetocnema nebulosa Weise, 1886 and *Phyllotreta astrachanica* Lopatin, 1977 are recorded from Siberia for the first time. Eight species are recorded for the first time from Omsk Province, and one species, from Altai Territory. Current distribution of *Colasposoma dauricum* (Mannerheim, 1849) in Altai Territory is checked. Some notes on the host plants are given.

УДК 595.768.83 (571.56)

О НАХОДКАХ В ЯКУТИИ ТРЕХ ЗАПАДНОПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ ДОЛГОНОСИКОВ ПОДСЕМ. ENTIMINAE (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE)

© 2021 г. Б. А. Коротяев,[1]* Н. Н. Винокуров,[2] С. А. Кузьмина[3]*****

[1] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: korotyay@rambler.ru
[2] Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
Якутск, пр. Ленина, 41, Якутск, 677980 Россия
**e-mail: vinok@ibpc.ysn.ru
[3]Лаборатория артропод, Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
ул. Профсоюзная, 123, Москва, 117868 Россия
***e-mail: svkuz@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.10.2021 г.
После доработки 11.11.2021 г.
Принята к публикации 11.11.2021 г.

Для фауны Якутии впервые указаны 3 обычных западнопалеарктических вида долгоносиков подсем. Entiminae – *Otiorhynchus velutinus* Germ., *O. raucus* (F.) и *Omias puberulus* Boh. Обсуждается история появления этих видов в современной фауне Якутии.

Ключевые слова: Алтай, Хакасия, Казахстан, Центральная Якутия, адвентивные виды, плейстоценовые реликты, *Otiorhynchus velutinus*, *Otiorhynchus raucus*, *Omias puberulus*.

DOI: 10.31857/S0367144521040110

В Центральной Якутии в 2021 г. найдены два широко распространенных в Европе (Alonso-Zarazaga et al., 2017) вида рода *Otiorhynchus* Germ., *O. velutinus* Germ. и *O. raucus* (F.), ранее известных в России на восток только до западной границы Восточной Сибири (Legalov, 2020). Еще один обычный западнопалеарктический бескрылый вид подсем. Entiminae, *Omias puberulus* Boh., также известный в Сибири на восток только до Алтая и Тувы (Legalov, 2020), впервые обнаружен в Якутии Н. Н. Винокуровым в 1973 г. В степных ландшафтах центральной части республики в высокой численности, как и этот вид, им был найден также евразиатский степной клоп *Lygaeosoma sibirica* Seidenstücker, 1972 (Винокуров, 1979). Эти два обычные в реликтовых степях вида не представлены в богатейших сборах Якутской экспедиции В. Л. Бианки 1925–1926 гг. и впервые были собраны вторым автором только спустя 50 лет.

Otiorhynchus velutinus Germar, 1823.

М а т е р и а л. Центральная *Якутия*: степь с ковылем и эфедрой (*Ephedra monosperma*) близ с. Владимировка, почвенные ловушки, 24.VIII–1.IX.2021 (С. А. Кузьмина), 1 экз.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Европа без юго-западной и северной частей, Кавказ, Турция, Иран, Казахстан, Средняя Азия (кроме Туркмении), Северо-Западный Китай (Alonso-Zarazaga et al., 2017), юг Сибири на восток до Хакасии (Legalov, 2020). Обычен в степной зоне Украины (Yunakov et al., 2018), юга европейской части России и Западной Сибири.

Otiorhynchus raucus (Fabricius, 1777).

М а т е р и а л. Центральная *Якутия*: устье р. Вилюй, среди береговых наносов на песчаном берегу под сосновым лесом, 19.VII.2021 (С. А. Кузьмина), 1 экз. Бóльшая часть ног у этого экземпляра повреждена или утрачена, поэтому очень вероятно, что он принесен водой вместе с растительными остатками из местности выше по течению.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Европа от Испании и Португалии на западе и Норвегии и Финляндии на севере до юга Украины (без Причерноморья и Приазовья: Yunakov et al., 2018), западной части Ростовской обл. (Arzanov, 2016) и юга Волжско-Камского междуречья (Дедюхин, 2012), но неизвестен из Крыма (Yunakov et al., 2018) и с Кавказа (Коротяев, Арзанов, 2011; Cholokava, 2007; указание из Грузии (Alonso-Zarazaga et al., 2017), по всей вероятности, ошибочно). В Азии распространен на юге Западной Сибири от Челябинской обл. до Алтая (Legalov, 2020), а также в Казахстане (Alonso-Zarazaga et al., 2017); завезен в Канаду (Yunakov et al., 2018). На Украине встречается в широколиственных лесах (Yunakov et al., 2018), в Волго-Вятском междуречье – на сухих теплых склонах с сыпучим грунтом и редкой растительностью (Дедюхин, 2012).

Omias puberulus Boheman, 1834.

Материал. **Россия.** *Красноярский край.* Бывшая дер. Базаиха (теперь в черте Красноярска), 2 экз.; Красноярск, 22.V.1897 (А. Якобсон), 1 экз. *Тува.* Пий-Хемский р-н, окр. г. Туран, 9.VI.1980 (Б. А. Коротяев), 3 экз.; 50 км СЗ Кызыла, на пшеничном поле, 2.VI.1972 (Б. А. Коротяев), 1 экз. *Иркутская обл.* Иркутск, «21», 17.VI.1959 (Е. Полякова), 2 экз. *Центральная Якутия*: Якутск, гора Чочур-Муран, 23.V.1974 (Н. Н. Винокуров), 1 экз.; Племхоз, *Carex duriusculus*, 14.VI.2007 (ИБПК), 1 экз.; Табагинский мыс, степной склон с *Pulsatilla*, 13.VI.2007 (ИБПК), 3 экз.; стационар Института северного луговодства, 9.VI.2001 (ИБПК), 1 экз.; 51-й км Покровского тракта, ковыльная степь, 28.V.2007, 1 экз.; 55-й км Покровского тракта, р. Кулдаты, ковыльно-разнотравный степной склон, 29.V.2007, 3 экз.; с. Октемцы, степной склон, 30.V.1976 (Н. Н. Винокуров), 9 экз.; 65-й км Покровского тракта, ковыльно-разнотравная степь, 28.V.2007 (С. Н. Ноговицына), 1 экз.; коренной берег р. Лена между селами Октемцы и Улах-Ан, 2.VI.1976 (Н. Н. Винокуров), 24 экз. **Азербайджан.** Гянджа, Д. М. Малюженко («Kaukasus, Elisabethpol, Malyushenko», 1 экз.; Лерикский р-н, с. Говери, 25.V.1959 (В. А. Рихтер), 2 экз.; Ордубадский р-н, с. Чананаб, 7.V.1934 (М. Е. Тер-Минасян), 1 экз. **Киргизия.** Оз. Иссык-Куль, 11.VI.1901 (Рюкбейль), 2 экз.; ? «Туркестан, Александровский хр., Догут-Тау, 13.V.1901», 1 экз. (все три с этикеткой «*Mylacus* Sch. *turkestanicus* Typ. M. G. Suvorov det.». **Таджикистан.** Туркестанский хребет, заказник Кусавлисай, 22.VI.1959 (И. К. Лопатин), 1 экз.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Западнопалеарктический ареал этого вида очень сходен с ареалом *Otiorhynchus velutinus* при небольших отличиях: в Европе *Omias puberulus* неизвестен из Греции и Сербии, где встречается *Otiorhynchus velutinus*, а последний не указан из Боснии и Герцеговины, а также из Швейцарии, где распространен *Omias puberulus* (Alonso-Zarazaga et al., 2017); в каталоге пропущены указания *Omias puberulus* из средней полосы европейской части России (Дедюхин, 2012: с. 273), Болгарии (Ангелов, 1976: p. 312–313, как *Mylacus rotundatus*), Германии

(Fabricius, 1792: p. 473, как *Curculio rotundatus*; Dieckmann, 1980: p. 195, как *Omias rotundatus*), Грузии (Cholokava, 2008) и Молдавии (Poiras, 1998: p. 36, как *Omias rotundatus*). В Азии *Omias puberulus* распространен не столь широко, как *Otiorhynchus velutinus* (хотя приведенные здесь первые указания из Азербайджана, Киргизии и Таджикистана делают различия в их ареалах менее значительными), но на юге Сибири распространен, как и *O. velutinus*, до западной границы Восточной Сибири – Алтая и Тувы (Legalov, 2020), причем в Туве встречается только в ее наиболее северной степной Турано-Уюкской котловине, где собран Б. А. Коротяевым близ г. Туран и южнее, у северного подножья Уюкского хребта в посеве пшеницы. Две находки в Красноярске в начале XX в. и две в Иркутской обл. (помимо приведенной выше указание его в высокой численности из Нижнеилимска в мае–июне 1965 г.: Жерихин, Егоров, 1990: 148, как *Omias globulus* Boh.; принадлежность этих жуков к *O. puberulus* проверена В. Ю. Савицким) при отсутствии новых сборов заставляют предположить, что там они были связаны с непреднамеренным завозом.

ОБСУЖДЕНИЕ

Находки в Якутии трех бескрылых долгоносиков с преимущественно западнопалеарктическим распространением могут объясняться завозом – в первую очередь это относится к *O. velutinus*, который был найден в долине Лены практически в пригороде Якутска (рис. 1). Шансы закрепиться регионе в условиях суровых зим с низким снежным покровом для неадаптированных завозных видов ничтожны, инвазивные на-

Рис. 1. Местообитание *Otiorhynchus velutinus* Germ.

секомые в Якутии обычно могут выжить в отапливаемых помещениях – оранжереях, зимних теплицах (Евдокарова, 2020). Тем не менее, такую возможность нельзя исключать, что показывает акклиматизация широко развезенного по Европе *Otiorhynchus smreczynskii* Cmol. в Иркутске, где он встречается не только на сирени, но и в естественном ландшафте в пригороде (Шиленков, Коротяев, 2020). Известны примеры закрепления в фауне Якутии и других адвентивных видов. Так, вместе с сегетальным (пашенным) и рудеральным сорняком коноплей, первые случаи завоза которой в Центральную Якутию датируются XVII в., попали ее специализированные вредители конопляный трипс (*Oxythrips cannabensis* Knechtel, 1923) и конопляная тля **(***Phorodon cannabis* (Passerini, 1860)**)** (Федоров и др., 2021). *Otiorhynchus smreczynskii* – единственный представитель рода *Otiorhynchus*, который Б. А. Коротяеву удалось собрать за 3 недели летом 2021 г. в нескольких типах ландшафтов на Верхнем Енисее, где *O. smreczynskii* кормился на сирени и даже повреждал жимолость в огороде в пос. Шушенское. Другой причиной того, что *O. velutinus* ранее не был найден в Якутии, могут быть необычно поздние сроки сборов, в которые редко проводятся энтомологические исследования.

Вероятность завоза *O. raucus* крайне мала, так как он найден на безлюдной территории на берегу р. Лена без каких-либо следов хозяйственной деятельности (рис. 2).

Рис. 2. Место находки *Otiorhynchus raucus* (F.).

Мы не исключаем других сценариев появления в регионе этих видов. Например, жуки в статусе реликтов в низкой численности могли сохраниться с позднего плейстоцена, когда в Центральной Якутии были распространены криоксерические ландшафты (Галанин, 2021). Биота Якутии, расположенной в высоких широтах внутриконтинентальной части евразиатского континента в зоне многолетней мерзлоты с суровым семиаридным климатом и большой амплитудой зимних и летних температур, превышающей 100 ºС, заметно отличается от прилегающих регионов Восточной Сибири. Ее наиболее выраженная отличительная черта – широкое распространение в центре и на северо-востоке территории обширных участков реликтовых степей, которые возникли здесь еще в плиоцене (Протопопов, 2020). Многочисленные флористические свидетельства тесных генетических связей с забайкальскими и монгольскими степями (Герасимов, Караваев, 1955; Юрцев, 1971; Флора…, 2010) подтверждаются и материалами по различным группам насекомых (Емельянов, 1976; Винокуров, 1979 (англ. перевод: Vinokurov, 1988); Берман, 2001; Винокуров, Багачанова, 2019; Vinokurov, 2020). Так, на примере полужесткокрылых показано, что степные и некоторые термофильные луговостепные виды связаны с лесостепными анклавами в Центральной Якутии и с горными котловинами в бассейнах Яны, Индигирки и верхней Колымы на северо-востоке республики (Винокуров, 1996). Отмеченные в Якутии термофильные луговостепные клопы с западно-центральнопалеарктическими ареалами также обитают в ксерофитных стациях. Например, галофильный вид *Halosalda lateralis* (Fallén, 1807) из сем. Saldidae в Центральной Якутии обитает по берегам соленых водоемов на аласных лугах, а в западной Якутии – у выходов вод из соляных куполов (Винокуров, 2005); другой галофил, слепняк *Orthotylus rubidus* (Puton, 1874), обитает на солянках на солончаках.

Три западнопалеарктических вида долгоносиков, обычные в европейских агро- и урболандшафтах, вместе с другими термофильными степными и западнопалеарктическими луговостепными видами насекомых, известными из Якутии, могут быть представителями реликтовой степной фауны. Среди клопов подобный тип островного распространения в Якутии имеет также *Sternodontus binodulus* Jakovlev, 1893 – основная часть его ареала простирается от Волги до Восточного Казахстана и Алтая, и после широкой дизъюнкции вид распространен также в восточной части Центральной Якутии (Винокуров, 1982). Потепление климата в совокупности с возросшей хозяйственной активностью, в частности выпасом скота, могли создать благоприятные для таких видов условия и вызвать увеличение их численности.

Возможно, история появления этих видов в Якутии станет понятнее в результате изучения плейстоценовых жесткокрылых Центральной Якутии, начатого в 2020 г. Долгоносики рода *Otiorhynchus* нередки в плейстоценовых отложениях и особенно характерны для ископаемых энтомофаун ксерофитных травянистых биотопов в местонахождениях на юге Западной Сибири, что позволило говорить об «отиоринхусовых» типах фауны (Zinovyev, 2011). В позднеплейстоценовом местонахождении Калистратиха в верхнем течении р. Обь отмечены *O. politus* Gyll., *O. unctuosus* Germ., *O. pullus* Gyll., *O. ursus* Gebl. и *O. altaicus* Stierl. (Gurina et al., 2018). В местонахождении Дубровино (Gurina et al., 2019) встречены *O. arcticus* (F.), *O. beatus* Fst., *O. grandineus* Germ., *O. janovskii* Korot., *O. obscurus* Gyll., *O. altaicus*, *O. politus*, *O. unctuosus*, *O. pullus* и *O. ursus.* Обращают на себя внимание отсутствие в этих фаунах *O. velutinus* и *O. raucus*, обычных в современной фауне юга Западной Сибири, а также обилие остатков *Otiorhynchus cribrosicollis* Boh., найденных С. А. Кузьминой

(неопубликованные данные) в позднеплейстоценовом местонахождении Песчаная Гора в Центральной Якутии, в степях которой этот долгоносик обычен и сейчас. Фрагменты скосарей (скоса́рь – старое русское название долгоносиков рода *Otiorhynchus*) многочисленны в этом материале, но их видовое разнообразие намного ниже, чем в описанных западносибирских фаунах. В ископаемых тундростепных энтомофаунах северо-восточной Сибири также есть единичные фрагменты жуков этого вида (Кузьмина, Мэтьюз, 2012), который и сейчас распространен в Северо-Восточной Якутии (Коротяев, 1977). Сходен по ареалогическим характеристикам состав фауны долгоносиков рода *Phyllobius* Germ. в плейстоценовой фауне Северо-Восточной Якутии: в образце Хомус-Юрях-83.25 из 1460 фрагментов долгоносиков этого рода, изученных С. А. Кузьминой, 80 % отнесены к эндемику Северо-Востока *Ph. kolymensis* Korotyaev et Egorov, 1977 и 10 % – к *Ph. sheri* Kuzmina et Korotyaev, 2019, близкому к *Ph. kolymensis* и, по всей вероятности, вымершему (Kuzmina, Korotyaev, 2019). Таким образом, есть основания считать, что в течение плейстоцена состав фауны Якутии включал многие виды ее современной фауны, что отмечалось также С. В. Киселевым для четвертичной фауны севера Якутии (Киселев, 1981). Сохранение в фауне Якутии трех обсуждаемых в статье видов долгоносиков или части их как реликтов плейстоценовой фауны могут подтвердить находки остатков жуков этих видов в ископаемом состоянии.

Таким образом, есть немало доводов в пользу обоих предположений об истории появления этих видов в современной фауне Якутии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко благодарны О. А. Хрулевой (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва) за помощь в выполнении исследования. Б. А. Коротяев выражает признательность также Е. А. Шикаловой (Государственный природный биосферный заповедник «Саяно-Шушенский», пос. Шушенское, Красноярский край) за приглашение для проведения исследований и большую помощь в их организации, Л. Б. Першиной (Национальный парк «Шушенский Бор», пос. Шушенское), И. В. Грязину и Д. С. Моисеенко (Природный парк «Ергаки», Красноярский край) за помощь в проведении исследований на территории этих учреждений, жительнице пос. Шушенское Т. А. Макашовой, разрешившей обследовать растения на ее участке, а также В. Ю. Савицкому (Зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова) за большую помощь в подготовке рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа Б. А. Коротяева выполнена на основе коллекции Зоологического института РАН в рамках государственной темы АААА-А19-119020690101-6 при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-00565 А), а работа С. А. Кузьминой – при поддержке гранта РФФИ № 20-04-00165. Исследование Н. Н. Винокурова поддержано проектом Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР № 121020500194-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берман Д. И. 2001. Беспозвоночные животные. В кн.: Берман Д. И., Алфимов А. В., Мажитова Г. Г., Гришкан И. Б., Юрцев Б. А. Холодные степи Северо-Восточной Азии. Магадан: ИБПС ДВО РАН, с. 96–162.

Винокуров Н. Н. 1979. Насекомые полужесткокрылые (Heteroptera) Якутии. Л.: Наука, 232 с. [Англ. перевод: Vinokurov N. N. 1988. Heteroptera of Yakutia. (Keys to the Fauna of the USSR). New Delhi, 328 p.]

Винокуров Н. Н. 1983. О сибирских видах рода *Sternodontus* Mls. R. (Heteroptera, Pentatomidae). Бюллетень НТИ «Биологические проблемы Севера», Якутск, с. 16–19.

Винокуров Н. Н. 1996. Наземные полужесткокрылые (Heteroptera) Сибири (фауна, зоогеографический анализ, особенности распространения по региону). Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук в форме научного доклада. СПб.: Зоологический институт РАН, 46 с.

Винокуров Н. Н. 2005. Новые данные о распространении полужесткокрылых семейства Saldidae (Heteroptera) в Сибири. Зоологический журнал **84** (7): 885–888.

Винокуров Н. Н., Багачанова А. К. 2019. Региональные особенности фауны насекомых Якутии. Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН **1**: 48–58.

Галанин А. А. 2021. Позднечетвертичные песчаные покровы центральной Якутии (восточная Сибирь): строение, фациальный состав и палеоэкологическое значение. Криосфера Земли **25** (1): 3–34

Герасимов И. П. 1952. Современные пережитки позднеледниковых явлений вблизи самой холодной области мира. Известия АН СССР **5**: 16–22.

Дедюхин С. В. 2012. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология. Ижевск: Издательство «Удмуртский университет», 340 с.

Евдокарова Т. Г. 2020. Инвазивные трипсы в Центральной Якутии. Карантин и защита растений **8**: 33.

Емельянов А. Ф. 1976. Новые роды и виды цикадовых (Homoptera, Auchenorrhyncha) с северо-востока СССР. Энтомологическое обозрение **55** (2): 357–363.

Жерихин В. В., Егоров А. Б. 1990. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Дальнего Востока СССР (обзор подсемейств с описанием новых таксонов). Владивосток: ДВО АН СССР, 164 с.

Киселев С. В. 1981. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. М.: Наука, 116 с.

Коротяев Б. А. 1977. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков Северо-Востока СССР. Энтомологическое обозрение **56** (1): 60–70.

Коротяев Б. А., Арзанов Ю. Г. 2011. Семейство Curculionidae – Долгоносики, слоники. В кн.: Замотайлов А. С., Никитский Н. Б. (ред.). Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов) (Конспекты фауны Адыгеи. № 1). Майкоп: Издательство Адыгейского университета, с. 297–339.

Кузьмина С. А., Мэтьюз Дж. В. 2012. Позднекайнозойские насекомые Берингии. Евразиатский энтомологический журнал **11**, Приложение 1: 59–97.

Протопопов А. В. 2020. История формирования флоры Якутии в кайнозое. В кн.: Е. А. Афанасьева, К. С. Байков, Ф. Ф. Бобров и др. Определитель высших растений Якутии. 2-е издание, переработанное и дополненное. М.: Товарищество научных изданий КМК; Новосибирск: Наука, с. 10–18.

Федоров И. А., Черосов М. М., Троева Е. И. и др. 2021. Конопля в Якутии: биология, распространение, меры борьбы. Новосибирск: Наука, 156 с.

Шиленков В. Г., Коротяев Б. А. 2020. Источники формирования городской фауны Иркутска на примере жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae). Энтомологическое обозрение **99** (1): 49–57. doi: 10.31857/S0367144520010049

Ангелов П. 1976. Фауна на България. Т. 5. Coleoptera, Curculionidae. I част (Apioninae, Otiorrhynchinae). София: Издателство на Българската академия на науките, 356 с.

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

Arzanov Yu. G. 2015. A revised checklist species of the Curculionoidea (Coleoptera, excluding Scolytinae) of Rostov Oblast and Kalmykia, the southern part of European Russia. Journal of Insect Biodiversity **3** (12): 1–32.

Cholokava A. 2008. The weevil beetles (Bhychitidae [Rhynchitidae], Attelabidae, Apionidae, Nopophydae [Nanophyidae], Dryophthoridae, Curculionidae) of Georgia. Proceedings of the Institute of Zoology Tbilisi **23**: 77–123.

Dieckmann L. 1980. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera – Curculionidae (Brachycerinae, Otiorhynchinae, Brachyderinae). Beiträge zur Entomologie **30** (1): 145–310.

Fabricius J. C. 1792. Entomologia systematica emendata et aucta. Secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonimis, locis, observationibus, descriptionibus. Tomus I. Pars II. Hafniae: C. G. Proft, XX + 538 p.

Gurina A. A., Dudko R. Yu., Zinovyev E. V., Borodin A. V., Tshernyshev S. E., Legalov A. A. 2018. Late Pleistocene taphocoenosis of insects and small mammals from the upper reaches of the Ob River. Paleontological Journal **52** (13): 1610–1622. https://doi.org/10.1134/S003103011813004X

Gurina A. A., Dudko R. Yu., Tshernyshev S. E., Zinovyev E. V., Legalov A. A. 2019. Late Pleistocene insects from the Dubrovino site at Ob River (West Siberia, Russia) and their paleoenvironmental significance. Palaeontologia Electronica **22**, 1 (2A): 1–18. https://doi.org/10.26879/914

Kuzmina S. A., Korotyaev B. A. 2019. A new species of the weevil genus *Phyllobius* Germar, 1824 (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) from the Pleistocene of northeastern Siberia. Invertebrate Zoology **16** (2): 154–164. doi: 10.15298/invertzool.16.2.04

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. doi: 10.3897/abs.6.e59314

Poiras A. A. 1998. Catalogue of the Weevils (Coleoptera, Curculionoidea) and their Host Plants in the Republic of Moldova. Sofia–Moscow: Pensoft Publishers, 156 p.

Vinokurov N. N. 2020. Annotated catalogue of the true bugs (Heteroptera) of Yakutia. Zoosystematica Rossica. Supplementum **3**: 3–203. doi 10.31610/zsr/2020.supl.3.3

Yunakov N., Nazarenko V., Filimonov R., Volovnik S. 2018. A survey of the weevils of Ukraine (Coleoptera: Curculionoidea). Zootaxa **4404** (1): 1–494. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4404.1.1

Zinovyev E. V. 2011. Sub-fossil beetle assemblages associated with the "mammoth fauna" in the Late Pleistocene localities of the Ural Mountains and West Siberia. ZooKeys **100**: 149–169. doi: 10.3897/zookeys.100.1524

ON FINDINGS OF THREE WESTERN PALAEARCTIC SPECIES OF THE WEEVIL SUBFAMILY ENTIMINAE (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) IN YAKUTIA

B. A. Korotyaev, N. N. Vinokurov, S. A. Kuzmina

Key words: Altai, Khakassia, Central Yakutia, Kazakhstan, adventive species, Pleistocene relicts, *Otiorhynchus velutinus*, *Otiorhynchus raucus*, *Otiorhynchus cribrosicollis*, *Omias puberulus*.

S U M M A R Y

Three common Western Palaearctic species of the weevil subfamily Entiminae are recorded from Yakutia for the first time: *Otiorhynchus velutinus* Germ., *O. raucus* (F.) and *Omias puberulus* Boh. The history of their appearance in the extant fauna of Yakutia is speculated.

УДК 595.754

EREMOSALDULA VINOKUROV ET LUO – НОВЫЙ РОД ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫХ СЕМ. SALDIDAE (HETEROPTERA, LEPTOPODOMORPHA) ИЗ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КИТАЯ

© 2021 г. Н. Н. Винокуров,[1*] Луо Чжаохуэй[2]**

[1] Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
пр. Ленина, 41, Якутск, 677980 Россия
*e-mail: n_vinok@mail.ru
[2] Синьцзянский институт экологии и географии Китайской академии наук
Урумчи, Синьцзян 818, South Beijing Road. Urumqi, 830011 КНР
**e-mail: luozhaohui@ms.xjb.ac.cn

Поступила в редакцию 13.07.2021 г.
После доработки 31.08.2021 г.
Принята к публикации 31.08.2021 г.

В трибе Saldoidini Reuter, 1912 сем. Saldidae описан новый монотипический род *Eremosaldula* Vinokurov et Luo, **gen. n.** с типовым видом *Eremosaldula roborowskii* (Jakovlev, 1889), **comb. n.,** эндемичным для Северо-Западного Китая. Новый род по высокому мозолевидному возвышению на передней доле переднеспинки, заходящему на бока переднегруди, сходен с родами *Chartoscirta* Stål, 1868 и *Rupisalda* Polhemus, 1985, а по длине тела, длинным усикам и ногам, строению гениталий самца – с родом *Macrosaldula* Leston et Westwood, 1964. От всех этих родов *Eremosaldula* морфологически отличается своеобразным, нетипичным для трибы Saldoidini рисунком надкрылий с двумя светлыми перевязями в передней и задней половинах кориума, а также биотопически, обитая по берегам соленых озер. Приводятся описание вида и сведения по его биологии.

Ключевые слова: клопы, новый род, Heteroptera, Saldidae, Saldoidini, *Eremosaldula*, Северо-Западный Китай, Синьцзян.

DOI: 10.31857/S0367144521040122

В. Е. Яковлев (1889) по материалам 2-й Тибетской экспедиции Н. М. Пржевальского (1883–1885 гг.) описал новый вид *Salda* (*Chartoscirta*) *roborowskii* из оазисов Ния (Mingfeng) и Керия (Yutian) на южной окраине пустыни Такла-Макан в Северо-Западном Китае. В описании вид охарактеризован так: «Очень оригинальная форма, непохожая ни на один из палеарктических видов подрода *Chartoscirta*: до сих пор в этом подроде не встречалось еще форм с светлыми боковыми краями переднеспинки и с таким цвето-расписанием надкрыльев и усиков, как у описываемого вида» (Яковлев, 1889, с. 243). Действительно, от других видов трибы Saldoidini Reuter, 1912 его отличает сочетание таких признаков, как нетипичная для представителей трибы Saldoidini окраска надкрылий с большими светлыми поперечными перевязями,

длинные усики с утолщенными вершинными члениками и сильная мозолевидная выпуклость на передней доле переднеспинки (рис. 1).

В течение длительного периода данный вид относился к роду *Chartoscirta* Stål (Oshanin, 1912; Reuter, 1912; Hoffman, 1933, 1941; Wu, 1935; Drake, Hoberlandt, 1950; Drake, Maa, 1954, Stichel, 1960). Р. Коббен (Cobben, 1985) в ходе ревизии богатой коллекции по роду *Macrosaldula* Leston et Westwood, 1964 изучил 3 экз. *Ch. roborowskii* из фондов Зоологического института РАН (ЗИН), собранные В. Л. Громбчевским в оазисе Яркенд на западной окраине пустыни Такла-Макан, и пришел к выводу о необходимости уточнения родовой принадлежности этого вида, предварительно включив его в состав рода *Macrosaldula*, что было принято всеми последующими авторами (Shuh et al., 1987; Péricart, 1990; Chen, Lindskog, 1994; Lindskog, 1995; Vinokurov et al., 2012, 2018; Винокуров, 2014; Vinokurov, 2015; Lariviére, Larochelle, 2019). Типовые экземпляры *M. roborowskii*, как предположил Р. Коббен, не сохранились (в коллекции ЗИН отсутствуют).

В Синьцзяне в 2015 и 2016 гг. вторым автором впервые была собрана большая серия *M. roborowskii* в Кашгарии на востоке пустыни Такла-Макан и в окрестностях соленого оз. Эби-Нур на юге Джунгарии. Выяснилось, что этот вид – галофил, населяющий берега соленых водоемов, в то время как остальные представители рода *Macrosaldula* обитают в горных ландшафтах у рек с песчаными и галечниковыми берегами. Таким образом, изучение дополнительного материала по *M. roborowskii* в коллекции Синьцзянского института экологии и географии Китайской академии наук (СИЭГ) позволило установить его принадлежность к новому роду трибы Saldoidini, описание которого приводится ниже.

Род **EREMOSALDULA** Vinokurov et Luo, gen. n.

Типовой вид: *Salda roborowskii* Jakovlev, 1889.

Тело удлиненно-овальное, длина 3.90–4.66 (4.28) мм, ширина 1.43–1.86 (1.67) мм. Верх темный, в коротком прилегающем опушении. Надкрылья полные или слабо укороченные (см. рис. 1).

Голова сверху черная, низ и бока перед глазами грязно-желтые до бурого; не прижата к груди, задний край глаз отчетливо отделен от груди. Глаза большие, желтовато-бурые до темно-бурых, в редких коротких торчащих волосках. Лоб черный, в коротком прилегающем серебристом опушении, вдоль глаз с узкой желтой полоской. Темя с узкой, посредине расширяющейся полоской вдоль глаз. Глазки́ крупные, расстояние между ними очень маленькое. Три пары длинных лобных трихоботрий расположены на светлых площадках. Мандибулярные и максиллярные пластинки и наличник желтые. 1-й членик усиков сверху желтый, снизу с буровато-черной полосой, в коротком редком серебристом опушении и с единичными приподнятыми толстыми черными волосками; 2-й членик также двухцветный, сверху желтый, снизу темно-бурый; 3-й и 4-й членики заметно толще 2-го, темно-бурые (рис. 2, *5*). Хоботок достигает основания брюшка, 1-й членик желтый, 2–4-й – темно-бурые.

Переднеспинка трапециевидная, тускло блестящая, в густом прилегающем золотистом опушении и с единичными короткими торчащими волосками, боковые края прямые; мозолевидная выпуклость высокая, отделена глубокой бороздой от задней доли переднеспинки и заходит на бока груди; узкая желтая полоска на паранотуме кпереди расширена и заходит на бока мозолевидной выпуклости (рис. 2, 7). Щиток черный. Грудь желтая, посередине темно-бурая, тазиковые покрышки желтые. Ноги грязно-желтые, задние бедра сверху рыжеватые, снизу и сверху с узкими бурыми полосками в вершинной половине. Голени с короткими черными шипиками,

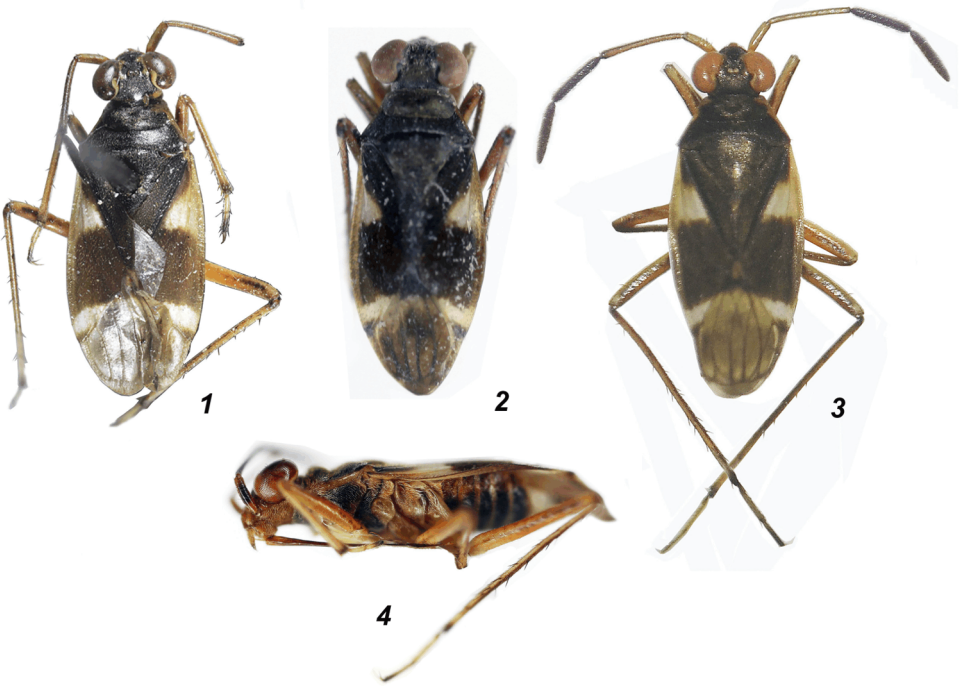

Рис. 1. *Eremosaldula roborowskii* (Jak.).

1 – “Fluβ Tisnaf”, ♀ (ЗИН); *2–4* – оз. Эби-Нур (*2* – ♂; *3*, *4* – ♀) (фото Луо Чжаохуэй).

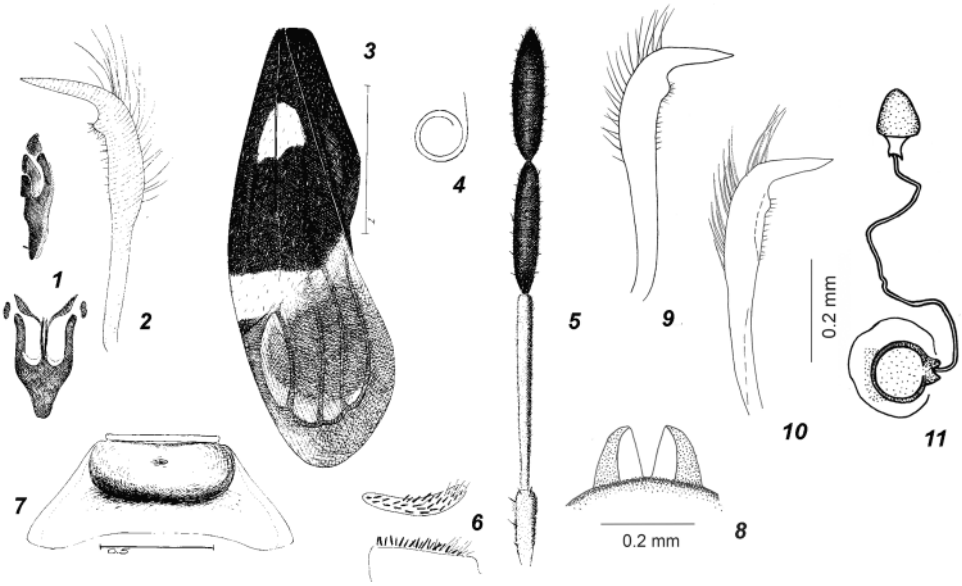

Рис. 2. *Eremosaldula roborowskii* (Jak.).

1 – средний склерит эндосомы сбоку и снизу; *2*, *9*, *10* – парамер; *3* – левое переднее надкрылье; *4* – жгутик эдеагуса; *5* – правый усик; *6* – брюшная сцепочная площадка самца; *7* – переднеспинка; *8* – парандрии; *11* – сперматека. *1–7* – по: Cobben, 1985; воспроизведен с разрешения издательства Brill.; *8–11* – ориг.

в основании с бледным бурым пятном, на вершине зачерненные. 1-й и 2-й членики лапок беловатые, 3-й членик бурый. Передние крылья слегка укороченные, немного заходят концами за вершину брюшка, в коротком серебристом с золотистым оттенком опушении. Клавус одноцветно темно-бурый. Кориум темно-бурый до черного, со светлым наружным краем и двумя белыми поперечными перевязями, вершинный угол черный, у светлых экземпляров наружный край в передней половине светлый (рис. 1, *2*, *3*). Перепоночка полупрозрачная, жилки ячеек бурые, с широкой бледной бурой поперечной полоской посредине ячеек.

Стерниты брюшка черные, по заднему краю с желтым окаймлением, расширяющимся у бокового края. Прегенитальный сегмент самки белый, лишь в основании черный.

Гениталии самца. Парандрии сближены, внутренние края их расходятся к вершине (рис. 2, *8*). Средний склерит эндосомы как на рис. 2, *1*. Парамер стройный, тело парамера удлиненное, примерно равной длины с ножкой, на дорсальной стороне с гребнем длинных тонких волосков, а на вентральной – редких и коротких; чувствительный бугорок (processus sensualis) выпуклый, с пучком коротких волосков (рис. 2, *2, 9, 10*); жгутик эдеагуса (filum gonopori) закручен в 2 оборота (рис. 2, *4*).

Сравнительные замечания. Отличительные признаки сравниваемых родов представлены в табл. 1.

Новый род по высокому мозолевидному возвышению на передней доле переднеспинки, заходящему на бока переднегруди, сходен с родами *Chartoscirta* Stål, 1868 и *Rupisalda* Polhemus, 1985, а по длине тела, длинным усикам и ногам, строению гениталий самца – с родом *Macrosaldula* (см. табл. 1). От всех этих родов *Eremosaldula* морфологически отличается своеобразным, нетипичным для трибы Saldoidini рисунком надкрылий с двумя светлыми перевязями в передней и задней половинах кориума; новый род отличается и по образу жизни; его единственный вид – облигатный галофил, обитатель берегов соленых озер.

Для рода *Macrosaldula* характерны длинные тонкие усики; глазки́ разделенные; переднеспинка матовая или блестящая, передняя доля уплощенная, не выступающая бугром, мозолевидное возвышение низкое; светлый рисунок кориума из продольных полос и светлых пятен различной формы изменчив в широких пределах (рис. 3, *3*, *4*). Обитает на галечных и песчаных берегах горных рек.

Распространенный в тропиках и субтропиках Старого и Нового Света род *Rupisalda* отличается тонкими усиками, зеркально блестящей поверхностью переднеспинки, топографией светлых пятен на кориуме (рис. 3, *2*), жгутик эдеагуса закручен в 1–1.5 оборота. Обитает на сырых скалах с отвесными стенками и на прибрежных галечниках.

Палеарктический род *Chartoscirta* имеет следующие отличия: меньшая длина тела (3.0–4.5 мм); шейное кольцо переднеспинки широкое; переднеспинка зеркально блестящая, боковые края вогнутые; спинная сторона в длинных торчащих или коротких прилегающих волосках; наружный край кориума светлый; усики тонкие или утолщенные (вальковатые). Рисунок кориума сходен с таковым у видов родов *Micracanthia* Reuter, 1912 и *Saldula* Van Duzee, 1914. Исключение составляет *Ch. dilutipennis* (Reuter, 1891) из Средней Азии, у которого кориум посередине с желтовато-белой поперечной перевязью, но у вершины с четким белым пятном (рис. 3, *1*). Места обитания – болота, берега прудов и озер.

Таблица 1. Систематические признаки родов *Eremosaldula* gen. n., *Macrosaldula* Leston et Southwood, *Rupisalda* Polhemus и *Chartoscirta* Stål

Признак	*Eremosaldula*	*Macrosaldula*	*Rupisalda*	*Chartoscirta*
Форма и длина тела	Удлиненное, 4.3–4.7 мм	Удлиненное, 4.5–7 мм	Удлиненно-овальное 2.6–4.4 мм	Овальное, менее 4.1 мм
Глаза	В коротких щетинках	Голые	Голые	В коротких щетинках
Глазки́	Почти соприкасающиеся	Разделенные	Разделенные	Разделенные
Торчащие волоски на спинной стороне	Отсутствуют	Отсутствуют или присутствуют	Отсутствуют или присутствуют	Отсутствуют или присутствуют
Усики	Длинные, 3 и 4-й членики утолщенные	Длинные, все членики тонкие	Длинные, все членики тонкие	Короткие, 3 и 4-й членики утолщенные или тонкие
Боковой край переднеспинки	Узко светлый	Черный или светлый	Черный или узко светлый	Черный
Переднеспинка	Тускло блестящая	Блестящая или матовая	Зеркально блестящая	Зеркально блестящая
Мозолевидное возвышение переднеспинки	Сильно приподнятое, заходит на переднебоковую сторону груди	Слабо приподнятое, не заходит на переднебоковую сторону груди	Сильно приподнятое, не заходит на переднебоковую сторону груди	Сильно приподнятое, заходит на переднебоковую сторону груди
Светлые пятна на клавусе	1 пятно на вершине или отсутствует	1 пятно на вершине или отсутствует	2 пятна у основания и на вершине	1 или 2 пятна у основания и на вершине
Топография светлых пятен на кориуме	2 контрастных светлых перевязи	Светлые полосы и пятна	Светлые полосы и пятна	Светлые полосы и пятна или 1 перевязь
Средний склерит эндосомы	Широкий	Удлиненный или широкий	Широкий	Широкий
Число оборотов жгутика эдеагуса	2	1.5 или 2	1	1.5
Оторочка сперматеки	Имеется	Отсутствует или имеется	Отсутствует	Отсутствует
Биотоп	Галофитные местообитания	Берега горных рек	Скалы	Болота, берега озер

Рис. 3. Палеарктические представители трибы Saldoidini.

1 – Chartoscirta dilutipennis Kir., Таджикистан; *2 – Rupisalda austrosinica* Vin., Китай; *3 – Macrosaldula oblonga* Stål, Восточная Сибирь; *4 – M. simulans* Cobben, Восточная Сибирь.
(*1* – по: Винокуров, 2007; *2* – по: Vinokurov, 2015).

Среди палеарктических представителей трибы Saldoidini облигатная галофильность помимо *E. roborowskii* известна у видов рода *Halosalda* Reuter, 1912 и некоторых видов рода *Saldula* Van Duzee, 1914 (*S. luteola* Lindskog et J. Polhemus, 1992, *S. sardoa* Filippi, 1957 и др.).

Этимология. Название рода *Eremosaldula* – существительное женского рода в именительном падеже, образованное от древнегреческого существительного «eremia» – пустыня, и названия рода *Saldula*.

Распространение. Пустыни Северо-Западного Китая (рис. 4).

Eremosaldula roborowskii (Jakovlev, 1889), comb. n.

Salda (*Chartoscirta*) *roborowskii* Jakovlev, 1889 : 240.

Acanthia (*Chartoscirta*) *roborowskii*: Reuter, 1895 : 58.

Acanthia (*Chartoscirta*) *roborowskii*: Oshanin, 1908 : 602.

Chartoscirta roborowskii: Reuter, 1912 : 23.

Chartoscirta roborowskii: Oshanin, 1912 : 89.

Chartoscirta roborowskii: Drake, Hoberlandt, 1950 : 3.

Macrosaldula roborowskii: Cobben, 1985 : 254 (figs. 13a–g).

Macrosaldula roborowskii: Schuh et al., 1987 : 307.

Macrosaldula roborowskii: Chen, Lindskog, 1994 : 407.

Macrosaldula roborowskii: Vinokurov et al., 2012 : 57.

Материал. **Китай.** *Синьцзян-Уйгурский автономный район*: пустыня Такла-Макан – оазис Яркенд, «Fluβ Tisnaf» ? (~37°08′ N, 79°48′ E), 6.VIII.1890 (Grombtshewskij), 2 ♂, 1 ♀ (ЗИН); Ruoqiang Taitemahu (39°27′ N, 88°16′ E), 12.VIII.2016 (Luo Z. H.), 3 ♂, 6 ♀ (СИЭГ); Джунгария –

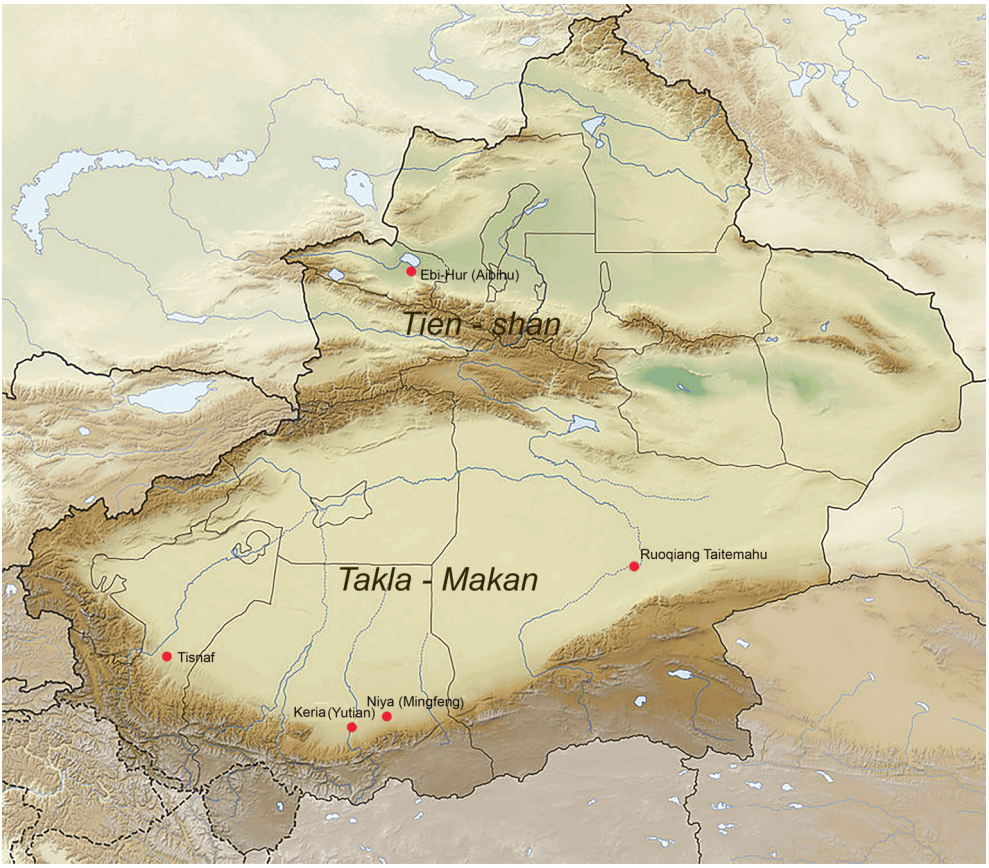

Рис. 4. Распространение *Eremosaldula roborowskii* (Jak.) в Северо-Западном Китае.

оз. Эби-Нур (Lake Aibihu), 35 km north of Jinghe (42°52′ N, 82°45′ E), 7–8.VII.2015, 5.VIII.2015 (Luo Z. H.) (СИЭГ), 11 ♂, 13 ♀.

Ниже мы приводим описание трех экземпляров *E. roborowskii* из коллекции ЗИН, собранных В. Л. Громбчевским в 1890 г. на р. Тиснаф в юго-западной Кашгарии, и дополнительные сведения о виде по сборам второго автора.

С а м к а. Экземпляр снабжен золотистым кружком, рукописными этикетками «*S. roborowskii*» (карандашом) и «D» (черной тушью), печатной этикеткой «к. В. Яковлева» и рукописной этикеткой Р. Коббена «*Macrosaldula roborowskii* Jak. (nov. comb.), det. R. H. Cobben 1982».

Длина тела 4.5 мм, ширина 1.9 мм (Cobben, 1985), рис. 1, *1*.

Голова черная, матовая, с коротким прилегающим серебристом опушением. Глазки́ крупные, соприкасающиеся. Глаза большие, желтовато-бурые. Лоб вдоль глаз с узкой желтой полоской, темя также с узкой, посредине расширяющейся полоской вдоль глаз. Лобные трихоботрии сидят на светлых площадках. Мандибулярные и максиллярные пластинки, наличник и низ головы желтые. 1-й членик усиков сверху желтый, снизу с буровато-черной полосой, в коротком серебристом редком опушении и с единичными приподнятыми толстыми черными волосками; 2-й также

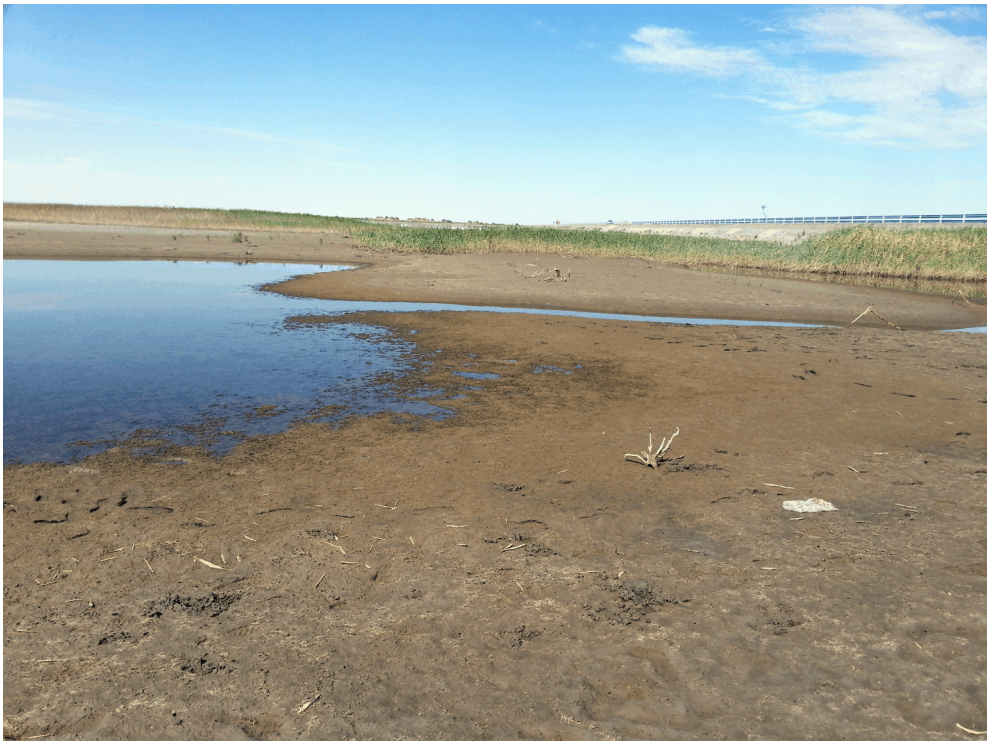

Рис. 5. Биотоп *Eremosaldula roborowskii* (Jak.) на восточной окраине пустыни Такла-Макан (Ruoqiang Taitemahu), водоем с зарослями камыша по берегу (фото Луо Чжаохуэй).

двухцветный, сверху желтый, снизу темно-бурый; 3-й членик заметно толще 2-го, темно-бурый, 4-й членик утрачен. Хоботок заходит за среднегрудь, 1-й членик желтый, 2–4-й – темно-бурые.

Грудь желтая, посередине темно-бурая; тазиковые покрышки желтые. Ноги грязно-желтые, задние бедра сверху рыжеватые, снизу и сверху с узкими бурыми полосками в вершинной половине. Голени с короткими черными шипиками, в основании с бледным бурым пятном, на вершине зачерненные. 1-й и 2-й членики лапок беловатые, 3-й членик бурый. Стерниты брюшка черные, по заднему краю с желтым окаймлением, расширяющимся у бокового края. Прегенитальный сегмент белый, лишь в основании черный.

Переднеспинка трапециевидная, тускло блестящая, в густом прилегающем золотистом опушении и с единичными короткими торчащими волосками; боковые края прямые. Мозолевидный бугорок высокий, отделен от задней доли переднеспинки глубокой бороздой. Узкая желтая полоска на боковом крае переднеспинки кпереди расширена и заходит на бока мозолевидного бугорка. Щиток черный. Передние крылья слегка укороченные, немного выдаются за вершину брюшка, в коротком серебристом с золотистым оттенком опушении. Клавус одноцветно темно-бурый. Кориум темно-бурый, по наружному краю с желтой полосой, в базальной половине с большим треугольным белым пятном, на вершине с такой же крупной светлой поперечной перевязью; вершинный угол черный. Перепоночка полупрозрачная, жилки ячеек бурые, с широкой бледной бурой поперечной полоской посередине ячеек.

С а м е ц. Изучены два экземпляра неудовлетворительной сохранности. У одного из них отсутствуют брюшко и правое надкрылье.

Рис. 6. Биотоп *Eremosaldula roborowskii* (Jak.) в районе соленого оз. Эби-Нур, берег водоема с зарослями тростника в 50 км В г. Цзинхэ (фото Луо Чжаохуэй).

Первый экземпляр снабжен оригинальной рукописной географической этикеткой, которая дублирована рукой И. М. Кержнера «Fluβ Tisnaf?, 6.VIII.890 Grombtschewskij», печатной этикеткой «к. В. Яковлева», определительными этикетками «*Chartoscrita roborowskii* Jak. Jakovlev det.», написанной рукой И. М. Кержнера, и рукописной Р. Коббена «*Saldula roborowskii* Jak. revis. R. H. Cobben 1961».

У второго экземпляра сохранились лишь голова и переднеспинка, снизу подколота такая же оригинальная рукописная этикетка «Fluβ Tisnaf?, 6.VIII.890 Grombtschewskij».

Окраска обоих экземпляров темная. Голова между глазами черная, глаза темно-бурые, низ и бока головы перед глазами грязно-желтые до бурого. Мандибулярные и максиллярные пластинки желтые до бурого, наличник в основании бурый, грудь по бокам буро-черная, тазиковые покрышки желтые. 1-й и 2-й членики усиков двухцветные, 3-й и 4-й членики толще 2-го, темно-бурые. Тазики и бедра снизу грязно-желтые, сверху с бурой полосой, задние голени бурые. Светлое боковое окаймление переднеспинки узкое по всей длине. Клавус буро-черный, с маленьким желтым пятном на вершине. Кориум бурый, треугольное белое пятно изолированное, задняя перевязь белая, перепоночка вся бурая, ячейки в основании и на вершине беловатые.

З а м е ч а н и я. Изучение нового материала (14 самцов и 19 самок), собранного в новых точках ареала, показало слабую изменчивость окраски тела (рис. 1, *2–4*); самцы мельче самок, их длина колеблется от 3.94 до 4.14 мм, самок – от 4.35 до 4.80 мм. Взрослые клопы встречаются в июле и августе. Вид – облигатный галофил, на востоке пустыни Такла-Макан собран на открытом берегу солоноватых водоемов с камышами

(рис. 5), а в районе соленого оз. Эби-Нур обитает на заболоченных берегах, заросших тростником (рис. 6).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Ф. В. Константинову за фотографию экземпляра *E. roborowskii* из коллекции Зоологического института РАН (С.-Петербург) и за помощь в получении разрешения от издательства Brill на пользование рисунками из статьи Р. Коббена.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование Н. Н. Винокурова поддержано проектом Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР №121020500194-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Винокуров Н. Н. 2007. Виды рода *Chartoscirta* Stål (Heteroptera, Saldidae) фауны России и сопредельных стран. Евразиатский энтомологический журнал **6** (1): 51–56.

Винокуров Н. Н. 2014. Обзор рода *Macrosaldula* Southwood et Leston, 1959 (Heteroptera, Saldidae) фауны России и прилегающих стран. Энтомологическое обозрение **93** (1): 151–173.

Яковлев В. Е. 1889. Insecta in itinere cl. N. Przewalskii in Asia Centrali novissime lecta. XVI. Hemiptera Heteroptera. Труды Русского энтомологического общества **24**: 235–243.

Chen P. P., Lindskog P. 1994. A name list of Leptopodomorpha from China (Hemiptera). Chinese Journal of Entomology **14**: 405–409.

Cobben R. H. 1960. Fam. Saldidae. Die Uferwanzen Europas. Hemiptera-Heteroptera Saldidae. In: W. Stichel (ed.). Illustrierte Bestimmungstabellen der Wanzen II. Europa (Hemiptera-Heteroptera Europae) 3. Berlin-Hermsdorff, p. 209–263.

Cobben R. H. 1985. Additions to the Eurasian saldid fauna, with a description of fourteen new species (Heteroptera, Saldidae). Tijdschrift voor Entomologie **128**: 215–270.

Drake C. J., Hoberlandt L. 1950. Catalogue of genera and species of Saldidae (Hemiptera). Acta Entomologicae Musei Nationalis Pragae **26** (376): 1–12.

Drake C. J., Maa T. C. 1954. The Saldoidea of China (Hemiptera). Quaternary Journal of the Taiwan Museum **7** (3–4): 263–266.

Hoffman W. E. 1933. A preliminary list of the aquatic and semi-aquatic Hemiptera of China, Chosen (Korea) and Indo-China. Lingnan Science Journal **12** (Supplement): 243–258.

Hoffman W. E. 1941. Catalogue of the aquatic Hemiptera of China, Indo-China, Formosa and Korea. Lingnan Science Journal **20**: 1–78 + 5.

Lariviére M.-C., Larochelle A. 2019. World Saldidae: Supplement (1987–2018) to the catalog and bibliography of the Leptopodomorpha (Heteroptera). Zootaxa **4590** (1): 125–152. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4590.1.5

Lindskog P. 1995. Infraorder Leptopodomorpha. In: B. Aukema, Chr. Rieger (eds). Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region. Vol. 1. Amsterdam: Netherlands Entomological Society, p. 115–142.

Oshanin B. 1908. Verzeichnis der paläarktischen Hemipteren. Bd 1, Lfg. 2. Приложение к Ежегоднику Зоологического музея Академии наук **13**: 394–604.

Oshanin B. 1912. Katalog der paläarktischen Hemipteren (Heteroptera, Homoptera – Auchenorrhyncha und Psylloidea). Berlin: R. Friedländer & Sohn, i–xvi + 187 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.13940

Péricart J. 1990. Hemiptères Saldidae et Leptopodidae d'Europe occidentale et du Maghreb. Fauna de France. Vol. 77. Paris: Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, 238 p.

Reuter O. M. 1895. Species palaearcticae generis *Acanthia* F., Latr. Acta Societatis Scientiarium Fennicae **21** (2): 1–58.

Reuter O. M. 1912. Zur generischen Teilung der paläarktischen und nearktischen Acanthiaden. Öfversigt af Finska Vetenskapssocietetens Förhandlingar **54A** (12): 1–24.

Schuh R. T., Galil B., Polhemus J. T. 1987. Catalog and bibliography of Leptopodomorpha (Heteroptera). Bulletin of the American Museum of Natural History **185** (3): 243–406.

Vinokurov N. N. 2015. A new species and new data on distribution of the shore bugs of China (Hemiptera: Heteroptera: Saldidae). Acta Entomologicae Musei Nationalis Pragae **55** (2): 569–584.

Vinokurov N. N., Luo Zh., Lü Zh. 2012. Studies of true bugs of Xinjiang, western China. I. Leptopodomorpha: shore bugs (Hemiptera: Heteroptera: Saldidae). Zootaxa **3336** (1): 51–61. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3336.1.3
Vinokurov N. N., Cai W., Chen P.-P. 2018. Synopsis of the shore bugs of China (Hemiptera: Heteroptera: Leptopodomorpha: Saldidae). Zootaxa **4486** (2): 129–145. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4486.2.3
Wu C. F. 1935. Catalogus Insectorum Sinensium. Vol. 2. Peiping: Fan memorial Institute of Biology, 634 p.

EREMOSALDULA VINOKUROV ET LUO – A NEW GENUS OF THE SHORE BUGS (HETEROPTERA, LEPTOPODOMORPHA: SALDIDAE) FROM NORTH-WESTERN CHINA

N. N. Vinokurov, Luo Zhaohui

Key words: shore bugs, new genus, Heteroptera, Saldidae, *Eremosaldula*, North-Western China, Xinjiang.

SUMMARY

A new genus *Eremosaldula* Vinokurov et Luo, **gen. n.** with one species *E. roborowskii* (Jakovlev, 1889), **comb. n.,** endemic to North-Western China is described in the family Saldidae. The genus belongs to the tribe Saldoidini Reuter, 1912 and is similar to the genera *Chartoscirta* Stål, 1868 and *Rupisalda* Polhemus, 1985 with high elevated callus on the anterior lobe of the pronotum, extending onto the sides of the prothorax. It differs from the genus *Macrosaldula* Leston et Southwood, 1964 in the thickened apical antennomeres and atypical of the tribe Saldoidini pattern of the hemelytra with two light bands in the anterior and posterior halves of the corium, as well as biotopically, being a halophilic inhabitant of the shores of salt lakes. The amended description of the type species is given based on a new material, and information on the biology is provided.

УДК 595.768.2 (235.223)

НОВЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ВИДЫ ДОЛГОНОСИКОВ (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: ENTIMINAE) ИЗ САЯНО-ШУШЕНСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА И ТУВЫ

© 2021 г. Б. А. Коротяев,[1]* Е. А. Шикалова,[2] В. И. Дорофеев[3]*****

[1] Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: korotyay@rambler.ru
[2] Саяно-Шушенский государственный биосферный заповедник
ул. Заповедная, 7, пгт. Шушенское, Красноярский край, 662710 Россия
**e-mail: e.shikalova@mail.ru
[3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, С.-Петербург, 197376 Россия
***e-mail: vdorofeyev@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.07.2021 г.
После доработки 27.07.2021 г.
Принята к публикации 27.07.2021 г.

Приведены сведения о находке в Саяно-Шушенском государственном биосферном заповеднике (Западный Саян) 2 малоизвестных видов долгоносиков и описания 3 новых видов подрода *Angarophyllobius* рода *Phyllobius*: *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *shikalovae* Korotyaev, **sp. n.** и *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *ryvkini* Korotyaev, **sp. n.** из этого заповедника и *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *makarovi* Korotyaev, **sp. n.** из прилегающей к территории заповедника части западной Тувы.

Ключевые слова: *Otiorhynchus janovskii*, *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *shikalovae* Korotyaev, sp. n., *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *ryvkini* Korotyaev, sp. n., *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *makarovi* Korotyaev, sp. n., Западный Саян, новый вид, *Spiraea*, *Caragana altaica*, host plants.

DOI: 10.31857/S0367144521040134

Небольшие сборы жуков, сделанные Е. А. Шикаловой и Э. В. Волковым в Саяно-Шушенском биосферном заповеднике в верхнем течении Енисея в Западном Саяне в июне 2021 г., принесли дополнительные сведения об образе жизни субэндемичного для Тувы долгоносика *Otiorhynchus janovskii* Kor. и содержат еще один, по-видимому, узкоареальный бескрылый вид подрода *Angarophyllobius* Korotyaev et Egorov рода *Phyllobius* Germ., в котором из Тувы и с сопредельных территорий уже было известно 8 видов (Арнольди, Коротяев, 1977; Коротяев, Егоров, 1977; Коротяев, 1984, 1990, 1995). Еще один новый вид подрода *Angarophyllobius*, близкий к найденному Е. А. Шикаловой в долине левого притока Енисея, р. Малые Уры, был собран на тер-

ритории заповедника в долине р. Большие Уры, соседнего притока Енисея, А. Б. Рывкиным в 1989 г. Эти два вида близки между собой и обособлены от обитающих севернее *Ph*. (*Angarophyllobius*) *lukjanovitshi* Korotyaev et Egorov и южнее *Ph*. (*Angarophyllobius*) *tuvensis* Korotyaev et Egorov, образуя отдельную группу в этом подроде. Довольно близкий к ним вид описан из прилегающей к заповеднику части западной Тувы.

Вместе с тремя видами, которые описаны в этой статье, подрод *Angarophyllobius* насчитывает в фауне Тувы и прилегающей к ней части Западного Саяна 11 из 26 видов, входящих в его состав (столько же, сколько в Монголии: Alonso-Zarazaga et al., 2017). Шесть из 11 видов известны только с этой территории, все они бескрылые и, вполне вероятно, эндемичны для нее; два новых вида из Саяно-Шушенского заповедника распространены в его внутригорной части и очень обособлены от других. Возможно, значительные части ареалов *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *shikalovae* sp. n. и *Phyllobius* (*A.*) *ryvkini* sp. n. расположены в пределах заповедника; поиски Б. А. Коротяевым долгоносиков на *Caragana pygmaea* (L.) DC и спирее (*Spiraea* sp.) в долине правого притока Енисея р. Ус на территории Природного парка «Ергаки» в начале июля 2021 г. результата не дали. Изучение ареалов и образа жизни этих видов может позволить полнее оценить своеобразие природных комплексов, охраняемых в Саяно-Шушенском заповеднике и на других охраняемых природных территориях Алтае-Саянской горной страны.

Распространение на территории Тувы и южного макросклона Западного Саяна большого числа эндемичных и субэндемичных видов животных и растений, в том числе среди одного из самых многочисленных в животном мире семейства долгоносиков, делает необходимым особый режим природопользования этого региона, чтобы возможно полнее сохранить для будущих поколений его чрезвычайно своеобразную природу.

Голотипы и паратипы описанных в статье видов хранятся в коллекции Зоологического института РАН в С.-Петербурге.

Otiorhynchus (Pendragon) janovskii Korotyaev, 1990.

М а т е р и а л. **Россия,** *Красноярский край*, Ермаковский р-н, Саяно-Шушенский государственный биосферный заповедник, левый берег р. Енисей, устье р. Малые Уры, отряхивание кустов *Spiraea media* и *Caragana altaica*, 26.VI.2021 (Е. А. Шикалова, Э. В. Волков), 13 экз.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Тува и прилегающие территории Южной Сибири (Коротяев, 1990).

Phyllobius (Angarophyllobius) mongolicus Korotyaev et Egorov, 1977.

М а т е р и а л. **Россия,** *Красноярский край*, Ермаковский р-н, Саяно-Шушенский государственный биосферный заповедник, левый берег р. Енисей, устье р. Малые Уры, отряхивание кустов *Spiraea media* и *Caragana altaica*, 26.VI.2021 (Е. А. Шикалова, Э. В. Волков), 2 самки.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Тува: южный макросклон Западного Саяна (80 км С пос. Тэли по дороге из Ак-Довурака в Абазу, левый берег р. Ак-Суг: Коротяев, Егоров, 1977), северный макросклон Восточного Танну-Ола Ю оз. Чагытай (Коротяев, 1984); Бурятия, северная Монголия (Коротяев, Егоров, 1977).

Phyllobius (Angarophyllobius) shikalovae Korotyaev, sp. n. (рис. 1).

Голотип, самец: **Россия,** *Красноярский край*, Ермаковский р-н, Саяно-Шушенский государственный биосферный заповедник, левый берег р. Енисей, устье р. Малые Уры, отряхивание кустов *Spiraea media*, 26.VI.2021 (Е. А. Шикалова, Э. В. Волков). Паратип: те же данные, отряхивание кустов *Caragana altaica*, 1 самец.

С а м е ц. Головотрубка равной длины и ширины или едва поперечная, по бокам едва выемчатая. Птеригии небольшие, слабо выдаются за контуры головотрубки. Спинка головотрубки в продольном направлении почти плоская, плавно сужена от вершины к основанию почти до трети ширины лба и отделена от глаз умеренными понижениями, почти по всей длине неглубоко вдавлена, к эпистому умеренно покато скошена. Эпистом довольно глубоко вдавлен и покатый кпереди, неотчетливо ограничен сзади. Края спинки из-за довольно грубой густой пунктировки не очень четкие, в средней части ширина ее составляет 2/3 ширины лба. В основной половине спинки едва заметна чуть выпуклая срединная линия. Лоб плоский, ширина его в 1.5 раза больше продольного диаметра глаза. Глаза небольшие, круглые, умеренно выпуклые. Темя равномерно слабо или умеренно выпуклое. Виски примерно равны по длине глазам, слегка расходятся назад, с легкой перетяжкой в средней части хотя бы с одной стороны. Поверхность головной капсулы и головотрубки заметно блестящая, в умеренно густых небольших глубоких точках, на спинке головотрубки местами сливающихся в длину; лоб иногда почти матовый, более густо и тонко пунктирован. Усики довольно короткие, не очень тонкие. Рукоять вершиной недалеко заходит за глаза, слабо изогнута в средней части, от основания довольно толстая, очень слабо утолщена в вершинной четверти. Жгутик довольно короткий; длина 1-го членика в 2.5 раза больше ширины, длина 2-го членика составляет 0.6–0.7, длина 3-го – 0.5–0.6 длины 1-го, 4-й едва короче 3-го и примерно равен по длине 5-му, 6-й чуть короче соседних, примерно равной длины и ширины, 7-й едва длиннее ширины, так же слабо расширен к вершине, как предыдущие, и не округлен по бокам. Булава коротковеретеновидная, чуть слабее сужена к основанию, чем к вершине, в 2.5 раза длиннее ширины, равна по длине 2.5 вершинным членикам жгутика вместе взятым.

Переднеспинка в 1.15–1.32 раза шире длины, довольно сильно равномерно округлена по бокам, наиболее широкая посередине, с отчетливой вершинной перетяжкой, в средней части оттянутой назад, и едва выраженной у самого основания основной перетяжкой. Задние углы переднеспинки тупые, совершенно не приострены и не оттянуты. Диск довольно сильно выпуклый в продольном и поперечном направлениях, наиболее выпуклый в средней части длины, слабо блестящий, в густой довольно глубокой и сравнительно крупной, неравномерной пунктировке, в средней части диска с маленькими гладкими выпуклостями. Щиток маленький, треугольный, плоский.

Надкрылья в 1.55–1.64 раза длиннее ширины, наиболее широкие посередине, со скошенными и округленными, но отчетливыми плечевыми бугорками, в основании немного шире переднеспинки, умеренно и округло расширены к середине и затем сильнее сужены к узко совместно округленным вершинам. Диск от основания почти равномерно довольно сильно выпуклый до вершины надкрылий. В поперечном направлении надкрылья сильно и равномерно выпуклые, шов не приподнят. Бороздки довольно широкие, из округлых умеренно глубоких точек, к вершинам лишь немного ослаблены. Промежутки очень слабо выпуклые, примерно вдвое шире бороздок, слабо блестящие между чешуйками, с очень тонкой и редкой неотчетливой сетчатой микроскульптурой.

Ноги средней длины, довольно крепкие. Бедра широкие, передние чуть шире и толще остальных; передние и средние с очень маленьким, задние с хорошо заметным острым зубцом. Голени длинные; передние прямые, не загнуты внутрь на вершине, внутренний край их в вершинных 0.6 умеренно выемчатый, с негустыми короткими приподнятыми светлыми волосками. Средние и задние голени прямые, их внутренний край в вершинной части слабее выемчатый. Мукро на всех голенях малозаметное. Лапки средних пропорций; в передних 1-й членик в 1.5 раза длиннее

Рис. 1. *Phyllobius shikalovae* Korotyaev, sp. n., самец

1 – общий вид, паратип; *2* – брюшко снизу, голотип; *3* – эдеагус сверху, снизу и сбоку, голотип.

ширины, 2-й равной длины и ширины, 3-й равен ему по длине и в 1.4 раза шире; коготковый членик очень тонкий, слабо расширен к вершине, на 2/3 своей длины выдается за вершину 3-го членика. В задних лапках 1-й членик вдвое длиннее ширины, 3-й членик по длине составляет 0.75 2-го и в 1.5 раза шире его.

Нижняя сторона тела матовая, в умеренно густой пунктировке на фоне грубой микроскульптуры. 1-й вентрит в средней трети слабо вдавлен, вдавление едва заходит на основание 2-го вентрита; шов между 1-м и 2-м вентритами на всем протяжении очень отчетливый, по краям довольно сильно углублен и округло загнут вперед (к основанию 1-го вентрита). 1-й вентрит позади задних тазиков в 1.3 раза длиннее 2-го, который вдоль средней линии едва длиннее

2 следующих вместе взятых, не имеющих следов вдавлений. Анальный вентрит почти равномерно пунктирован, едва вдавлен в средней части лишь в вершинной трети (рис. 1, *2*). Эдеагус (рис. 1, *3*) равномерно умеренно изогнут, средней длины и довольно узкий, в 3.75 раза длиннее ширины в основании, от основания слабо сужен к середине и затем до вершины параллельносторонний. Вершинный выступ эдеагуса довольно узкий и недлинный, равномерно сужен к вершине и умеренно отогнут дорсально. Мембранозные окошки по краям вершины совершенно не выдаются в стороны, вместе занимают немного менее половины (3/7) ширины вершины и продолжены, равномерно сужаясь, до начала вершинной трети вентральной поверхности эдеагуса. Вентральная сторона эдеагуса равномерно склеротизована и выпуклая в поперечном направлении, лишь в основной трети края обособлены в виде слабых валиков неглубокими матовыми бороздками. Склеротизованные боковые края дорсальной поверхности эдеагуса узкие, слабо расширяются к основанию лишь в основной трети.

Тело черное; основная (не утолщенная) часть рукояти усиков и жгутик (кроме затемненных вершин члеников) красновато-коричневые, булава темно-коричневая, обычно с коричневатым основанием. Бедра и голени черные; самые основания голеней и лапки коричневые, вершины лапок более темные, иногда лапки целиком почти черные. Верх негусто покрыт мелкими прилегающими ланцетовидными или притупленными на вершине сероватыми и более темными тускло-коричневатыми, слабо блестящими чешуйками, всюду разделенными хотя бы узкими промежутками, сгущенными вдоль шва надкрылий и редкими в срединной трети переднеспинки. Бороздки не прикрыты чешуйками, точки в них несут лишь очень короткие прилегающие волоски. Промежутки надкрылий несут по 1 ряду длинных тонких торчащих волосков, длина которых заметно превосходит ширину промежутков. Бедра в умеренно густых прилегающих узколанцетных и волосковидных светлых чешуйках, без торчащих волосков. Голени преимущественно в волосковидных прилегающих и слегка приподнятых чешуйках, с немного более широкими чешуйками лишь на внешнем крае; кроме того, с довольно редкими торчащими волосками, длина которых немного меньше ширины голеней. Лапки в умеренно густых и довольно длинных светлых прилегающих и более или менее сильно приподнятых волосках. Передние тазики и низ груди негусто покрыты примерно такими же чешуйками, как на надкрыльях; первые 2 вентрита брюшка в более редких узколанцетных чешуйках, остальные – в почти волосковидных чешуйках и волосках и с довольно длинными торчащими волосками, анальный вентрит только с тонкими, более или менее сильно приподнятыми волосками.

Длина тела 4.15–4.20, ширина надкрылий 1.75–1.85 мм.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Новый вид вместе с близким к нему *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *ryvkini* Korotyaev, sp. n., найденным в долине другого левого притока Енисея, р. Большие Уры, впадающей в Саяно-Шушенское водохранилище выше по течению, обособлен от других видов этого подрода. *Phyllobius shikalovae* sp. n. сходен с *Ph. logunovi* Kor. (рис. 2), который известен только по типовой серии, собранной в 20 км ЮВ г. Шагонар в Туве (Коротяев, 1995), покровом надкрылий из сравнительно редких удлиненных чешуек и торчащих волосков, наличием зубцов на бедрах и очень слабым вдавлением в вершинной части анального вентрита самца, но хорошо отличается менее крупными размерами (у *Ph. logunovi* длина тела 4.4–5.4 мм) и более плотным сложением тела (ср. рис. 1, *1* и 2, *1*), более короткими головотрубкой, усиками и ногами, почти вдвое более длинными торчащими волосками на надкрыльях, а также строением эдеагуса – у *Ph. logunovi* (рис. 2, *4*) его вентральная поверхность со срединным килем, склеротизованные боковые участки дорсальной поверхности вдвое шире, а мембранозные окошки на вершине эдеагуса шире, короче и не сужены по направлению к основанию эдеагуса.

Э т и м о л о г и я. Вид назван именем заместителя директора Саяно-Шушенского государственного биосферного заповедника Е. А. Шикаловой, собравшей его и пригла-

Рис. 2. *Phyllobius logunovi* Korotyaev, самец (*1*, *3*, *4*), паратип и самка (*2*).

1, *2* – общий вид; *3* – брюшко снизу; *4* – эдеагус сверху, снизу, сбоку, вершина эдеагуса сверху и тегмен.

сившей Б. А. Коротяева для проведения исследования фауны насекомых в заповеднике.

Phyllobius (Angarophyllobius) ryvkini Korotyaev, sp. n. (рис. 3, *1*, *3*).

Голотип, самец: **Россия,** *Красноярский край*, Ермаковский р-н, Саяно-Шушенский государственный биосферный заповедник, левый берег р. Енисей, берег р. Большие Уры в 12 км от устья, 700 м над ур. м., 20.V.1989 (А. Б. Рывкин).

С а м е ц. Длина головотрубки составляет 0.89 ее ширины, бока ее параллельны и лишь едва выемчатые у основания. Птеригии небольшие, не выдаются за контуры головотрубки. Спинка

Рис. 3. *Phyllobius ryvkini* Korotyaev, sp. n., самец, голотип (*1*, *3*), и *Ph. femoralis* Boh., самка, Бурятия (*2*).

1, *2* – общий вид; *3* – эдеагус сверху, снизу, сбоку и вершина эдеагуса сверху.

головотрубки в продольном направлении совершенно плоская, от основания усиков до середины почти параллельносторонняя, затем к основанию ее края плавно скошены книзу и не образуют килей, довольно круто обрываются к передним краям глаз; от лба спинка посередине отделена очень слабым и плавным понижением, к эпистому умеренно покато скошена. Эпистом довольно глубоко вдавлен и покатый кпереди, неотчетливо ограничен сзади. В средней части ширина спинки составляет 2/3 ширины лба. В основной половине спинки едва заметна чуть выпуклая гладкая срединная линия, в вершинной половине – легкое узкое срединное вдавление. Лоб едва выпуклый, ширина его в 1.45 раза больше продольного диаметра глаза. Глаза небольшие, круглые, равномерно умеренно выпуклые. Темя равномерно слабо выпуклое. Виски примерно равны по длине глазам, слегка расходятся назад, с очень слабой перетяжкой в средней части. Поверхность головной капсулы и головотрубки блестящая, в умеренно густых маленьких глубоких точках, местами разделенных почти на свой диаметр. Усики довольно короткие и толстые. Рукоять вершиной недалеко заходит за глаза, умеренно изогнута в средней части, от основания довольно толстая, очень слабо утолщена в вершинной трети. Жгутик довольно короткий; длина 1-го членика в 2.0 раза больше ширины, длина 2-го составляет 0.72 длины 1-го, длина 3-го членика немного больше его ширины и составляет 0.77 длины 2-го, 4-й и 5-й членики примерно одинаковые, немного длиннее ширины, 6-й едва короче их и примерно равной длины и ширины, 7-й немного длиннее ширины, длиннее и чуть шире 6-го, не округлен по бокам. Булава веретеновидная, чуть слабее сужена к основанию, чем к вершине, в 3 раза длиннее ширины, едва длиннее 3 вершинных члеников жгутика вместе взятых.

Переднеспинка в 1.17 раза шире длины, наиболее широкая заметно перед серединой, слабо округлена по бокам, со слабой, но отчетливой вершинной перетяжкой и без основной перетяжки. Задние углы переднеспинки тупые, совершенно не приострены и не оттянуты. Вершинный край в средней части слегка округло выдается вперед. Диск равномерно умеренно выпуклый в продольном и поперечном направлениях, наиболее выпуклый в средней части длины, умеренно блестящий, в густых довольно глубоких и сравнительно крупных точках, разделенных узкими, но гладкими, без микроскульптуры промежутками; в средней части длины с коротким гладким выпуклым участком. Щиток маленький, треугольный, плоский.

Надкрылья в 1.65 раза длиннее ширины, с округленными плечевыми бугорками, в основании немного шире переднеспинки, умеренно и округло расширены к середине и затем сильнее сужены к узко совместно округленным вершинам, наиболее широкие посередине. Диск от основания почти равномерно довольно сильно выпуклый до вершины надкрылий. В поперечном направлении надкрылья сильно и равномерно выпуклые, шов не приподнят, лишь за щитком 1-е промежутки на коротком участке слабо выпуклые. Бороздки довольно широкие, к вершинам не ослаблены, состоят из умеренно глубоких угловатых точек, перегородки между которыми лежат обычно на одном уровне с промежутками надкрылий. Промежутки почти плоские, примерно в 1.5 раза шире бороздок, довольно сильно блестящие, с очень редкой мелкой пунктировкой и очень редкими тонкими морщинками.

Ноги довольно длинные. Бедра умеренно расширены и утолщены в средней части, передние чуть шире и толще остальных; передние и средние с едва заметным, задние с немного более развитым зернышковидным зубцом. Голени длинные; передние совершенно прямые, не загнуты внутрь, но немного угловато расширены внутрь на вершине, внутренний край их в вершинной половине слабо выемчатый, с негустыми короткими приподнятыми желтыми волосками. Средние и задние голени тоже прямые, внутренний край задних голеней в вершинной части немного глубже выемчатый. Мукро на всех голенях малозаметное. Лапки средних пропорций; в передних 1-й членик почти вдвое длиннее ширины, 2-й равной длины и ширины, 3-й равен ему по длине и в 1.5 раза шире; коготковый членик очень тонкий, слабо расширен к вершине, на 2/3 своей длины выдается за вершину 3-го членика. В задних лапках 1-й членик вдвое длиннее ширины, 3-й членик по длине составляет 0.75 2-го и в 1.5 раза шире его.

Нижняя сторона тела матовая, в умеренно густой, довольно мелкой, не морщинистой пунктировке. 1-й и 2-й вентриты в средней трети не вдавлены, а лишь уплощены, точки на них местами

сливаются в поперечные бороздки. Шов между 1-м и 2-м вентритами на всем протяжении отчетлив, но неглубокий, по краям округло загнут вперед. Длина 1-го вентрита позади задних тазиков равна длине 2-го, который заметно короче 2 следующих вместе взятых, не имеющих следов вдавлений. 3-й вентрит в средней части длины с неглубокой поперечной бороздкой из слившихся точек. Анальный вентрит почти равномерно пунктирован, едва вдавлен в средней части лишь в вершинной половине. Эдеагус (рис. 3, *3*) равномерно умеренно изогнут, средней длины и довольно узкий, в 3.75 раза длиннее ширины в основании, от основания слабо сужен к середине и затем до вершины параллельносторонний. Вершинный выступ эдеагуса довольно узкий и недлинный, равномерно сужен к вершине и умеренно отогнут дорсально. Мембранозные окошки по краям вершины совершенно не выдаются в стороны, вместе занимают немного менее половины (3/7) ширины вершины и продолжены, равномерно сужаясь, до начала вершинной трети вентральной поверхности эдеагуса. Вентральная сторона эдеагуса равномерно склеротизована и выпуклая в поперечном направлении, лишь в основной трети края обособлены в виде слабых валиков неглубокими матовыми бороздками. Склеротизованные боковые края дорсальной поверхности эдеагуса узкие, слабо расширяются к основанию лишь в основной трети.

Тело черное; вершинный край переднеспинки, щиток, основная (не утолщенная) часть рукояти и жгутик усиков темно-красновато-коричневые, булава почти черная. Бедра, голени, кроме оснований, и лапки темно-коричневые, почти черные. Верх выглядит почти голым; голова и головотрубка в редких волосковидных светлых чешуйках и с немногочисленными параллельносторонними, более широкими – вдоль внутренних краев глаз; переднеспинка с негустыми узкими чешуйками на боках и почти голым диском; надкрылья с нерезкой узкой полосой из узколанцетных бледно-зеленоватых чешуек на пришовных промежутках и такими же полосами на 3 боковых промежутках, средняя часть надкрылий в редких более узких коричневых чешуйках, разделенных не менее чем на свою ширину. Промежутки надкрылий, кроме того, с редкими слабо приподнятыми волосковидными чешуйками такой же длины, как у более широких прилегающих. Бороздки голые. Бедра в редких прилегающих волосковидных светлых чешуйках, без торчащих волосков. Голени в более густых волосковидных прилегающих и умеренно приподнятых чешуйках, задние – с более длинными волосками на внутреннем крае. Лапки в негустых и довольно длинных коричневатых прилегающих и более или менее сильно приподнятых волосках. Нижняя сторона тела негусто покрыта короткими прилегающими и приподнятыми волосками, бока груди с редкими узкими чешуйками. Брюшко без длинных торчащих волосков, лишь на анальном вентрите негустые короткие волоски заметно приподняты.

Длина тела 4.0, ширина надкрылий 1.57 мм.

Сравнительные замечания. Новый вид внешне сходен с редко опушенными видами группы *Ph. femoralis* Boh. (рис. 3, *2*) (Коротяев, Егоров, 1977; Коротяев, 1979), а с *Ph. sahlbergi* Fst. его сближают также отсутствие глубокого вдавления на анальном вентрите самца и строение эдеагуса с равномерно склеротизованной вентральной стороной, но *Ph. ryvkini* sp. n. отличается от всех видов этой группы сильнее округленными плечами более выпуклых надкрылий и менее поперечной переднеспинкой. От *Ph. sahlbergi* новый вид отличается наличием следов зубцов на бедрах, отсутствием крыльев, редкой пунктировкой блестящей переднеспинки и не полностью редуцированным покровом надкрылий, а от остальных видов группы *Ph. femoralis*, включая *Ph. baicalicus* Kor., описанный (Коротяев, 1979) после публикации определительной таблицы видов подрода *Angarophyllobius*, *Ph. ryvkini* sp. n. хорошо отличается едва заметными зубцами на бедрах, отсутствием длинных приподнятых волосков или волосковидных чешуек на боках надкрылий, едва вдавленным в вершинной части анальным вентритом самца и равномерно склеротизованной, без срединного киля вентральной стороной эдеагуса.

Э т и м о л о г и я. Вид назван именем нашедшего его в ходе изучения фауны жесткокрылых Саяно-Шушенского заповедника А. Б. Рывкина (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва).

Phyllobius (Angarophyllobius) makarovi Korotyaev, sp. n. (рис. 4).

Голотип, самец: **Россия,** *Тува*, Бай-Тайгинский р-н, сопки в 10–15 км З пос. Тэли, 27.VI.1971 (Б. А. Коротяев).

С а м е ц. Головотрубка примерно равной длины и ширины, по бокам слабо выемчатая. Птеригии небольшие, слабо выдаются за контуры головотрубки. Спинка головотрубки в продольном направлении почти плоская, довольно сильно округло сужена от вершины к середине, где ее ширина составляет 0.55 ширины лба, и затем снова слегка расширена примерно до половины ширины лба и отделена от глаз умеренными понижениями, в начале вершинной половины довольно глубоко вдавлена, к эпистому едва скошена. Эпистом плоский, едва покатый кпереди, неотчетливо ограничен сзади. В основной четверти спинки едва заметна чуть выпуклая срединная линия. Лоб слабо вдавлен, ширина его в 1.75 раза больше продольного диаметра глаза. Глаза небольшие, круглые, умеренно выпуклые. Темя равномерно умеренно выпуклое. Виски примерно равны по длине глазам, слегка расходятся назад, с легкой перетяжкой в средней части. Поверхность головной капсулы и головотрубки матовая, в очень густых мелких точках. Усики недлинные и не очень тонкие. Рукоять вершиной довольно далеко заходит за глаза, слабо изогнута в средней части, от основания довольно толстая, очень слабо утолщена в вершинной четверти. Жгутик довольно короткий; длина 1-го членика чуть более чем вдвое больше ширины, длина 2-го и 3-го члеников составляет 0.7 длины 1-го, длина 4-го – 0.8 длины 3-го, 5–7-й почти равной длины, но 7-й значительно шире двух предыдущих, сильно расширен к вершине и не округлен по бокам. Булава веретеновидная, заметно слабее сужена к основанию, чем к вершине, едва более чем вдвое длиннее ширины, равна по длине 3 вершинным членикам жгутика вместе взятым.

Переднеспинка в 1.33 раза шире длины, довольно сильно равномерно округлена по бокам, наиболее широкая немного впереди середины, с отчетливой вершинной перетяжкой, в средней части оттянутой назад, и резкой основной перетяжкой у самого основания. Задние углы переднеспинки тупые, приострены и чуть оттянуты. Диск довольно сильно выпуклый в продольном и поперечном направлениях, наиболее выпуклый в средней части длины, едва блестящий, в густой довольно глубокой, некрупной и немного неравномерной пунктировке, в средней части диска с отдельными маленькими выпуклостями. Щиток маленький, треугольный, плоский, блестящий.

Надкрылья в 1.7 раза длиннее ширины, со скошенными и округленными, но отчетливыми плечевыми бугорками, в основании немного шире переднеспинки, умеренно и округло расширены к середине и затем сильнее сужены к узко совместно округленным вершинам, наиболее широкие немного проксимальнее середины. Диск от основания довольно сильно выпуклый, затем слабее в средней части длины и равномерно, умеренно круто округло скошен к вершине. В поперечном направлении надкрылья довольно сильно и почти равномерно выпуклые, лишь немного уплощены вдоль шва, который на вершинном скате не приподнят. Бороздки довольно широкие, из округлых небольших, но довольно глубоких точек, к вершинам становятся лишь немного у́же. Промежутки заметно выпуклые, примерно в 1.5–2 раза шире бороздок, слабо блестящие между чешуйками, с очень тонкой и редкой неотчетливой сетчатой микроскульптурой и редкими очень маленькими точками.

Ноги средней длины, довольно крепкие. Бедра широкие, мало различаются по ширине, все с острым зубцом, немного менее крупным и острым на передних бедрах. Голени длинные; передние очень слабо загнуты внутрь на вершине, внутренний край их слабо двувыемчатый, в вершинной трети с густыми короткими приподнятыми светлыми волосками. Средние и задние голени прямые, задние с очень редкими довольно длинными торчащими волосками на едва

Рис. 4. *Phyllobius makarovi* Korotyaev, sp. n., самец, голотип.

1 – общий вид; *2* – брюшко снизу; *3* – эдеагус сверху, снизу, сбоку и вершина эдеагуса сверху.

вдавленной задненижней поверхности. Мукро на всех голенях очень короткое. Лапки средних пропорций; в передних 1-й членик в 1.5 раза длиннее ширины, 2-й в 1.1 раза длиннее ширины, 3-й по длине составляет 0.7 его и почти в 1.6 раза шире; коготковый членик очень тонкий, слабо расширен к вершине, на 2/3 длины выдается за вершину 3-го членика. В задних лапках 1-й членик вдвое длиннее ширины, 3-й членик по длине составляет 0.75 2-го и в 1.6 раза шире его.

Нижняя сторона тела матовая, в очень густой тонкой, местами по бокам зернистой или поперечно-морщинистой пунктировке на фоне тонкой микроскульптуры. Средняя треть 1-го и 2-го вентритов с общим слабым вдавлением; шов между 1-м и 2-м вентритами на всем протяжении очень отчетливый, по краям довольно сильно загнут вперед (к основанию 1-го вентрита) и слабо углублен у края надкрылий. 1-й вентрит позади задних тазиков едва короче 2-го, который вдоль средней линии примерно равен по длине 2 следующим вместе взятым, в средней части плоский, к вершине довольно круто покатый; 3-й и 4-й вентриты в продольном направлении слабо (4-й сильнее) выпуклые. Анальный вентрит почти равномерно пунктирован, едва вдавлен в средней части лишь в вершинной трети (рис. 4, *2*). Эдеагус (рис. 4, *3*) почти равномерно умеренно изогнут, средней длины и довольно узкий, в 3.3 раза длиннее ширины в основании, от основания едва расширен к середине и затем слабо выемчатый по бокам. Вершинный выступ эдеагуса довольно узкий и короткий, равномерно сужен к вершине и умеренно отогнут дорсально. Мембранозные окошки занимают 0.65 ширины вершины и продолжены, равномерно сужаясь, на расстояние в половину ширины вершины эдеагуса. Вентральная сторона эдеагуса равномерно склеротизована и выпуклая в поперечном направлении, без килей по бокам. Склеротизованные боковые края дорсальной поверхности эдеагуса узкие, слабо расширяются к основанию лишь в основной трети.

Голова и переднеспинка черные, надкрылья темно-коричневые, почти черные. Основная (не утолщенная) часть рукояти усиков и жгутик (кроме затемненных вершин члеников) красновато-коричневые, булава темно-коричневая, обычно с коричневатым основанием. Бедра почти черные, с коричневыми вершинами; голени темно-красновато-коричневые, с черноватым наружным краем. Лапки красновато-коричневые, основания 1-го и 2-го члеников осветлены. Значительная часть чешуйчатого покрова утрачена, к тому же голотип не удалось дочиста отмыть обычными способами и точки на голове и переднеспинке забиты грязью, поэтому строение покрова и рисунок верха неясны. Верх негусто покрыт мелкими прилегающими ланцетовидными или притупленными на вершине сероватыми и более темными тускло-коричневатыми, слабо блестящими чешуйками, всюду разделенными хотя бы узкими промежутками, без следов торчащих чешуек или волосков. Бороздки с чешуйками по внутреннему краю, точки лишь с очень короткими прилегающими волосками. Бедра в редких прилегающих узких параллельносторонних волосковидных и почти волосковидных светлых чешуйках, с более густыми и широкими чешуйками по верхнему краю, без торчащих волосков. Голени в умеренно густых волосковидных и немного более широких прилегающих и слегка приподнятых чешуйках, с немного более широкими чешуйками лишь на внешнем крае. Лапки в умеренно густых и довольно длинных светлых прилегающих и более или менее сильно приподнятых волосках. Передние тазики и бока груди негусто покрыты примерно такими же чешуйками, как на надкрыльях; брюшко в негустых волосковидных полуприлегающих чешуйках, первые два вентрита еще с негустыми узколанцетными чешуйками.

Длина тела 5.15, ширина надкрылий – 2.1 мм.

Неясна видовая принадлежность 2 самцов из Дзун-Хемчикского р-на Тувы, собранных А. И. Черепановым 15.VII.1949 (рис. 5) и не включенных в типовую серию. Они отличаются менее крупными размерами (длина тела 4.35–4.65, ширина надкрылий 1.80–1.95 мм); более длинным 2-м члеником жгутика усиков, почти равным по длине 1-му; немного более выпуклыми плечевыми бугорками, более круто спадающим к основанию диском и более узкой вершиной надкрылий (рис. 5, *1*) с почти плоскими промежутками и менее глубокими и широкими бороздками, а также блестящим

Рис. 5. *Phyllobius* ? *makarovi* Korotyaev, sp. n., самец.

1 – общий вид; *2* – брюшко снизу; *3* – эдеагус сверху, снизу, сбоку и вершина эдеагуса сверху.

брюшком с менее густой пунктировкой и без белых узколанцетных чешуек (рис. 5, *2*). Мембранозные окошки на боках вершины эдеагуса (рис. 5, *3*) у этих самцов слабее сужены к основанию эдеагуса. Оба экземпляра повреждены, опушение на верхней стороне тела частично стерто, образовано негустыми маленькими ланцетовидными зеленоватыми и сероватыми, слабо блестящими прилегающими чешуйками, без торчащих волосков.

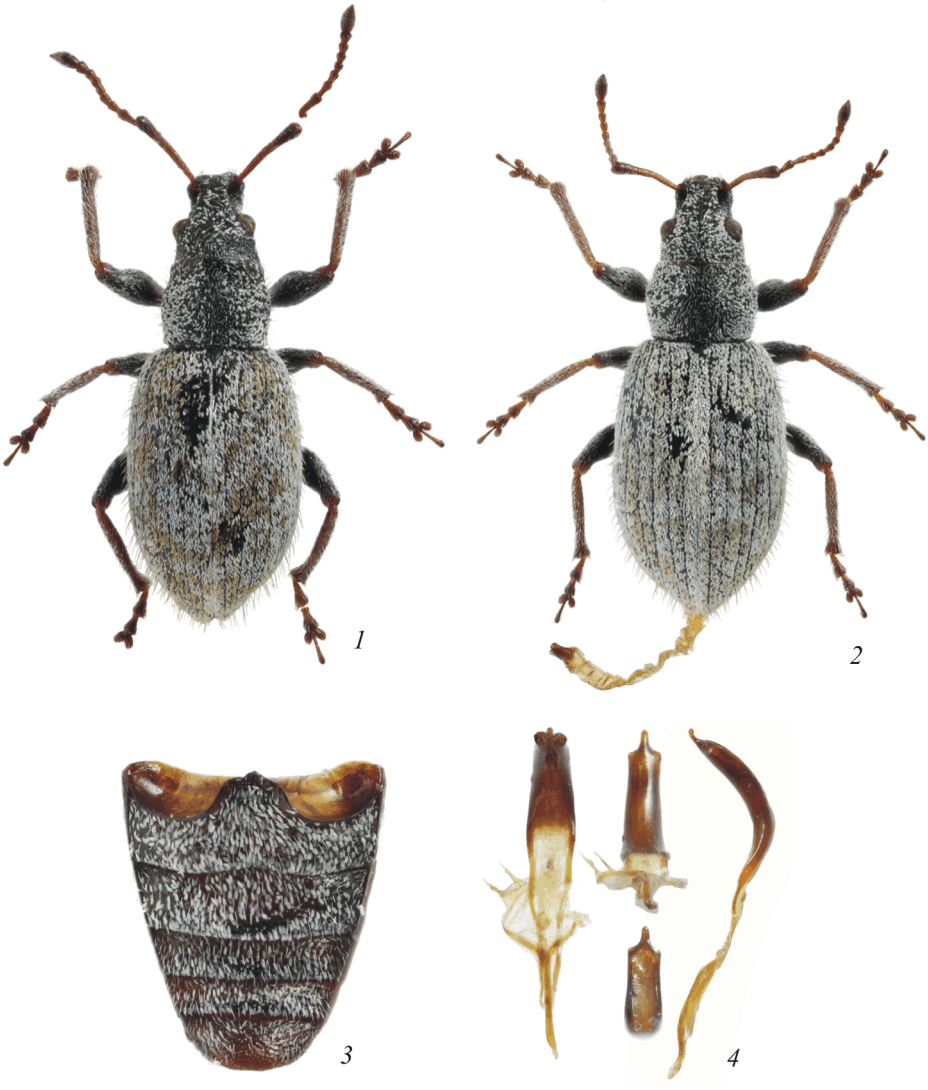

Рис. 6. *Phyllobius lukjanovitshi* Korotyaev et Egorov, самец (*1*, *3*, *4*) и самка (*2*).

1, *2* – общий вид; *3* – брюшко снизу; *4* – вершина эдеагуса сверху, эдеагус снизу, сверху и сбоку.

Сравнительные замечания. *Phyllobius makarovi* sp. n. образует еще одну группу в составе подрода *Angarophyllobius* и отличается от распространенного севернее Западного Саяна в Хакасии *Ph. lukjanovitshi* Kor. et Eg. (рис. 6) и от эндемичного для Тувы *Ph. tuvensis* Kor. et Eg. (рис. 7) более крупными размерами (у тех длина тела 4.0–4.7 мм), крупными зубцами на бедрах, более длинными усиками и лапками, грубой и неравномерной пунктировкой переднеспинки, глубокими и широкими бороздками и выпуклыми промежутками надкрылий с редким покровом из чешуек; от *Ph. lukjanovitshi* также отсутствием торчащих волосков на надкрыльях. От распро-

Рис. 7. *Phyllobius tuvensis* Korotyaev et Egorov, самец (*1*) и самка (*2*), общий вид.

страненного в Туве западнее в долине Енисея *Ph. logunovi* (см. рис. 2) новый вид помимо отсутствия торчащего опушения отличается более грубой скульптурой переднеспинки и надкрылий, менее густым покровом из чешуек, более коренастым сложением, слабее вдавленным у самца анальным вентритом, равномерно выпуклой вентральной поверхностью и угловатой вершиной эдеагуса.

Этимология. Вид назван именем замечательного энтомолога К. В. Макарова (Московский государственный педагогический университет), украсившего отличными фотографиями эту и многие другие статьи и книги о жуках.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко благодарны И. В. Грязину и Д. С. Моисеенко (Природный парк «Ергаки», Красноярский край) за помощь в проведении Б. А. Коротяевым исследований на территории кордона «Таловка» в сложных условиях летнего сезона 2021 г., К. В. Макарову за изготовление фотографий жуков для этой статьи, А. Б. Рывкину (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва) за передачу в коллекцию ЗИН его сборов по долгоносикам с территории Саяно-Шушенского заповедника, а также Б. М. Катаеву (ЗИН) и В. Ю. Савицкому (Зоологический музей

Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова) за множество полезных замечаний и советов при подготовке рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа Б. А. Коротяева выполнена на основе коллекции ЗИН в рамках государственной темы АААА-А19-119020690101-6 при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-00565 А). Работа В. И. Дорофеева выполнена в рамках реализации государственного задания согласно плану НИР Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (№ темы: АААА-А19-119031290052-1 – Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди Л. В., Коротяев Б. А. 1977. Описание *Phyllobius kaszabi* sp. n. (Coleoptera, Curculionidae) из Монголии. Насекомые Монголии. Вып. 5. Л.: Наука, с. 376–378.

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. 1984. Дополнения к фауне долгоносиков рода *Phyllobius* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) Монголии и СССР. Насекомые Монголии. Вып. 9. Л.: Наука, с. 356–365.

Коротяев Б. А. 1990. Материалы по фауне жуков надсемейства Curculionoidea (Coleoptera) Монголии и сопредельных стран. Насекомые Монголии. Вып. 11. Л.: Наука, с. 216–234.

Коротяев Б. А. 1995. Новые данные по систематике палеарктических долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae). Энтомологическое обозрение **73** (4) (за 1994): 870–890.

Коротяев Б. А., Егоров А. Б. 1977. Обзор долгоносиков рода *Phyllobius* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) фауны Восточной Сибири, Дальнего Востока СССР и Монголии и замечания о видах из других районов. Насекомые Монголии. Вып. 5. Л.: Наука, с. 379–449.

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

NEW AND LITTLE KNOWN SPECIES OF WEEVILS (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: ENTIMINAE) FROM SAYANO-SHUSHENSKII BIOSPHERE RESERVE (WEST SAYAN MOUNTAINS) AND TUVA

B. A. Korotyaev, E. A. Shikalova , V. I. Dorofeyev

Key words: *Otiorhynchus janovskii*, *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *shikalovae* Korotyaev, sp. n., *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *ryvkini* Korotyaev, sp. n., *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *makarovi* Korotyaev, sp. n., *Spiraea*, *Caragana altaica*, West Sayan, new species, host plants.

SUMMARY

Data on two little known weevil species from the Sayano-Shushenskii Biosphere Reserve (the West Sayan Mountains) are reported and three new species of the *Phyllobius* subgenus *Angarophyllobius* are described: *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *shikalovae* Korotyaev, **sp. n.** and *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *ryvkini* Korotyaev, **sp. n.** from the nature reserve, and *Phyllobius* (*Angarophyllobius*) *makarovi* Korotyaev, **sp. n.** from the adjacent territory of western Tuva.

УДК 595.768.24; 582.284.3

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА И АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК КОРОЕДОВ РОДА *SCOLYTUS* GEOFFROY, 1762 (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2021 г. А. В. Петров[1, 2*]

[1] Всероссийский центр карантина растений
Пограничная ул., 32, пос. Быково, Раменский городской округ, Московская обл., 140150 Россия
[2] Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия
*e-mail: hylesinus@list.ru

Поступила в редакцию 23.03.2021 г.
После доработки 30.10.2021 г.
Принята к публикации 30.10.2021 г.

Статья содержит определительную таблицу и аннотированный список видов рода *Scolytus* Geoffroy, 1762 фауны европейской части России.

Ключевые слова: заболонники, Scolytinae, *Scolytus*, систематика, жесткокрылые, европейская часть России.

DOI: 10.31857/S0367144521040146

В комплексе ксилофильных насекомых в лесных биогеоценозах короеды (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) часто выступают в роли доминирующей группы. Жуки этого подсемейства в отечественной и зарубежной литературе упоминаются как вредители лесного хозяйства. Нападение агрессивных видов короедов на внешне здоровые деревья и распространение короедами патогенных микроорганизмов – возбудителей трансмиссивных болезней деревьев определяют особое внимание энтомологов к этой группе жесткокрылых.

Триба Scolytini Latreille, 1804 на территории Российской Федерации представлена одним родом *Scolytus* Geoffroy, 1762. Виды этого рода характеризуются следующими признаками: 1) наружный край голеней гладкий, у передних голеней на вершине с крупным заостренным бугорком; 2) основание надкрылий не приподнято и не зазубрено, с глубоким вдавлением в области щитка; 3) боковой край надкрылий прямой, вершина надкрылий с коротким пологим скатом; 4) у большинства видов брюшко в профиль скошено от 1-го вентрита к 5-му под углом около 45°; 5) 8-й абдоминальный тергит в основании с глубокой выемкой; 6) задняя пластина провентрикулюса с глубокой выемкой, достигающей границы с передней пластиной (Petrov et al., 2019).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При подготовке статьи использован материал, собранный автором в Приволжском, Северо-Западном, Центральном , Южном и Северо-Кавказском федеральных округах в период с 1978 по 2020 г. В последнее десятилетие особое внимание уделялось изучению фауны, популяционной динамики и роли заболонников в распространении патогенных микроорганизмов в лесостепной зоне на примере Теллермановского опытного лесничества (Штапова, Петров, 2018; Petrov et al., 2019) и лесов Южного Дагестана. При составлении определительной таблицы использованы ранее опубликованные определители Scolytinae, включающие виды фауны европейской России (Спесивцев, 1913, 1931; Старк, 1952, 1955; Криволуцкая, 1965; Michalski, 1973; Petrov et al., 2019), и коллекции Зоологического института РАН (С.-Петербург, Россия; ЗИН), Зоологического музея Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (Москва, Россия; ЗММУ), Музея естественной истории в Лондоне (Natural History Museum, London, United Kingdom) и Естественноисторического музея в Вене (Naturhistorisches Museum Wien, Vienna, Austria). Характеристики распространения и трофической специализации видов рода *Scolytus* основаны на сведениях в работах по фауне и систематике Scolytinae европейской части России: в Северо-Западном (Мандельштам, Поповичев, 2000; Мандельштам, Селиховкин, 2003, 2020; Voolma et al., 2004; Мандельштам, 2008, 2014; Мандельштам, Хайретдинов, 2017; Володина и др., 2020), Приволжском (Захаров, Левкович, 1951; Животный мир Кировской области, 1974; Козьминых и др., 2011; Егоров, Мандельштам, 2015; Мандельштам, Егоров, 2018), Центральном (Кривошеина, 1992; Петров, Никитский, 2001, 2009; Власов, Мандельштам, 2005; Володченко, 2011; Перов, Алексеев, 2018; Штапова, Петров, 2018), Южном (Мандельштам и др., 2005; Nikulina et al., 2015) и Северо-Кавказском (Петров, 2005) федеральных округах. Использованы также данные о кормовых растениях заболонников в публикациях отечественных и зарубежных авторов, дополненные нашими исследованиями (Schedl, 1948; Старк, 1952; Wood, Bright, 1992; Pfeffer, 1995; Knížek, 2011; Amini et al., 2020; Cognato et al., 2021).

Номенклатура растений, заселяемых заболонниками, принята по С. К. Черепанову (1995). Кормовые растения указаны также для регионов за пределами европейской части России.

В тексте используются сокращенные названия субъектов, расположенных на территории европейской части Российской Федерации: **Северо-Западный федеральный округ** (Архангельская – Арх., Вологодская – Влг., Калининградская – Клг., Ленинградская – Лен., Мурманская – Мрм., Новгородская – Нвг., Псковская – Пск. области, Республика Карелия – РКар., Республика Коми – РКом., Ненецкий автономный округ – НенАО.), **Приволжский федеральный округ** (Кировская – Кир., Нижегородская – Нгр., Оренбургская – Орб., Пензенская – Пнз., Самарская – Смр., Саратовская – Срт., Ульяновская – Ул. области, Республика Башкортостан – РБаш., Республика Марий Эл – РМЭ., Республика Мордовия – РМрд., Республика Татарстан – РТат., Республика Удмуртия – УдмР., Республика Чувашия – РЧув., Пермский край – ПрмКр.), **Центральный федеральный округ** (Белгородская – Бел., Брянская – Бр., Владимирская – Вл., Воронежская – Вр., Ивановская – Ив., Калужская – Кл., Костромская – Кс., Курская – Кр., Липецкая – Лп., Московская – Мск., Орловская – Орл., Рязанская – Рз., Смоленская – Смл., Тамбовская – Тмб., Тверская – Твр., Тульская – Тул., Ярославская – Яр. области), **Южный федеральный округ** (Астраханская – Аст., Волгоградская – Волг., Ростовская – Рст. области, Краснодарский край – КрасКр., Республика Адыгея – РАдг., Республика Калмыкия – РКлм., Республика Крым – РКрм.), **Северо-Кавказский федеральный округ** (Ставропольский край – СтавКр., Республика Дагестан – РДаг., Республика Ингушетия – РИнг., Кабардино-Балкарская Республика – КбБлР., Карачаево-Черкесская Республика – КрЧрР., Республика Северная Осетия – Алания – РСОс., Чеченская Республика – ЧечР.)

Фотографии жуков выполнены автором камерой Canon 50D с объективом MP-e65. Цифровая обработка фотографий проведена с использованием программы CombineZP.

1. Брюшко с одним или несколькими бугорками на вентритах 2–4 либо швы между вентритами 3 и 4 утолщены и приподняты (рис. 1, *1–9*; 2, *1*, *3*) ..... 2.

– Вентриты брюшка без бугорков и зубчиков, швы между вентритами 3 и 4 не утолщены (рис. 3, *10–12*; 4, *5*, *17*) ..... 21.

2. Центральная область вентрита 2 с хорошо выраженным одиночным центральным бугорком или зубчиком (рис. 1, *6*, *8*, *9*) ..... 3.

– Центральная область вентрита 2 без бугорков или зубчиков (рис. 3, *1*, *3*, *4*) ..... 10.

3. Центральный зубцевидный бугорок расположен в основании вентрита 2; вершина бугорка направлена под углом 70–85° к поверхности вентрита 2 (рис. 1, *1–9*, *11*, *12*) ..... 4.

– Срединный зубчик на вентрите 2 смещен к центру или к заднему краю вентрита; профиль вентрита 2 не вертикальный, образует с вентритом 1 плавную дугу (рис. 1, *14–16*) ..... 9.

4. Зубцевидный бугорок в основании вентрита 2 расположен горизонтально, его вершина находится на одном уровне с основанием или едва выше его; точки в рядах на диске надкрылий крупнее точек на промежутках (рис. 1, *3*, *4*, *5*, *7*; 2, *2*, *4*, *6*, *8*) ..... 5.

– Бугорок на вентрите 2 отклонен вниз, его вершина расположена ниже основания; точки в рядах на диске надкрылий и на промежутках примерно одного размера (рис. 1, *12*; 2, *10*, *12*) ..... 8.

5. Боковые края вентритов 3 и 4 без заостренных зубчиков; надкрылья короткие, в 1.1–1.2 раза длиннее переднеспинки (рис. 1, *1–3*; 2, *1*, *2*), на диске надкрылий точек в рядах на и промежутках одного размера; у самца лоб плоский, с густыми длинными торчащими волосками; основание вентрита 2 с длинным центральным зубцевидным бугорком, слегка загнутым на вершине, который обычно длиннее вентрита 1; задний край вентрита 4 в центре с маленьким бугорком (рис. 1, *1*, *3*, *9*; 2, *1*, *2*); у самки лоб выпуклый, с многочисленными короткими прилегающими волосками; вентрит 4 без бугорка (рис. 1, *2*); 1.6–3.2 мм .... **S. ensifer.**

– Боковые края вентритов 3 и 4 с небольшими острыми зубчиками; надкрылья в 1.30–1.35 раза длиннее переднеспинки (рис. 1, *4*, *5*, *7*), точки в рядах на диске надкрылий крупнее чем на промежутках; центральный бугорок не длиннее вентрита 1 (рис. 1, *4–8*; 2, *4*, *6*, *8*) ..... 6.

6. Вершина надкрылий с многочисленными длинными щетинками; брюшко с длинными щетинковидными волосками (рис. 1, *4*; 2, *5*, *6*; 5, *4*); лоб у самца с короткими редкими белыми волосками (рис. 5, *2*), у самки покрыт длинными тонкими светлыми волосками; 2.20–3.45 мм ..... **S. orientalis.**

– Вершина надкрылий и брюшко с редкими короткими волосками (рис. 1, *4*; 5, *3*); лоб у самца по бокам с густыми и длинными (рис. 5, *1*), у самки – с редкими и короткими волосками ..... 7.

7. Основание вентрита 2 с широким горизонтально направленным бугорком с плоской вентральной поверхностью (рис. 1, *5*, *6*; 2, 4); у самца задний край вентрита 3 в центре с бугорком, шов между вентритами 4 и 5 приподнят и в центральной части утолщен, (рис. 1, *5*); лоб у самца по бокам с густыми длинными волосками (рис. 2, *3*); у самки центральные участки вентритов 3 и 4 без бугорков и утолщений; лоб выпуклый, с короткими редкими волосками; 2.5–3.8 мм .... **S. ecksteini.**

– Центральный бугорок на переднем крае вентрита 2 с узкими основанием и серединой, иногда слегка расширен на вершине, чаще цилиндрической формы (рис. 1, *8*); у самца задний край вентрита 3 редко с тупым срединным зубчиком; задний край вентритов 3 и 4 в средней части не приподнят килевидно, у самца слабо утолщен (иногда утолщенные участки могут нести крошечные бугорки); у самца лоб плоский, по бокам в густых длинных желтых волосках (рис. 5, *1*); у самки лоб выпуклый, с разреженными короткими волосками, вентриты 3 и 4 всегда без бугорков; 2.0–4.1 мм ..... **S. multistriatus.**

8. Брюшко покрыто короткими прилегающими волосками, за исключением одиночных длинных щетинок на заднем крае вентрита 1; центральные участки вентритов 2–5 с очень мелкими, едва заметными прилегающими волосками; боковые участки заднего края вентритов 2–4 зубцевидно приподняты; лоб у самца плоский, слабо продольно морщинистый, с отчетливо обособленными точками (рис. 1, *10*), боковые участки лба с длинными изогнутыми к центру волосками, центральная часть с менее длинными волосками; лоб у самки выпуклый, с редкими короткими волосками; жуки крупнее, 3.6–4.2 мм ..... **S. schevyrewi.**

– Всё брюшко покрыто длинными торчащими волосками, образующими поперечные ряды на вентритах 2–4 (рис. 1, *11*, *12*); боковые участки заднего края вентритов 2–4 приподняты, но без зубчиков; лоб у самца и самки равномерно покрыт торчащими светлыми волосками, у самца почти плоский, у самки – выпуклый; жуки мельче, 1.8–3.4 мм ..... **S. kirschii.**

9. Вентрит 2 с маленьким заостренным бугорком, окруженным обособленными торчащими волосками, вершины которых достигают вершины бугорка (рис. 1, *13–15*); щиток без волосков; на диске надкрылий точки в рядах заметно крупнее точек на промежутках; лоб у самца и самки равномерно покрыт торчащими тонкими светлыми волосками, у самца слабо выпуклый, почти плоский, у самки – выпуклый; у самца вентрит 5 с центральным поперечным вдавлением и валикообразно приподнятыми боковыми участками, несущими на вершине пучок коротких торчащих волосков (рис. 1, *14*); у самки вентрит 5 без центрального вдавления и приподнятых боковых участков (рис. 1, *15*); жуки мелкие, 1.7–2.5 мм ..... **S. zaitzevi.**

– Вентрит 2 посередине заднего края с коротким острым зубчиком, без прилегающих к нему длинных щетинок (рис. 1, *16*); щиток плотно покрыт светлыми волосками; на диске надкрылий точки в рядах такого же размера как на промежутках; у самца вентрит 5 без центрального вдавления, его боковые участки не приподняты (рис. 1, *16*); брюшко покрыто короткими прилегающими волосками; у самца лоб плоский, покрыт длинными торчащими щетинками, у самки слабо выпуклый, в менее густых волосках; жуки крупнее, 2.0–5.2 мм .... **S. jaroschewskii.**

10. Вентрит 3 или 4 с обособленным бугорком (иногда маленьким, с заостренной вершиной), расположенными ближе к заднему краю вентрита и касающимися швов между вентритами 3 и 4; жуки крупнее, 3.0–6.6 мм (рис. 3, *1*, *2*; 5, *7*, *8*; 6, *1–4*) ..... 11.

– Вентриты 3–5 без обособленного центрального бугорка, но швы между вентритами 3–5 приподняты и утолщены, иногда с бугорками, по одному на шве; жуки мельче, 1.5–4.5 мм (рис. 3, *3*, *4*) ..... 19.

11. Вентрит 3 с выраженным центральным бугорком, часто утолщенным на вершине; задний край вентрита 4 в центральной части утолщен, без бугорка (рис. 2, *14*; 3, *1*, *2*); лоб в передней части плоский, от центра до темени слегка вдавленный, в густых длинных торчащих желтых волосках (рис. 2, *14*, *15*); 4.0–6.6 мм .... **S. ratzeburgii** (самец).

– Вентриты 3 и 4 с бугорком (иногда мелким и заостренным) в центре заднего края (рис. 5, *7*, *8*; 6, *1–4*) ..... 12.

12. Лоб зернистый (рис. 5, *12*) ..... 13.

– Лоб продольно морщинистый (рис. 5, *5*, *6*, *9*) ..... 16.

13. Вершинный край брюшка со щеточкой из щетинок на вентрите 5 и тергите 8, боковые щетинки щеточки длиннее центральных; центральная область вентрита 5 с округлым вдавлением (рис. 6, *3*, *4*); самцы ..... 14.

– Вершинный край брюшка без выступающей щеточки из торчащих щетинок; центральная область вентрита 5 с глубоким Т-образным поперечным вдавлением и со слабо валиковидно приподнятыми боковыми участками (рис. 5, *7*); самки ..... 15.

14. Щеточка на вершинном крае брюшка сплошная, без разрывов; боковые щетинки на вентрите 5 в 1.5 раза длиннее центральных щетинок на тергите 8; бугорки на заднем крае вентритов 3 и 4 хорошо выражены (рис. 6, *3*, *7*); лоб равномерно густо покрыт короткими торчащими волосками (рис. 5, *12*); 3.0–6.0 мм .... **S. scolytus.**

– Щеточка на вершинном крае брюшка с хорошо заметными промежутками между боковыми, промежуточными и центральными пучками (рис. 6, *4*, *8*); щетинки в боковых пучках на вентрите 5 самые длинные; бугорки на заднем крае вентритов 3 и 4 очень маленькие, с заостренными вершинами; лоб густо покрыт короткими торчащими волосками, за исключением голой срединной линии в задней половине (рис. 5, *11*); 3.5–6.5 мм ..... **S. sulcifrons.**

15. Лоб с плотной щеточкой коротких торчащих волосков, без голой срединной линии; 3.3–6.1 мм ..... **S. scolytus.**

– Поверхность лба плотно покрыта короткими торчащими волосками, за исключением голой срединной линии в задней половине (рис. 5, *10*); 3.5–6.5 мм .... **S. sulcifrons.**

16. Вершинный край брюшка со сплошной щеточкой из щетинок на вентрите 5 и тергите 8, центральная область вентрита 5 с округлым вдавлением (рис. 5, *8*; 6, *1*, *2*) ..... 17.

– Вершинный край брюшка без щеточки; центральная область вентрита 5 с глубоким Т-образным вдавлением и слабо приподнятыми утолщенными боковыми участками (рис. 5, *7*) ..... 18.

17. Лоб со щеточкой из длинных желтых щетинок, загибающихся к его центру (рис. 5, *5*); щетинки на боковых участках щеточки на вершине брюшка заметно длиннее, чем в центре щеточки (рис. 5, *8*; 6, *2*, *6*); 3.0–6.0 мм .... **S. eichhoffi** (самец).

– Лоб с короткими торчащими светлыми волосками (рис. 5, *9*); щетинки на боковых участках щеточки на вершине брюшка незначительно длиннее, чем в центре щеточки (рис. 6, *1*, *5*); 3.4–5.4 мм ..... **S. triarmatus** (самец).

18. Лоб плоский, покрыт густыми щетинками средней длины (рис. 5, *6*); задние края вентритов 3 и 4 с крупными, четко выраженными центральными бугорками; 3.0–6.0 мм ..... **S. eichhoffi** (самка).

– Лоб выпуклый, с короткими, очень редкими желтовато-коричневыми волосками; срединная линия от центра лба до темени почти лишена волосков; задние края вентритов 3 и 4 с мелкими заостренными бугорками; 3.0–6.0 мм .... **S. triarmatus** (самка).

19. Надкрылья короткие, в 1.1–1.2 раза длиннее переднеспинки (рис. 2, *15*, *16*); задний край вентритов 3 и 4 килевидно приподнят, вентрит 3 с очень маленьким центральным бугорком, шов между вентритами 4 и 5 с плоским бугорком, занимающим около 1/3 его длины (рис. 3, *3*, *5*); переднеспинка и надкрылья со слабым блеском; жуки мелкие, 1.5–2.8 мм ..... **S. pygmaeus** (самец).

– Надкрылья длиннее, в 1.3–1.4 раза длиннее переднеспинки; длина тела в 2.5–2.6 раза больше ширины; жуки крупнее, 3.0–4.6 мм ..... 20.

20. Боковые участки лба от эпистома до темени покрыты торчащими щетинками (рис. 3, *7*); задний край вентрита 4 килевидно приподнят, в центре с трапециевидным бугорком, занимающим около 1/5 длины шва (рис. 3, *4*); переднеспинка и надкрылья блестящие; 3.2–4.5 мм ..... **S. laevis** (самец).

– Боковые участки лба покрыты торчащими щетинками от эпистома до нижней границы глаз (рис. 3, *8*); задний край вентрита 4 утолщен и приподнят, в центре с мелким бугорком; 3.0–4.6 мм ..... **S. mali** (самец).

21. Лоб выпуклый, с маленькими бугорками; у самца вентрит 5 со слабым срединным вдавлением, его боковые края слегка приподняты и покрыты многочисленными щетинками, выступающими за вершинный край надкрылий; у самки вентриты 2–4 покрыты светлыми редкими волосками, вентрит 5 с многочисленными короткими светлыми волосками; 2.6–4.0 мм ..... **S. morawitzi.**

– Лоб с продольными морщинками ..... 22.

22. Надкрылья с прямыми, отчетливыми точечными рядами, точки в них значительно крупнее точек на промежутках ..... 23.

– Точки в рядах и на промежутках надкрылий почти одинаковые по размеру и форме, часто в рядах и на промежутках спутанные и ряды неотчетливые ..... 26.

23. Задняя часть лба и темя с заметным продольным или поперечным вдавлением; жуки крупнее, длина тела более 3.0 мм ..... 24.

– Задняя часть выпуклого лба и темя без вдавления, вентрит 5 с широким поперечным вдавлением, занимающим больше половины его поверхности; 1.5–2.8 мм ..... **S. pygmaeus** (самка).

24. Лоб с хорошо выраженным срединным килем от эпистома до задней границы, покрыт узкими продольными морщинками и редкими бугорками; надкрылья с точечными рядами и широкими промежутками; задний край вентритов не приподнят, поверхность вентрита 5 плоская, равномерно пунктирована; 4.0–6.8 мм ..... **S. ratzeburgii** (самка).

– Лоб без киля ..... 25.

25. Лоб с очень тонкими редкими волосками на боковых участках до нижнего уровня глаз; темя с длинной, глубокой и узкой срединной бороздой (рис. 3, *6*); 3.2–4.5 мм ..... **S. laevis** (самка).

– Короткие светлые волоски заметны только на боковых участках эпистома, темя с короткой, едва заметной срединной бороздой (рис. 3, *9*); 3.0–4.6 мм .... **S. mali** (самка).

26. Лоб плоский; боковые участки эпистома над мандибулами с парой торчащих вперед пучков удлиненных щетинок (рис. 4, *14*) ..... 27.

– Лоб выпуклый, над челюстями без обособленных пучков из удлиненных сомкнутых щетинок ..... 28.

27. Эпистом на боковых участках над мандибулами с парой торчащих вперед пучков плотно сомкнутых желтых или желто-коричневых удлиненных щетинок (рис. 4, *14*), боковые участки лба покрыты короткими тонкими желтыми щетинками; 2.4–4.3 мм ..... **S. intricatus** (самец).

– Эпистом на боковых участках над мандибулами с парой нежных, изогнутых на вершине кисточек из одиночных длинных щетинок (рис. 4, *15*); боковые участки лба покрыты торчащими щетинками средней длины; 2.0–4.2 мм .... **S. carpini** (самец).

28. 2–5-й вентриты вогнутые (вид сбоку), вентрит 2 соединяется с вентритом 1 под углом 60–70° (рис. 4, *5*) ..... 29.

– 1–5-й вентриты совместно выпуклые (вид сбоку); шов между вентритами 1 и 2 не утолщен (рис. 3, *11*; 4, *17*) ..... 31.

29. Шов между вентритами 1 и 2 утолщен; вершинный край надкрылий часто зазубрен; брюшко покрыто многочисленными длинными коричневыми щетинками; лоб у самца плоский, по бокам с густыми торчащими длинными щетинками (рис. 4, *4*); у самки выпуклый, целиком покрыт короткими торчащими коричневыми щетинками; 3.2–4.8 mm ..... **S. koenigi.**

– Шов между вентритами 1 и 2 не утолщен ..... 30.

30. Надкрылья слабо блестящие, без выраженных косых морщинок на промежутках между рядами; вершинный край надкрылий без зубчиков; вентриты слабо блестящие, в редких коротких щетинках; 2.0–4.7 мм ..... **S. carpini** (самка).

– Надкрылья матовые, с косыми морщинками на 1-м и 2-м промежутках; вершинный край надкрылий часто зазубрен; вентриты матовые, покрыты многочисленными короткими желтыми щетинками; 2.4–4.3 мм ..... **S. intricatus** (самка).

31. Шов между вентритами 1 и 2 четко плохо заметен (рис. 3, *10*, *11*); лоб без срединного киля (рис. 7, *3*, *4*); пунктировка на переднеспинке глубокая, точки овальные, на переднебоковых участках часто сливаются друг с другом, промежутки между точками с продольными морщинками; лоб у самца с короткими прямостоячими волосковидными щетинками (рис. 7, *3*), у самок с разреженными короткими светлыми щетинками (рис. 7, *4*); 1.4–3.3 мм ..... **S. rugulosus.**

– Шов между вентритами 1 и 2 хорошо заметен (рис. 3, *12*); лоб у самки со срединным килем от эпистома до темени, с короткими редкими волосками (рис. 7, *2*); у самца с длинными щетинками, вершины которых загибаются к центру лба (рис. 7, *1*); 2.0–3.5 мм ..... **S. amygdali.**

СПИСОК ВИДОВ РОДА SCOLYTUS ФАУНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

1. **Scolytus amygdali** Guérin-Méneville, 1847 (рис. 3, *12*; 6, *9*, *10*).

Распространение. Южный федеральный округ: РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: РДаг.

Кормовые растения. Древесные виды сем. Rosaceae, обычно развивается и встречается на *Amygdalus communis* L., *Prunus armeniaca* L., *Persica vulgaris* Miller, редко на *Amelanchier* sp. и *Mespilus* sp. (Rosaceae).

2. **Scolytus carpini** (Ratzeburg, 1837) (рис. 4, *15*).

Распространение. Северо-Западный федеральный округ: Клг.; Центральный федеральный округ; Южный федеральный округ: КрасКр., Рст., РАдг., РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., КрЧрР., РДаг., РСОс., ЧечР.

Кормовые растения. *Carpinus betulus* L., *C. orientalis* Mill., *Corylus avellana* (L.) H. Karsten (Betulaceae), *Fagus* sp., *Quercus* sp. (Fagaceae).

3. **Scolytus ecksteini** Butovitsch, 1929 (рис. 1, *5*, *6*; 2, *3*, *4*).

Распространение. Северо-Кавказский федеральный округ: РДаг.

Кормовые растения. *Ulmus minor* Mill. (Ulmaceae).

4. **Scolytus eichhoffi** Reitter, 1895 (рис. 4, *1*, *2*; 5, *5–8*; 6, *2*, *6*).

Распространение. Северо-Кавказский федеральный округ: РДаг.

Кормовые растения. *Ulmus minor*, *Zelkova carpinifolia* (Pall.) K. Koch (Ulmaceae).

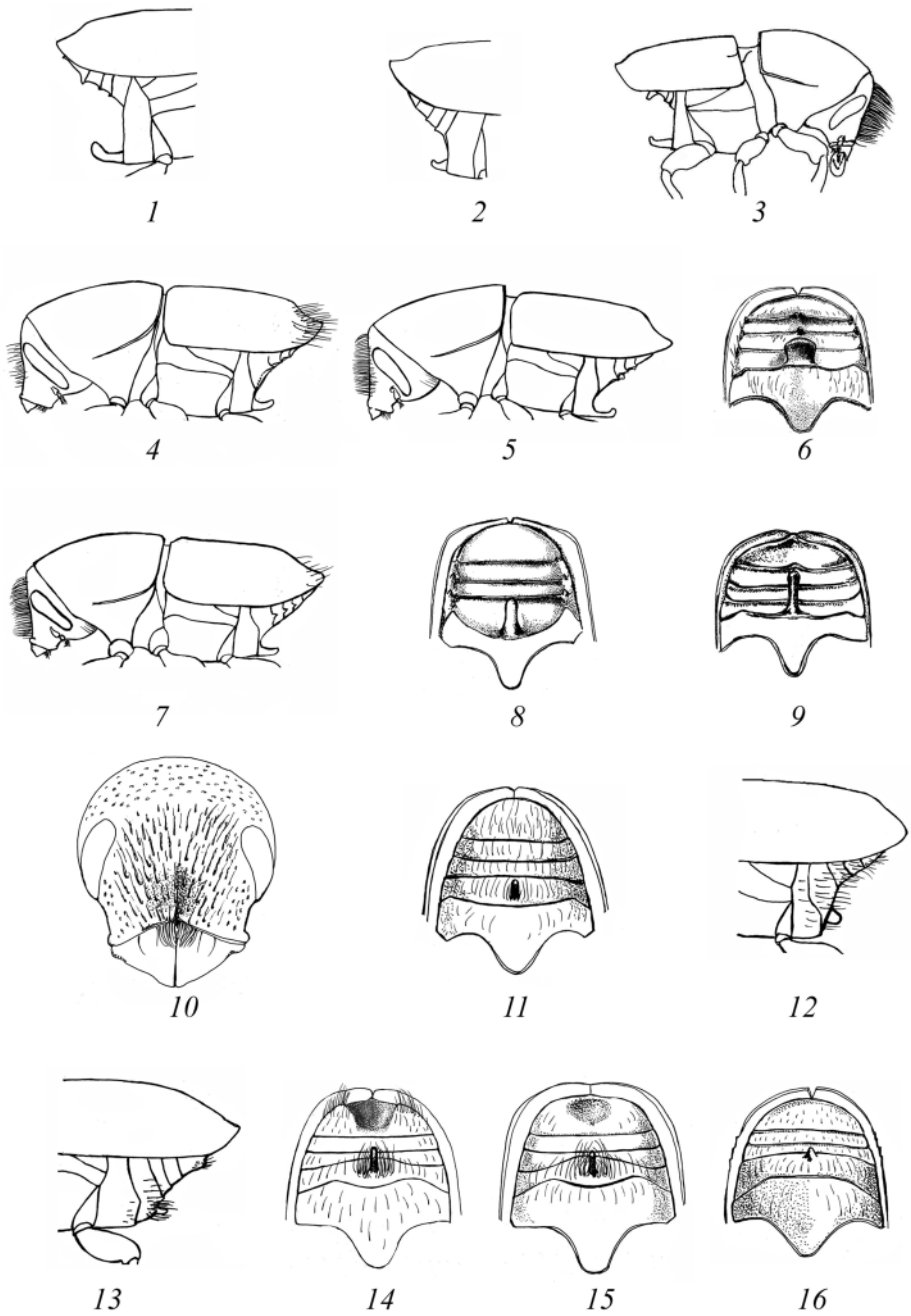

Рис. 1. *Scolytus* spp.

1–3 – S. ensifer Eichhoff (*1* – самец, зубец на вентрите 2; *2* – самка, зубец на вентрите 2; *3* – самец, вид сбоку); *4 – S. orientalis* Eggers, самец, вид сбоку; *5*, *6 – S. ecksteini* Butovitsch, самец (5 – вид сбоку, *6* – вентриты); *7*, *8 – S. multistriatus* Marsham, самец (*7* – вид сбоку, *8* – вентриты); *9 – S. ensifer*, самец, вентриты; *10 – S. schevyrewi* Semenov, самец, голова; *11*, *12 – S. kirschii kirschii* Skalitzky, самец (*11* – вентриты, *12* – зубец на вентрите 2); *13–15 – S. zaitzevi* Butovitsch (*13* – самец, зубец на вентрите 2; *14* – самец, вентриты; *15* – самка, вентриты); *16 – S. jaroschewskii* Schevyrew, самец, вентриты.

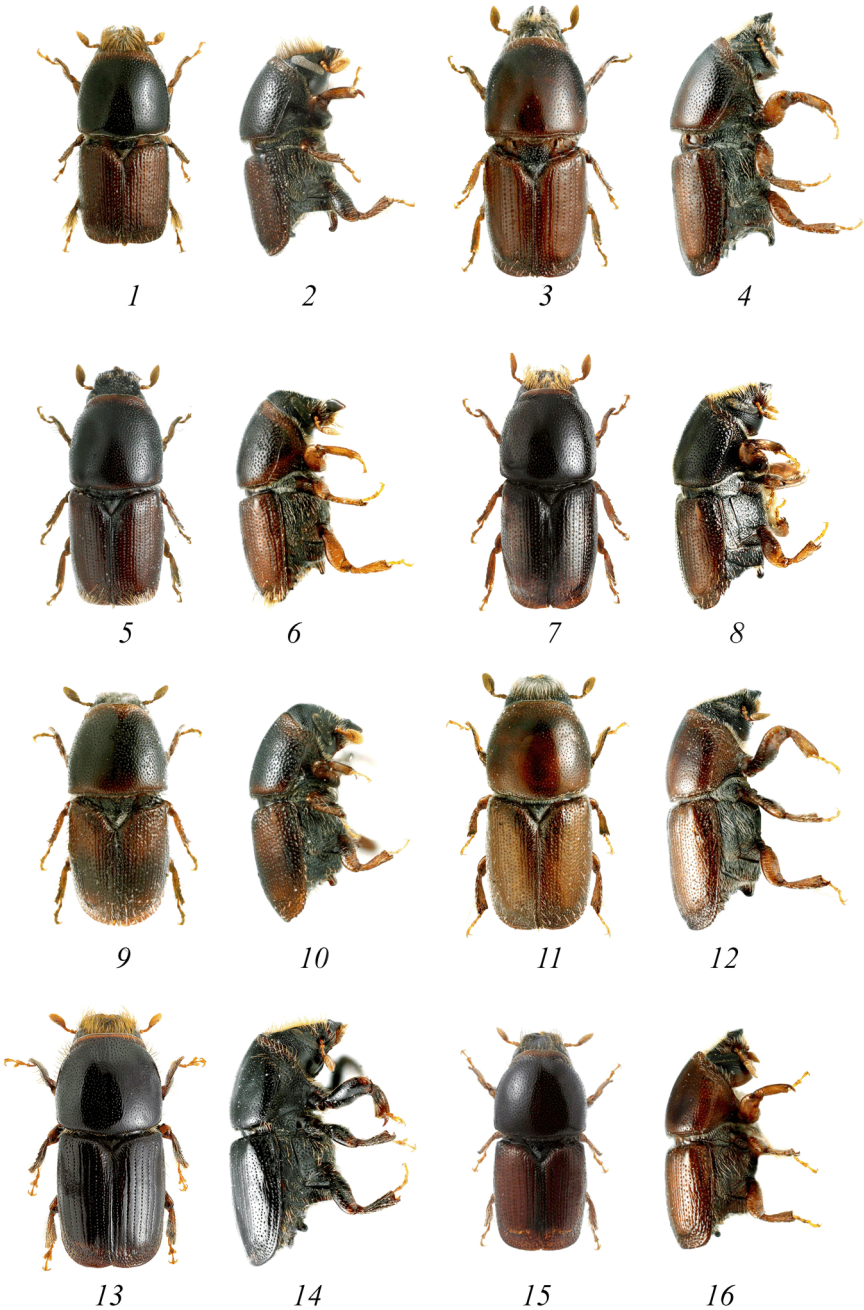

Рис. 2. *Scolytus* spp.

1, *2* – *S. ensifer* Eichhoff, самец (*1* – вид сверху, *2* – вид сбоку); *3*, *4* – *S. ecksteini* Butovitsch, самец (*3* – вид сверху, *4* – вид сбоку); *5*, *6* – *S. orientalis* Eggers, самец (*5* – вид сверху, *6* – вид сбоку); *7*, *8* – *S. multistriatus* Marsham, самец (*7* – вид сверху, *8* – вид сбоку); *9*, *10* – *S. kirschii kirschii* Skalitzky (*9* – самец, вид сверху; *10* – самка, вид сбоку); *11*, *12* – *S. schevyrewi* Semenov, самец (*11* – вид сверху, *12* – вид сбоку); *13*, *14* – *S. ratzeburgii* Janson, самец (*14* – вид сверху, *15* – вид сбоку); *15*, *16* – *S. pygmaeus* (Fabricius), самец (*15* – вид сверху, *16* – вид сбоку).

5. **Scolytus ensifer** Eichhoff, 1881 (рис. 1, *1–3*, *9*; 2, *1*, *2*).

Распространение. Приволжский федеральный округ: Срт.; Центральный федеральный округ: Бел., Вр., Кр., Лп.; Южный федеральный округ: Аст., Волг., Рст., РКлм., РКрм.

Кормовые растения. *Ulmus glabra* Hudson, *U. laevis* Pall., *U. minor*, *U. pumila* L., *U. scabra* Mill., *Zelkova carpinifolia* (Ulmaceae), редко на *Prunus* sp. (Rosaceae).

6. **Scolytus intricatus** (Ratzeburg, 1837) (рис. 4, *14*, *15*).

Распространение. Северо-Западный федеральный округ: Клг., Лен., Мрм., Нвг., Пск.; Приволжский федеральный округ: Кир., Нгр., Орб., Пнз., Смр., Срт., Ул., РБаш., РМрд, РТат.; Центральный федеральный округ: Бел., Бр., Вл., Вр., Кл., Кр., Кс., Лп., Мск., Орл., Рз., Смл., Твр., Тмб., Тул., Яр.; Южный федеральный округ: Аст., Волг., Рст., КрасКр., РАдг., РКлм., РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., РДаг., КрЧрР., КбБлР., РСОс., РИнг., ЧечР.

Кормовые растения. *Quercus robur* L., *Q. pubescens*, *Quercus* sp., реже на *Castanea sativa* Mill., *Fagus* spp. (Fagaceae), *Carpinus* sp., *Ostrya carpinifolia* Scop. (Betulaceae).

7. **Scolytus jaroschewskii** Schevyrew, 1893 (рис. 1, *16*; 4, *8*, *9*).

Распространение. Южный федеральный округ: Рст., РКрм; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., РДаг.

Кормовые растения. *Elaeagnus angustifolia* L., *E. oxycarpa* Schlechtendal (Elaeagnaceae), *Ulmus laevis*, *U. minor*.

8. **Scolytus kirschii kirschii** Skalitzky, 1876 (рис. 1, *11*, *12*; 2, *9*, *10*).

Распространение. Приволжский федеральный округ: Смр., Срт., Ул., РМрд., РТат.; Центральный федеральный округ: Бел., Вр., Кр., Лп., Орл.; Южный федеральный округ: Аст., Волг., Рст., КрасКр., РАдг., РКлм., РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., КбБлРб., КрЧрР., РДаг., РИнг., РСОс., ЧечР.

Кормовые растения. *Ulmus glabra*, *U. minor*, *U. laevis*, редко на *Fraxinus* sp. (Oleaceae) и *Populus* sp. (Salicaceae).

9. **Scolytus koenigi** Schevyrew, 1890 (рис. 4, *4*, *5*).

Распространение. Приволжский федеральный округ: Срт., Ул.; Центральный федеральный округ: Бел., Вр., Лп.; Южный федеральный округ: Рст., КрасКр., РАдг., РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., РДаг., РИнг., ЧечР.

Кормовые растения. *Acer campestre* L., *A. hyrcanum* Fisch. et C. A. Mey., *A. platanoides* L., *Acer* spp. (Aceraceae). Известны единичные случаи заселения *Fraxinus excelsior* L. (Oleaceae) (Петров, Колганихина, 2020).

10. **Scolytus laevis** Chapuis, 1869 (рис. 3, *4*, *6*, *7*; 4, *10*, *11*).

Распространение. Северо-Западный федеральный округ: Клг., Лен.; Приволжский федеральный округ: Смр., Срт., Ул., РТат.; Центральный федеральный округ: Бел., Бр., Вл., Вр., Кл., Кр., Лп., Мск., Орл., Рз., Смл., Тмб., Тул., Яр.; Южный федеральный округ: Аст., Волг., Рст., КрасКр., РАдг., РКлм., РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., КбБлР., КрЧрР., РДаг., РИнг., РСОс., ЧечР.

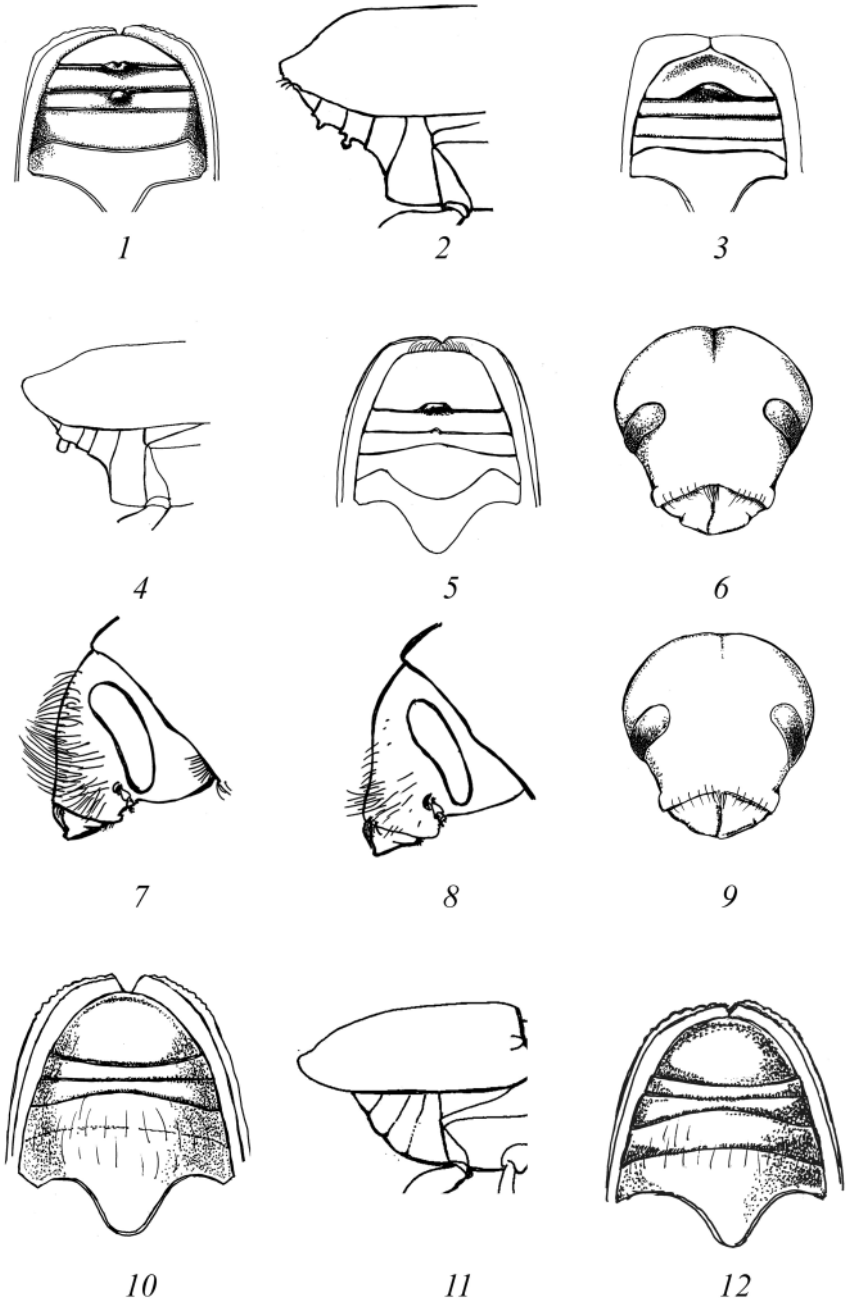

Рис. 3. *Scolytus* spp.

1, *2* – *S. ratzeburgii* Janson, самец (*1* – вентриты; *2* – брюшко, вид сбоку); *3*, *4* – *S. pygmaeus* (Fabricius), самец (*3* – вентриты; *4* – брюшко, вид сбоку); *5–7* – *S. laevis* Chapuis (*5* – самец, вентриты; *6* – самка, голова, вид спереди; *7* – самец, голова, вид сбоку); *8*, *9* – *S. mali* (Bechstein) (*8* – самец, голова, вид сбоку; *9* – самка, вид спереди); *10*, *11* – *S. rugulosus* (Müller), самец (*10* – вентриты; *11* – брюшко, вид сбоку); *12* – *S. amygdali* Guérin-Méneville, самец, вентриты.

Кормовые растения. *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *U. minor*, редко на *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (Betulaceae), *Pyrus* sp. и *Malus* sp. (Rosaceae).

11. **Scolytus mali** (Bechstein, 1805) (рис. 3, *8*, *9*; 4, *12*, *13*).

Распространение. Северо-Западный федеральный округ: Клг., Лен., Нвг.; Приволжский федеральный округ: Смр., Срт., Ул., РТат.; Центральный федеральный округ: Бел., Бр., Вл., Вр., Ив., Кл., Кр., Лп., Мск., Орл., Рз., Смл., Твр., Тмб., Тул., Яр.; Южный федеральный округ: Аст., Волг., Рст., КрасКр., РАдг., РКлм., РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., КбБлР., КрЧрР., РДаг., РИнг., РСОс., ЧечР.

Кормовые растения. Чаще на *Malus domestica* Borkh., *M. pumila* Mill., *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem., *M. sylvestris* (L.) Mill., реже на других древесных Rosaceae.

12. **Scolytus morawitzi** Semenov, 1902.

Распространение. Северо-Западный федеральный округ: Мрм.; Приволжский федеральный округ: ПрмКр., УдмР.

Кормовые растения. *Larix sibirica* Ledebour, редко на *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. (Pinaceae).

13. **Scolytus multistriatus** (Marsham, 1802) (рис. 1, *7*, *8*; 2, *7*, *8*; 5, *1*, *3*).

Распространение. Северо-Западный федеральный округ: Клг., Лен.; Приволжский федеральный округ: Кир., Орб., Пнз., Смр., Срт., Ул., РБаш., РМрд., РТат., ЧувР.; Центральный федеральный округ: Бел., Бр., Вл., Вр., Ив., Кл., Кр., Лп., Мск., Орл., Рз., Смл., Твр., Тмб., Тул., Яр.; Южный федеральный округ: Аст., Волг., Рст., КрасКр., РАдг., РКрм., РКлм.; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., КбБлР., РДаг., РСОс.

Кормовые растения. *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *U. minor*, *U. pumila*, *Zelkova carpinifolia*. Известны единичные случаи заселения *Alnus* sp., *Carpinus betulus* (Betulaceae); *Fagus orientalis*, *Quercus* sp. (Fagaceae); *Prunus* sp. (Rosaceae); *Fraxinus excelsior* (Oleaceae); *Rhamnus alaternus* L. (Rhamnaceae).

14. **Scolytus orientalis** (Eggers, 1910) (рис. 1, *4*; 2, *5*, *6*; 5, *2*, *4*).

Распространение. Южный федеральный округ: КрасКр., РКлм., РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: РДаг., ЧечР.

Кормовые растения. *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *U. pumila*, *Zelkova carpinifolia*.

15. **Scolytus pygmaeus** (Fabricius, 1787) (рис. 2, *15*, *16*; 3, *3*, *5*).

Распространение. Северо-Западный федеральный округ: Клг., Лен.; Приволжский федеральный округ: Орб., Смр., Ул.; Центральный федеральный округ: Бел., Бр., Вл., Вр., Кл., Кр., Лп., Мск., Орл., Рз., Смл., Твр., Тмб., Тул., Яр.; Южный федеральный округ: Аст., Волг., Рст., КрасКр., РАдг., РКлм., РКрм; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., КбБлР., КрЧрР., РДаг., РИнг., РСОс., ЧечР.

Кормовые растения. *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *U. minor*, *U. pumila* (Ulmaceae), изредка на *Fagus orientalis*, *Quercus* sp. (Fagaceae), *Prunus* sp. (Rosaceae).

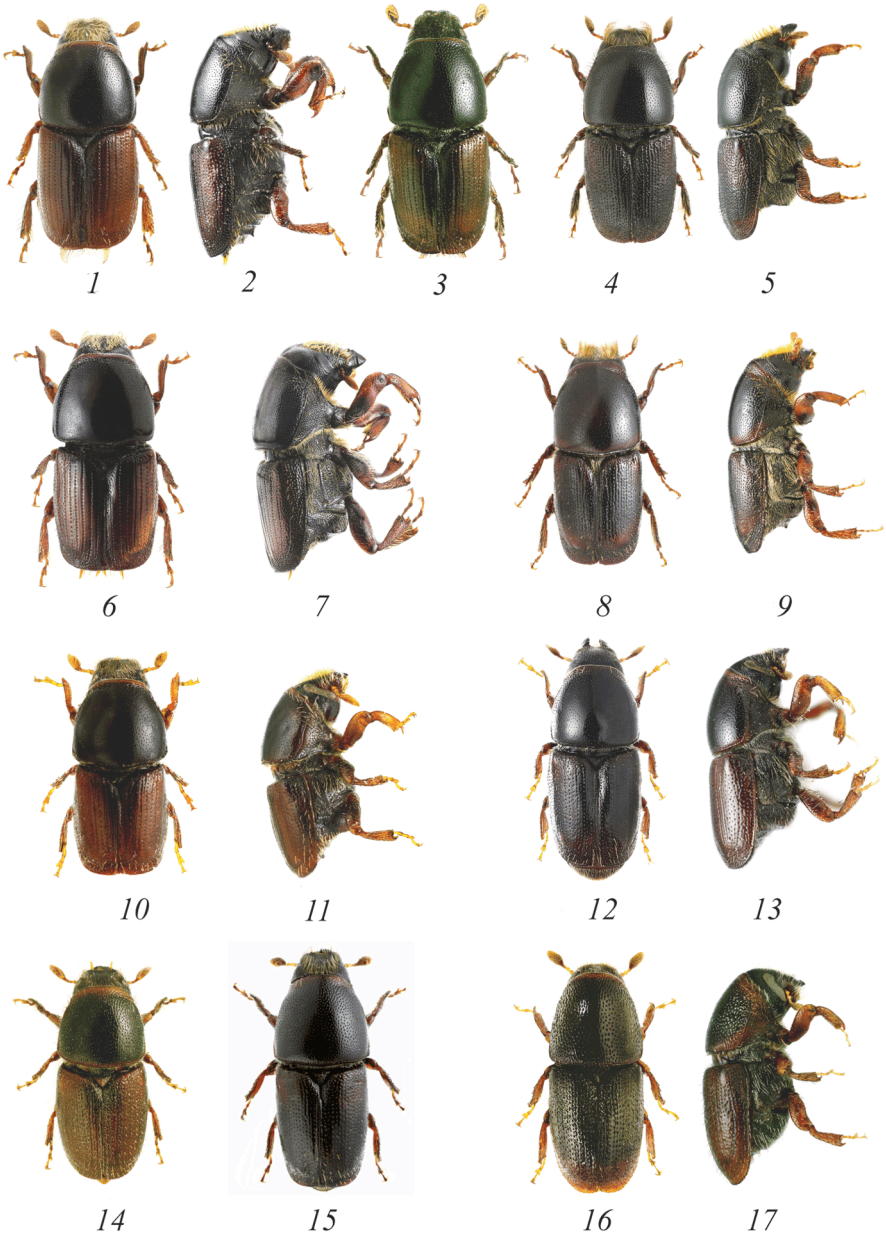

Рис. 4. *Scolytus* spp.

1, *2* – *S. eichhoffi* Reitter, самец (*1* – вид сверху, *2* – вид сбоку); *3* – *S. scolytus* (Fabricius), самец, вид сверху; *4*, *5* – *S. koenigi* Schevyrew, самец (*4* – вид сверху, *5* – вид сбоку); *6*, *7* – *S. sulcifrons* Rey, самец (*6* – вид сверху, *7* – вид сбоку); *8*, *9* – *S. jaroschewskii* Schevyrew, самец (*8* – вид сверху, *9* – вид сбоку); *10*, *11* – *S. laevis*, самец (*10* – вид сверху, *11* – вид сбоку); *12*, *13* – *S. mali* (Bechstein) (*12* – самка, вид сверху, фотография с сайта www. zin.ru\ Animalia\ Coleoptera. Автор К. В. Макаров. Используется с разрешения автора; *13* – самец, вид сбоку); *14* – *S. intricatus* Ratzeburg, самец, вид сверху; *15* – *S. carpini* Ratzeburg, самец, вид сверху; *16*, *17* – *S. rugulosus* (Müller), самец (*16* – вид сверху, *17* – вид сбоку).

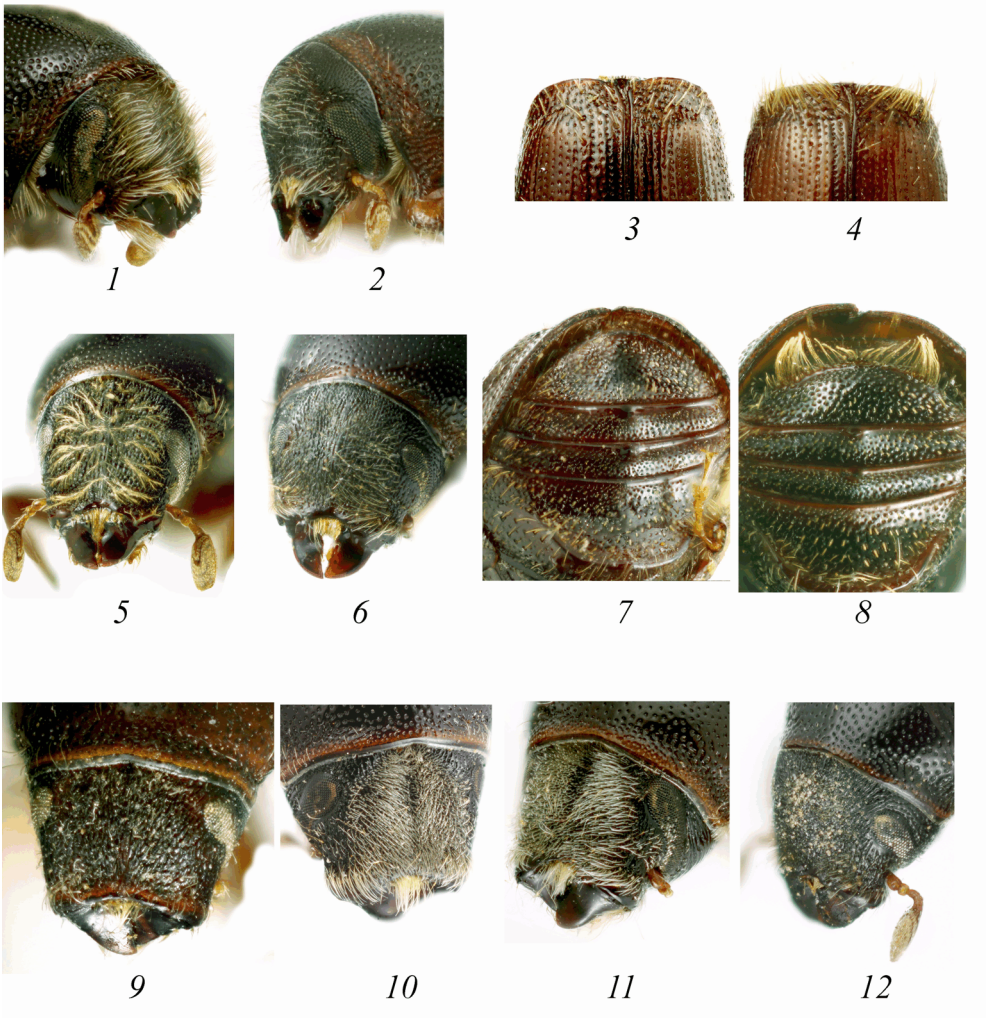

Рис. 5. *Scolytus* spp.

1 – S. multistriatus Marsham, самец, голова; *2 – S. orientalis* Eggers, самец, голова; *3 – S. multistriatus*, опушение вершины надкрылий; *4 – S. orientalis*, опушение вершины надкрылий; *5–8 – S. eichhoffi* Reitter (*5* – самец, голова; *6* – самка, голова; *7* – самка, брюшко; *8* – самец, брюшко); *9 – S. triarmatus* Eggers, самец, голова; *10*, *11 – S. sulcifrons* Rey, голова (*10* – самка, *11* – самец); *12 – S. scolytus* (Fabricius), самец, голова.

16. **Scolytus ratzeburgii** E. W. Janson, 1856 (рис. 2, *13*, *14*; 3, *1*, *2*).

Распространение. Северо-Западный федеральный округ: Арх., Влг., Клг., Лен., Мрм., Нвг., Пск., РКар.; Приволжский федеральный округ: Кир., Нгр., Орб., Пнз., Смр., Срт., Ул., РБаш., РМрд., РМЭ., РТат., УдмР., ЧувР., ПрмК.; Центральный федеральный округ: Бел., Бр., Вл., Вр., Ив., Кл., Кр., Кс., Лп., Мск., Орл., Рз., Смл., Твр., Тмб., Тул., Яр.; Южный федеральный округ: Аст., Волг., Рст., КрасКр., РАдг., РКлм., РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., РДаг., КбБлР., КрЧрР., РИнг., РСОс., ЧечР.

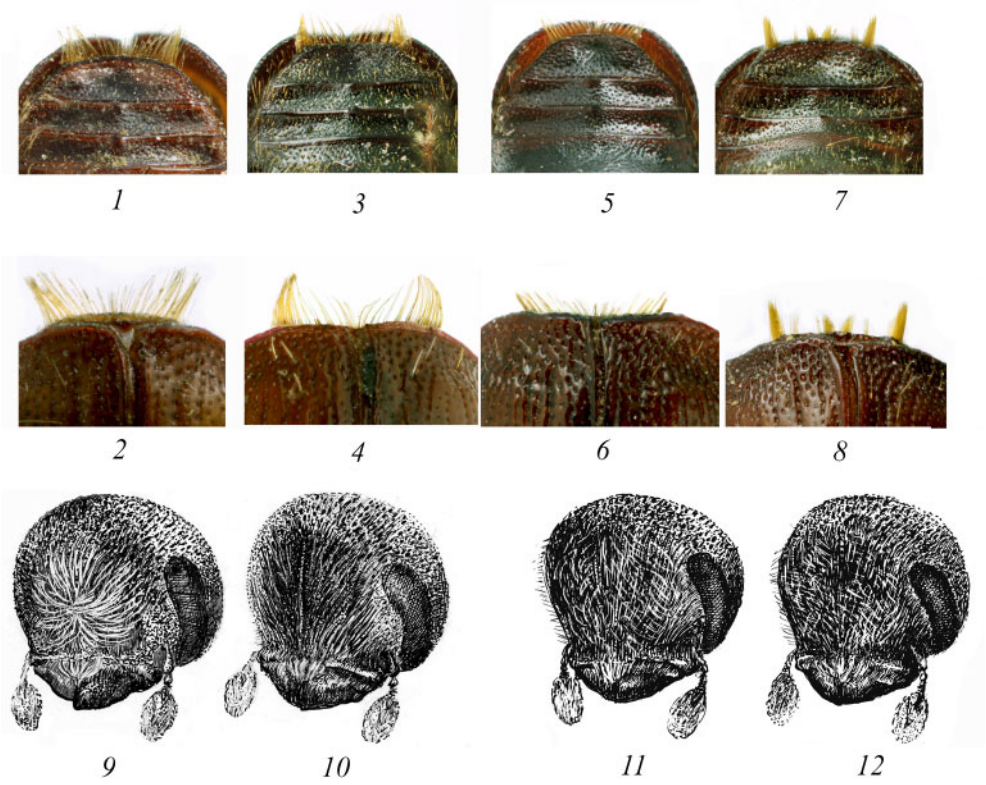

Рис. 6. *Scolytus* spp.

1, *2* – *S. eichhoffi* Reitter, самец (*1* – щеточка на вершине брюшка, *2* – вершина надкрылий); *3*, *4* – *S. triarmatus* Eggers, самец (*3* – щеточка на вершине брюшка, *4* – вершина надкрылий); *5*, *6* – *S. scolytus* (Fabricius), самец (*5* – щеточка на вершине брюшка; *6* – вершина надкрылий); *7*, *8* – *S. sulcifrons* Rey, самец (*7* – щеточка на вершине брюшка; *8* – вершина надкрылий); *9*, *10* – *S. amygdali* Guérin-Méneville, голова (*9* – самец, *10* – самка); *11*, *12* – *S. rugulosus* (Müller), голова (*11* – самец, *12* – самка).

Кормовые растения. *Betula davurica* Pall., *B. ermanii* Cham., *B. pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh. (Betulaceae). Известны единичные случаи заселения *Ulmus* (Michalski, 1973).

17. **Scolytus rugulosus** (P. W. J. Müller, 1818) (рис. 3, *10*, *11*; 4, *16*, *17*; 6, *11*, *12*).

Распространение. Северо-Западный федеральный округ: Арх., Клг., Лен., Нвг., Пск.; Приволжский федеральный округ: Кир., Нгр., Орб., Пнз., Смр., Срт., Ул., РБаш., РМрд., РМЭ., РТат.; Центральный федеральный округ: Бел., Бр., Вл., Вр., Ив., Кл., Кр., Кс., Лп., Мск., Орл., Рз., Смл., Твр., Тмб., Тул., Яр.; Южный федеральный округ: Аст., Волг., Рст., КрасКр., РАдг., РКлм., РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., КбБлР., КрЧрР., РДаг., РИнг., РСОс., ЧечР.

Кормовые растения. Древесные Rosaceae (*Amygdalus*, *Crataegus*, *Cydonia*, *Mespilus*, *Prunus*, *Pyrus*, *Sorbus*), очень редко на *Betula* spp., *Carpinus betulus* (Betulaceae), *Parrotia persica* C. A. Mey. (Hamamelidaceae), *Juglans regia* L. (Juglandaceae),

Amelanchier sp., *Cotoneaster* sp. (Rosaceae), *Taxus baccata* L. (Taxaceae) (Michalski, 1973).

18. **Scolytus schevyrewi** Semenov, 1902 (рис. 1, *10*; 2, *11*, *12*).

= *transcaspicus* Eggers, 1922; синонимия по: Schedl, 1948.

Отсутствие в коллекциях типового экземпляра *S. schevyrewi* вызвало ошибки в синонимике этого широко распространенного вида. В последних публикациях о палеарктических видах *Scolytus* (Петров, 2013; Petrov et al., 2019) название *S. transcaspicus* Eggers, 1922 было восстановлено из синонимов ошибочно.

Распространение. Приволжский федеральный округ: Смр.; Южный федеральный округ: Аст., Волг.; Северо-Кавказский федеральный округ: РДаг.

Кормовые растения. *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, *U. laevis*, *U. pumila* L. (Ulmaceae), *Elaeagnus angustifolia* (Elaeagnaceae), *Padus* sp., *Persica vulgaris*, *Prunus armeniaca* (Rosaceae), редко на *Caragana* (Fabaceae).

19. **Scolytus scolytus** (Fabricius, 1775) (рис. 3, *3*; 5, *12*; 6, *3*, *7*).

Распространение. Северо-Западный федеральный округ: Клг., Лн.; Приволжский федеральный округ: Кир., Орб., Смр., Срт., Ул., РБаш., РТат.; Центральный федеральный округ: Бел., Вл., Вр., Ив., Кл., Кр., Мск., Рз., Тмб., Тул., Яр.; Южный федеральный округ: Аст., Волг., Рст., КрасКр., РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., РДаг., РИнг., ЧечР.

Кормовые растения. *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *U. minor*, *U. pumila*, *Zelkova carpinifolia* (Ulmaceae), редко на *Prunus* sp. (Rosaceae), *Carpinus betulus*, *Corylus avellana* (Betulaceae), *Quercus* sp. (Fagaceae).

20. **Scolytus sulcifrons** Rey, 1892 (рис. 4, *6*, *7*; 5, *10*, *11*; 6, *4*, *8*).

Распространение. Приволжский федеральный округ: Смр., Срт., Ул., РБаш., РЧув.; Центральный федеральный округ: Бел., Вл., Вр., Ив., Кр., Мск., Рз., Тмб., Тул., Яр.; Южный федеральный округ: Аст., Волг., Рст., КрасКр., РКрм.; Северо-Кавказский федеральный округ: СтавКр., РДаг., РИнг., ЧечР.

Кормовые растения. *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *U. minor*, *U. pumila* (Ulmaceae), редко на *Salix* sp. (Salicaceae) и *Quercus* sp.

21. **Scolytus triarmatus** (Eggers, 1912) (рис. 5, *9*; 6, *1*, *5*).

Распространение. Северо-Западный федеральный округ: Клг.

Кормовые растения. *Ulmus glabra*, *U. laevis*.

22. **Scolytus zaitzevi** Butovitsch, 1929 (рис. 1, *13–15*).

Распространение. Южный федеральный округ: Рст., КрасКр., РКрм. Для фауны Причерноморской низменности указан как чужеродный вид (Никулина, Мартынов, 2017).

Кормовые растения. *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *U. minor*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность куратору коллекции жесткокрылых ЗММУ А. А. Гусакову, Б. А. Коротяеву (ЗИН), куратору коллекции жесткокрылых Музея естественной истории в Лондоне М. В. Л. Барклаю (M. V. L. Barclay, Natural History Museum London, United Kingdom) и куратору коллекции Естественноисторического музея в Вене Г. Шильхаммеру (H. Schillhammer, Naturhistorisches Museum Wien, Austria) за возможность работы с фондами музеев. Автор признателен энтомологам, любезно предоставившим материал для исследования: В. В. Белову, В. Г. Грачеву, В. В. Жерихину, А. А. Зайцеву, Г. В. Линдеману, К. В. Макарову, А. Д. Маслову, И. В. Мельнику, С. Ю. Муханову, Н. Б. Никитскому, В. В. Перову, М. О. Скоморохову, Э. А. Хачикову, М. В. Чемерису, А. В. Шамаеву и Е. А. Якушкину. Особенно благодарен автор М. Ю. Мандельштаму (Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова) и Е. А. Якушкину за помощь в подготовке этой статьи и консультации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана Российским научным фондом (грант № 21-74-20001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Власов Д. В., Мандельштам М. Ю. 2005. Вязовые заболонники рода *Scolytus* Geoffroy, 1762 (Coleoptera: Scolytidae) – новые и опасные вредители парковых насаждений Ярославля и Санкт-Петербурга. В кн.: В. А. Павлюшин (ред.). Фитосанитарное оздоровление экосистем. Материалы Второго Всероссийского съезда по защите растений: в 2 томах. Т. 1. СПб.: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений РАСХН, с. 262–264.

Володина Л. С., Дротикова А. М., Рожина В. И., Мандельштам М. Ю. 2020. Материалы по фауне короедов (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) Калининградской области. В кн.: Д. Л. Мусолин, Н. И. Кириченко, А. В. Селиховкин (ред.). Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах (XI Чтения памяти О. А. Катаева). Материалы Всероссийской конференции с международным участием. СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова, с. 123–124.

Володченко А. Н. 2011. Итоги изучения фауны короедов Среднего Прихоперья. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **196**: 109–117.

Егоров Л. В., Мандельштам М. Ю. 2015. Материалы к познанию колеоптерофауны государственного природного заповедника «Присурский». Сообщение 3. Научные труды государственного природного заповедника «Присурский» **30**: 127–130.

Животный мир Кировской области. Выпуск 2. 1974. А. И. Шернин (ред.). Киров, 523 с.

Захаров Л. З., Левкович В. Г. 1951. Вредные насекомые природных лесов и лесопосадок по государственной лесной защитной полосе Саратов–Камышин. Зоологический журнал **30** (4): 293–307.

Козьминых В. О., Шаповалов А. М., Русаков А. В., Немков В. А. 2011. Библиографический список научных публикаций по жесткокрылым (Insecta, Coleoptera) Оренбургской области. Труды Оренбургского отделения Русского энтомологического общества. Вып. 1. Оренбург: Оренбургское отделение РЭО, с. 5–38.

Криволуцкая Г. О. 1965. Сем. Ipidae – Короеды. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Т. 2. М.; Л.: Наука, с. 622–639.

Кривошеина Н. П. 1992. Современные представления о насекомых-дендробионтах городских экосистем. В кн.: Н. П. Кривошеина, Б. Р. Стриганова (ред.). Дендробионтные насекомые зеленых насаждений г. Москвы. М.: Наука, с. 5–51.

Мандельштам М. Ю. 2008. Фауна жуков короедов (Coleoptera: Scolytidae) Калининградской области: история изучения и современное состояние знаний. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии **182**: 200–209.

Мандельштам М. Ю. 2014. К познанию фауны короедов (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) Псковской области. Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных **14** (2): 37–40.

Мандельштам М. Ю., Егоров Л. В. 2018. Новые находки короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) в Чувашской Республике. Научные труды государственного природного заповедника «Присурский», вып. 33, с. 177–182.

Мандельштам М. Ю., Исаев А. Ю. 2006. Короеды (Curculionoidea: Scolytidae) Ульяновской области. Самарская Лука: Бюллетень **17**: 90–100.

Мандельштам М. Ю., Никитский Н. Б., Бибин А. Р. 2005. Жуки-короеды (Coleoptera: Scolytidae) из подсемейств Hylesininae и Scolytinae (кроме триб Xyleborini, Cryphalini и Corthylini) Западного Кавказа. Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отдел биологический **110** (2): 20–30.

Мандельштам М. Ю., Поповичев Б. Г. 2000. Аннотированный список видов короедов (Coleoptera, Scolytidae) Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **79** (3): 599–618. https://elibrary.ru/item.asp?id=9289458

Мандельштам М. Ю., Селиховкин А. В. 2003. Аннотированный список жуков-короедов (Coleoptera, Scolytidae) национального парка «Себежский». Природа Псковского края **15**: 14–19.

Мандельштам М. Ю., Селиховкин А. В. 2020. Короеды Северо-Запада России (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae): история изучения, состав и генезис фауны. Энтомологическое обозрение **99** (3): 631–665. doi: 10.31857/S0367144520030119

Мандельштам М. Ю., Хайретдинов Р. Р. 2017. Дополнения к списку видов короедов (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **96** (3): 512–521. https://elibrary.ru/item.asp?id=30459981

Михальский Я. 1968. Типы палеарктических видов рода *Scolytus* Geoffroy (Coleoptera, Scolytidae) в коллекции Зоологического института АН СССР в Ленинграде. Энтомологическое обозрение **47** (1): 184–199.

Никитский Н. Б. 2009. Новые и интересные находки ксилофильных и некоторых других жесткокрылых насекомых (Coleoptera) в Московской области и Москве. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический **114** (5): 50–58.

Никитский Н. Б. 2019. Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Московской области. Ч. 2. М.: Директ Медиа, 816 с.

Никулина Т. В., Мартынов В. В. 2017. Современный видовой состав и анализ путей формирования фауны жуков-короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) Северного Приазовья. Труды Русского энтомологического общества **88** (1): 80–93.

Перов В. В., Алексеев С. К. 2018. Фауна короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) Калужской области. Эверсмания **54**: 26–42.

Петров А. В. 2005. Фауна короедов (Coleoptera: Scolytidae) Республики Дагестан. Russian Entomological Journal **14** (3): 217–222.

Петров А. В. 2013. Новые данные о синонимии и фауне короедов рода *Scolytus* Geoffroy, 1762 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) на территории России и сопредельных стран. Лесной вестник **6** (98): 39–47.

Петров А. В., Колганихина Г. Б. 2020. Влияние пирогенного фактора и дереворазрушающих грибов на популяционную динамику *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в лесостепной зоне европейской части России. Энтомологическое обозрение **96** (4): 859–866. doi: 10.31857/S0367144520040036

Петров А. В., Никитский Н. Б. 2001. Фауна короедов (Coleoptera, Scolytidae) Московской области. Энтомологическое обозрение **50** (2): 353–367.

Соковский Б. В. 1954. Заметки о жуках короедах фауны СССР (Coleoptera, Ipidae). Московское общество испытателей природы. Бюллетень **59** (5): 13–22.

Спесивцев П. Н. 1913. Практический определитель короедов главнейших древесных пород европейской России (за исключением Крыма и Кавказа). СПб.: Издательство Девриена, 112 с.

Спесивцев П. Н. 1931. Определитель короедов европейской части СССР (за исключением Крыма и Кавказа). М.; Л.: Сельхозгиз, 104 с.

Старк В. Н. 1952. Жесткокрылые. Короеды. Фауна СССР, Т. 31. М.; Л.: Издательство АН СССР, 462 с.

Старк В. Н. 1955. Сем. Ipidae. В кн.: А. А. Штакельберг (ред.). Вредители леса. Справочник. Т. 2. М.; Л.: Издательство Академии наук СССР, с. 649–734.

Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб.: Мир и семья, 992 с.

Штапова Н. Н., Петров А. В. 2008. Фауна короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) Теллермановского опытного лесничества Воронежской области. Лесной вестник **22** (5): 34–41. doi: 10.18698/2542-1468-2018-5-34-41

Amini S., Nozari J., Smith S. M., Martinez I., Hosseini R., Faccoli M. 2020. Morphological and molecular identification of the Iranian bark and ambrosia beetles (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae). Zootaxa **4852** (3): 251–284. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4852.3.1

Cognato A. I., Smith S. M., Jourdal B. H. 2021. Patterns of host tree use within a lineage of saproxylic snoutless weevils (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae: Scolytini). Molecular Phylogenetics and Evolution **159**: 1–15. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107107

Knížek M. 2011. Subfamily Scolytinae Latreille, 1804. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 7. Curculionoidea I. Stenstrup: Apollo Books, p. 86–87, 204–251.

Michalski J. 1973. Revision of the Palearctic species of the genus *Scolytus* Geoffroy (Coleoptera, Scolytidae). Krakow: Uniwersytet Jagiellińskiego, 214 p., 49 pls.

Nikulina T., Mandelshtam M., Petrov A., Nazarenko V., Yunakov N. 2015. A survey of the weevils of Ukraine. Bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Platypodinae and Scolytinae). Monograph. Zootaxa **3912** (1): 1–61. doi: 10.11646/zootaxa.3912.1.1

Petrov A. V., Mandelshtam M. Yu., Beaver R. A. 2019. A key to species of the tribe Scolytini Latreille, 1804 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) from Russia and adjacent countries. Russian Entomological Journal **28** (3): 286–302. doi: 10.15298/rusentj.28.3.08

Pfeffer A. 1995. Zentral- und Westpaläarktische Borken- und Kernkäfer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae). Entomologica Basiliensia **17**: 5–310.

Schedl K.-E. 1948. Bestimmungstabellen der Palaearktischen Borkenkäfer, Teil III. Die Gattung *Scolytus* Geoffr. Zentralblatt für das Gesamtgebiet der Entomologie, Monographie 1. Klagenfurt, 67 p.

Voolma K., Mandelshtam M. Yu., Shcherbakov A. N., Yakovlev E. B., Õunap H., Süda I., Popovichev B. G., Sharapa T. V., Galasjeva T. V., Khairetdinov R. R., Lipatkin V. A., Mozolevskaya E. G. 2004. Distribution and spread of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) around the Gulf of Finland: a comparative study with notes on rare species of Estonia, Finland and North-Western Russia. Entomologica Fennica **15** (4): 198–210. https://doi.org/10.33338/ef.84222

Wood S. L., Bright D. E. 1992. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: Taxonomic index. Great Basin Naturalist Memoirs **13** (A): 1–833.

A KEY TO AND ANNOTATED LIST OF SPECIES OF THE BARK-BEETLE GENUS *SCOLYTUS* GEOFFROY, 1762 (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE) FROM EUROPEAN RUSSIA

A. V. Petrov

Key words: cambium beetles, Scolytinae, *Scolytus*, systematics, Coleoptera, European Russia.

SUMMARY

A key to and an annotated list of species of the genus *Scolytus* Geoffroy, 1762 from European Russia are given.

УДК 595.773.4

ТИПОВЫЕ ЭКЗЕМПЛЯРЫ МУХ-КОПЬЕХВОСТОК (DIPTERA, LONCHAEIDAE) В КОЛЛЕКЦИИ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ

© 2021 г. Э. П. Нарчук, Н. М. Парамонов, Т. А. Сулейманова

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

Поступила 07.11.2021 г.
После доработки 12.11.2021 г.
Принята к публикации 12.11.2021 г.

Представлен каталог типовых экземпляров видов мух-копьехвосток (Diptera, Lonchaeidae), описанных Л. Черни (L. Czerny), А. А. Штакельбергом, Г. Морге (G. Morge) и В. Г. Ковалевым, в коллекции Зоологического института Российской академии наук в С.-Петербурге. Обозначен **лектотип** *Lonchaea stackelbergi* (Czerny, 1934). Приведены фотографии голотипов и лектотипов и их оригинальных этикеток.

Ключевые слова: Diptera, Lonchaeidae, голотипы, паратипы, лектотипы, Зоологический институт РАН.

DOI: 10.31857/S0367144521040158

В статье описан типовой материал по мухам сем. Lonchaeidae в коллекции Зоологического института Российской академии наук в С.-Петербурге (ЗИН).

Все фотографии сделаны Н. М. Парамоновым камерой Canon EOS 800D с объективом MP-E 65 мм, сшиты и обработаны с помощью программного обеспечения Helicon Focus 6.

Представители сем. Lonchaeidae, мухи-копьехвостки, – коренастые, блестяще-черные, иногда с металлическим отливом, мухи. Длина тела 3–6 мм. Крылья прозрачные, жужжальца всегда черные. Яйцеклад уплощен дорсовентрально, колющий. В мировой фауне известно свыше 500 видов из 10 родов. Распространены всесветно, но в Австралии представлены бедно, а в Новой Зеландии отсутствуют. Наибольшее число видов известно из Голарктики. Личинки рода *Lonchaea* Fallén и некоторых видов *Dasiops* Rondani живут в отмирающей древесине и под корой деревьев, некоторые из них – хищники личинок жуков и представляют интерес как возможные агенты биологического метода борьбы с вредителями растений.

В 30-х годах XX в. материалы по сем. Lonchaeidae посылались для изучения Л. Черни (L. Czerny, 1859–1944) в период его работы над монографией по палеарктическим Lonchaeidae в серии «Die Fliegen der palaearktischen Region». По этим материалам он описал 8 видов, типы которых хранятся в коллекции ЗИН. В 50-х гг. Зоологический институт РАН посещал Г. Морге (G. Morge, 1925–1984) и описал по материалу из коллекции института 8 видов. Еще один вид, *Lonchaea ingrica*, был описан А. А. Штакельбергом при изучении фауны двукрылых Ленинградской обл., но впоследствии сведен в синонимы и перенесен в другой род.

Очень интенсивно работал с сем. Lonchaeidae В. Г. Ковалев, описавший в нем ряд видов; типы 7 видов хранятся в коллекции ЗИН. Обзор первичных типов 13 видов Lonchaeidae, временно находящихся в Зоологическом музее Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (ЗММГУ), был опубликован А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010).

В приводимых ниже списках перечислены все типовые экземпляры видов сем. Lonchaeidae в коллекции ЗИН. Видовые названия приводятся в алфавитном порядке, далее цитируются этикетки типовых экземпляров и указывается современное название вида, если оно отлично от первоначального сочетания. Этикетки первичных типов цитируются дословно, остальных – в полном современном или оригинальном написании, чтобы сделать их содержание возможно более понятным. Под некоторыми экземплярами подколоты кружочки золотистой бумаги, обозначающие их принадлежность к типовой серии. Состояние типовых экземпляров, временно находящихся в ЗММГУ, указано согласно публикации А. Л. Озерова (Ozerov, 2010).

В статье приняты следующие сокращения названий учреждений:

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

ЗММГУ – Зоологический музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова;

ИПЭЭ – Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, Москва;

SDEI – Немецкий энтомологический институт Зенкенберга, Мюнхеберг, Германия.

Виды, описанные Л. Черни (L. Czerny)

bukowskii Czerny, 1934 **(**Czerny, 1934 : 12 (*Lonchaea*)**)** (рис. 1). Вид описан по самцу из Крыма и самке из С.-Петербурга, голотип не был обозначен в описании. Г. Морге подколол к самке в коллекции ЗИН этикетку «лектотип», но публикацию с выделением лектотипа обнаружить не удалось. «Лектотип» (подписан Г. Морге в коллекции), самка: [Россия] «Карташевка, Петроград. 26.VII.1926 (Штакельберг)», «*Lonchaea bukowskii*, ♀, Czerny, det. L. Czerny» (рукописная), «*Lonchaea bukowskii*, ♀, Cz. sec typ, [19]56 det. Stackelberg» (рукописная), «Lectotypus, ♀, *Lonchaea bukowskii*, Czerny det. G. Morge, Ex. 927». Инвентарный номер INS_DIP_0000918. Сохранность лектотипа хорошая.

Второй синтип: самец, Алушта, Крымский заповедник, р. Алма, 26.VIII.1929 (Буковский), «*Lonchaea bukowskii* n. sp.».

Рис. 1. *Lonchaea bukowskii* Czerny, 1934, синтип («лектотип»).

cariecola Czerny, 1934 **(**Czerny, 1934 : 12 (*Lonchaea*)**)**. Синтипы: 1 самка, [Россия] Гдовский уезд, Харламова гора, 12.VII.1891 (Плеске); 1 самец, 3 самки, те же данные, но 14.VII.1891 (Плеске); 1 самец, [Украина] Киев, 14.IX.1890 (Ю. Вагнер), «*Lonchaea cariecola* det. Czerny» (рукописная). Местонахождение еще 2 синтипов, самца и самки с Харламовой горы от 12 и 14.VII.1891 (Плеске), не установлено.

Это название – младший синоним *Lonchaea fugas* Becker (Морге, 1963 : 230).

corusca Czerny, 1934 **(**Czerny, 1934 : 14 (*Lonchaea*)**)**. Синтип, самка: [Россия] Ленинградская обл., 7.VII (Штакельберг) (более точно место сбора не указано). Штакельберг (1958 : 160) использовал это название как младший синоним *L. chorea* Fabricius со ссылкой на Г. Морге («Morge in litt.»). Г. Морге (Morge, 1963b : 228) в примечании написал (не указывая дату сбора), что экземпляр из дер. Юкки (Ленинградская обл.) относится к *L. chorea*. Современное местонахождение этого экземпляра не установлено, так же как и другого синтипа из коллекции Г. Лёва (H. Loew) из Литвы, о котором пишет Т. Беккер (Becker, 1895 : 335).

gracilis Czerny, 1934 **(**Czerny, 1934 : 27 (*Chaetolonchaea*)**)** (рис. 2). Самец из серии синтипов в коллекции ЗИН этикетирован Г. Морге как лектотип, но публикация с обозначением лектотипа нами не найдена: [Россия] «раз[ъезд] Соктуй, Нерчинск[ий] окр[уг], Забайк[алье]. 17.VI.1925 (Виноградов)», «*Chaetolonchaea gracilis*, ♂, det. L. Czerny» (рукописная), «Lectotypus, ♂, *Chaetolonchaea gracilis* Czerny, det. G. Morge, Ex. 2088» (рукописная). Инвентарный номер INS_DIP_0000919. Экземпляр наколот на булавку, в хорошем состоянии.

Рис. 2. *Chaetolonchaea gracilis* Czerny, 1934, синтип, подписанный Г. Морге как лектотип, но не обозначенный в публикациях.

Другие синтипы: 3 самца с этикетками как у «лектотипа»; 2 самца, Забайкалье, Соктуй–Нововоздвиженск, 21.VI.1925 (Виноградов); 1 самка, Забайкалье, Нерчинский округ, ст. Борзя, 11–13.VI.1925 (Виноградов).

latiterebra Czerny, 1934 **(**Czerny, 1934 : 10 (*Psilolonchaea*)**)** (рис. 3). Вид описан по типовой серии из трех самок без выделения голотипа. Г. Морге (Morge, 1956 : 84) выделил как лектотип, но не этикетировал соответствующим образом, самку из коллекции П. П. и А. П. Семеновых-Тян-Шанских с рукописным номерком «88144»; по расшифровке в «зеленой книге» в отделении жесткокрылых лаборатории систематики насекомых ЗИН этот номер означает «Якутия, устье р. Вилюй, 8–16.VI.1875 (Чекановский)». Экземпляр снабжен также следующими этикетками: «♀, *Psilolonchaea latiterebra* Czerny, det. L. Czerny» (рукописная), «*Lonchaea latiterebra* Cz[erny] sec. typ. Stackelberg det. [19]56» (рукописная), «Syntypus: ♀, *Dasiops latiterebrus* (Cz[erny]) det. G. Morge, Ex. 168», наколот на минуцию; правые крыло, передняя и средняя лапки утрачены. Инвентарный номер INS_DIP_0000920.

Местонахождение двух паралектотипов не установлено.

Современное название вида – *Dasiops latiterebrus* (Czerny, 1934).

palpata Czerny, 1934 **(**Czerny, 1934 : 17 (*Lonchaea*)**)** (рис. 4). Голотип, самка: [Россия] «Тигровая, Сучан[ский] р-н, Усс[урийский] кр[ай]. 8.VI.[1]927 (Штакельберг)», «♀, *Lonchaea palpata* Cz[erny], det. L. Czerny» (рукописная), «Holotypus, ♀, *Lonchaea palpata* Czerny, det. G. Morge, Ex. 3605». Инвентарный номер INS_DIP_0000921. Голотип наколот на булавку, в хорошем состоянии, яйцеклад загрязнен. Левая задняя нога утрачена.

Г. Морге (Morge, 1963) свел *L. palpata* в синонимы к *L. peregrina* Becker, 1895, но Ковалев (1973а : 207) восстановил видовую самостоятельность *L. palpata*.

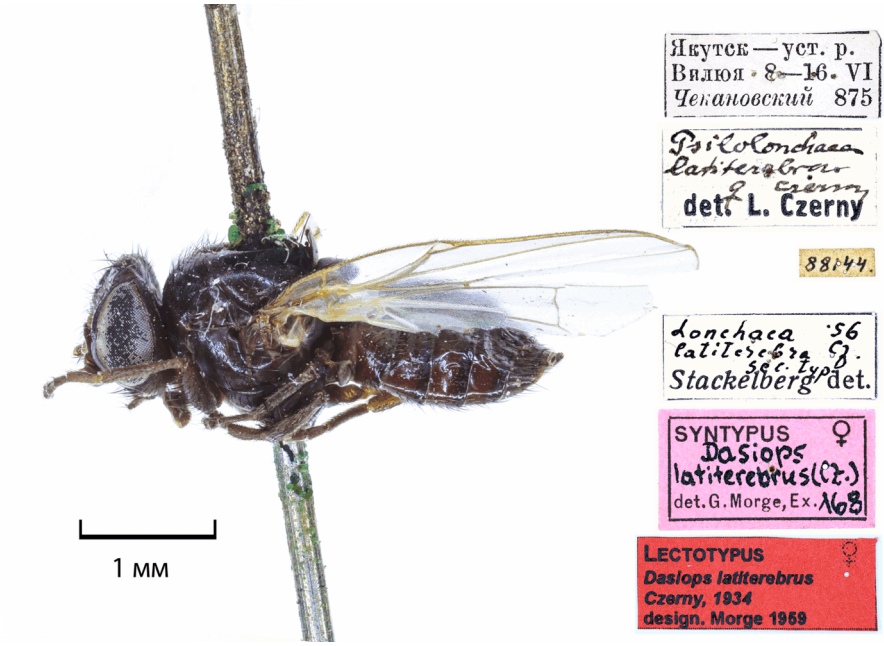

Рис. 3. *Psilolonchaea latiterebra* Czerny, 1934, лектотип.

Рис. 4. *Lonchaea palpata* Czerny, 1934, голотип.

stackelbergi Czerny, 1934 **(**Czerny, 1934 : 21 (*Tricholonchaea*)**)** (рис. 5). Вид описан по типовой серии из двух самок без выделения голотипа. В коллекции имеется один экземпляр, который здесь обозначается как лектотип: самка, [Россия] «Тигровая, Сучан[ский] р-н, Усс[урийский] кр[ай]. 8.VI.[1]927 (Штакельберг)», «♀, *Lonchaea stackelbergi* Czerny, det. L. Czerny» (рукописная), золотистый кружок. Инвентарный номер INS_DIP_0000922. Лектотип наколот на булавку, в хорошем состоянии, утрачена только правая средняя нога.

Местонахождение паралектотипа («♀ im Juni und Juli in Lojo und Karislojo, Finnland (Krogerus)») не установлено.

Современное название вида – *Lonchaea stackelbergi* (Czerny, 1934).

stigmatica Czerny, 1934 **(**Czerny, 1934 : 20 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самка: [Россия] «Тигровая, Уссурийский [Приморский] край. 8.VI». Местонахождение экземпляра не установлено.

Вид, описанный А. А. Штакельбергом

ingrica Stackelberg, 1955 **(**Штакельберг, 1955 : 329 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самка: [Россия] «Толмачево, Лужский р-н, Ленинградская обл. 10.VI.1937 (Штакельберг)». Г. Морге (Morge, 1959 : 70) свел название в синонимы к *Dasiops occultus* Collin, 1953; современное название вида – *Silvestrodasiops occultus.* Местонахождение голотипа не установлено.

Рис. 5. *Tricholonchaea stackelbergi* Czerny, 1934, лектотип.

Виды, описанные Г. Морге (G. Morge)

Три вида рода *Earomyia* Zetterstedt, 1842 описаны Морге в определительной таблице с рисунками без указания типового материала (Morge, 1959). Этикетки типовых экземпляров были опубликованы в последующие годы (Morge, 1962, 1963a).

appendiculus Morge, 1959 **(**Morge, 1959 : 345 (*Dasiops*)**)** (рис. 6). Голотип, самка: [Россия] «Толмачево, Ленинградская область, 3.VIII.1935 (Штакельберг)», «Holotypus *Dasiops appendiculus* Morge, det. G. Morge, Ex. 165». Инвентарный номер INS_DIP_0000923. Голотип наколот на минуцию, в хорошем состоянии.

Паратипы. 1 самец, 1 самка, Ленинградская обл., Гатчина, 12.VI.1940 (Штакельберг); 1 самка, южная Эстония, станция Пееду, 13.VIII.1951 (Штакельберг).

grusia Morge, 1959 **(**Morge, 1959 : 941 (*Earomyia*)**)** (рис. 7). Первоначальное описание представлено кратким перечислением признаков в определительной таблице, полное описание и материал приведены позднее (Morge, 1962 : 413). Голотип, самка: «Грузия, Боржоми–Бакуриани, поврежденные семена сосны и пихты VIII.[1]949 (Мурусидзе)», «Holotypus *Earomyia grusia* Morge, det. G. Morge, Ex. 3329». Инвентарный номер INS_DIP_0000924. Голотип приклеен дорсальной стороной на картонную пластинку.

Паратипы. 4 самца с такой же этикеткой, местонахождение еще одного паратипа (самки) с такой этикеткой не установлено.

hennigi Morge, 1959 **(**Morge, 1959 : 90 (*Dasiops*)**)** (рис. 8). Голотип, самка: [Россия] «Рождествено, Ленинградская обл. 2.VII.1956 (Штакельберг)», «Holotypus *Dasiops hennigi* Morge, det. G. Morge, Ex. 1976». Инвентарный номер INS_DIP_0000925. Голотип наколот на минуцию, в хорошем состоянии.

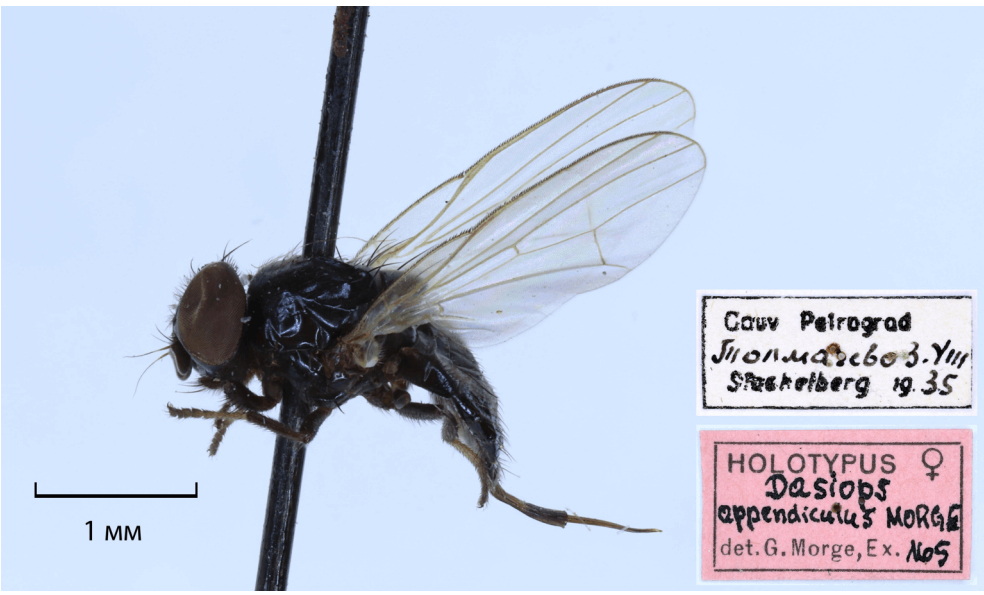

Рис. 6. *Dasiops appendiculus* Morge, 1959, голотип.

Рис. 7. *Earomyia grusia* Morge, 1959, голотип.

Рис. 8. *Dasiops hennigi* Morge, 1959, голотип.

Паратипы. 1 самка, Ленинградская обл., Рождествено, 2.VII.1956 (Штакельберг); 2 самки, Ленинградская обл., Луга, 9 и 22.VII.1955 (Штакельберг). В определительной таблице (не в описании) как паратип указана еще одна самка с этикеткой «Раковичи. 7.VI.1897 (Плеске)», местонахождение этого паратипа не установлено. Другие паратипы хранятся в европейских музеях.

impossibile Morge, 1959 **(**Morge, 1959 : 945 (*Earomyia*)**)**. Паратип, самец: [Россия: Адыгея] Гузерипль, среднее течение р. Белая, поляна, 3.VII.1935 (Деев). Голотип в Миланском музее естественной истории (Museo Civico di Storia Naturali di Milano).

noctuinus Morge, 1959 **(**Morge, 1959 : 79 (*Dasiops*)**)** (рис. 9). Голотип, самка: [Россия] «Кунгур, [Пермская область], «254, 26.V.1956, выв. 29.V.1956», «Pup. hier von – Präp. № 162», «Holotypus *Dasiops noctuinus* n. sp. det. G. Morge, Ex. 1999». Инвентарный номер INS_DIP_0000926. Голотип наколот на минуцию, в хорошем состоянии; вершина брюшка отсечена, местонахождение препарата неизвестно. Пупарий приклеен отдельно на картонную пластинку и подколот под экземпляром.

Паратип – самец с такой же этикеткой. Современное название *Silvestrodasiop noctuinus* (Morge, 1959).

perpropinquus Morge, 1959 **(**Morge, 1959 : 336 (*Dasiops*)**)**. Паратипы: 1 самка, [Россия] Петроград [= С.-Петербург], Карташевка, 16.VIII.1926 (Штакельберг); 1 самка, Ленинградская обл., Толмачево, 6.VIII.1935 (Штакельберг).

Голотип хранится в Немецком энтомологическом институте Зенкенберга (SDEI) в Мюнхеберге (Германия).

solivagus Morge, 1959 **(**Morge, 1959 : 341 (*Dasiops*)**)**. Паратипы: 1 самец, [Россия] Алушта, Крымский заповедник, 19.VIII.1929 (Буковский); 1 самец, Алушта, Крымский заповедник, р. Альма, ущелье. 6.IX.1929 (Буковский).

Голотип хранится в Естественноисторическом музее в Вене, Австрия.

tomskensis Morge, 1959 **(**Morge, 1959 : 944 (*Earomyia*)**)** (рис. 10). Типовой материал опубликован Морге (Morge, 1962 : 414–416). Голотип, самка: [Россия] «р[ека] Кунсук, Кузн[ецкий] окр[уг] Томск[ой] г[убернии]. 10.VII.1897 (Ю. Вагнер)», «к [оллекция] Вагнера, det. Morge, Ex. 2071». Инвентарный номер INS_DIP_0000927. Голотип наколот на булавку, левое крыло повреждено, в остальном сохранность хорошая.

Местонахождение паратипа – самки с этикеткой «Медвежья тропа, Нерпичье оз[еро], Камчатка. 29.VI.[19]08 (А. Державин)» – не установлено.

Г. Морге (Morge, 1963a : 388) свел это название в синонимы к *Earomyia bazini* Séguy, 1932, но Ковалев (1973б : 91) восстановил видовую самостоятельность *E. tomskensis*.

Виды, описанные В. Г. Ковалевым

aithoneatosa Kovalev, 1974 **(**Ковалев, 1974б : 94 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия] «Супутинский [= Уссурийский] [заповедник][,] 6.5.[19]69 (Н. Кр[ивошеина]) [,] 141[,] ильм», «Holotypus *Lonchaea aithoneatosa* V. Kovalev», инвентарный номер INS_DIP_0000928. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала было описано А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is pinned. It is in good condition; last abdominal segments dissected and presumed destroyed».

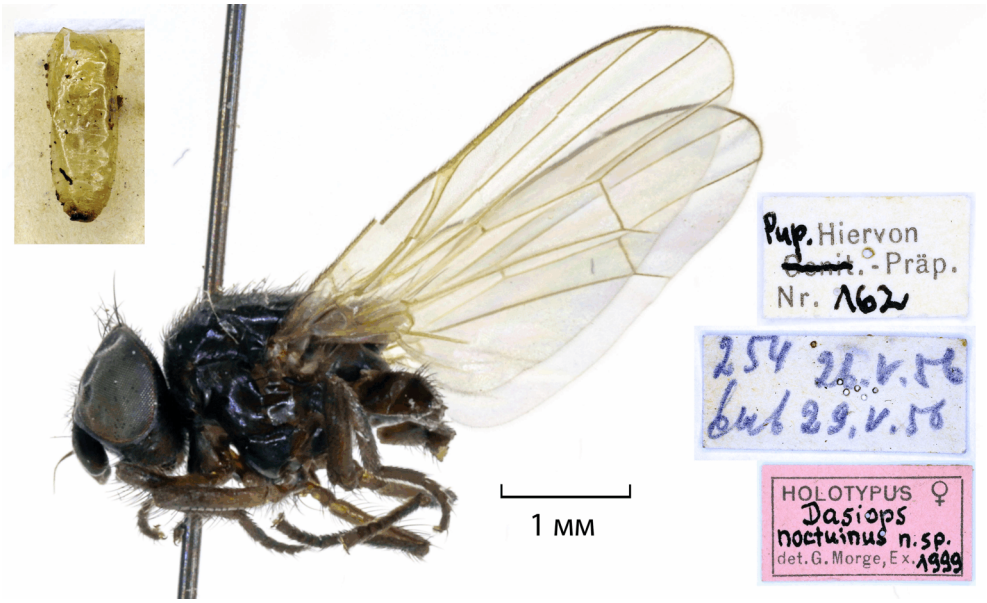

Рис. 9. *Dasiops noctuinus* Morge, 1959, голотип.

Рис. 10. *Earomyia tomskensis* Morge, 1959, голотип.

Паратипы. Самка с этикеткой как у голотипа хранится в коллекции ЗИН, еще одна самка – в коллекции ИПЭЭ.

Это название – младший синоним *Lonchaea subneatosa* Ковалев, 1974 (Kovalev, Морге, 1984).

andrei Kovalev, 1976 **(**Ковалев, 1976 : 937 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия] «Тува, Сарыг-Сеп[,] 29.8.[1]973[,] 044[,] (В. Ковалев)», «под корой лиственницы», «Holotypus *Lonchaea andrei* V. Kovalev», инвентарный номер INS_DIP_0000929. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала было изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is minute pinned; last abdominal segments dissected and presumed destroyed, otherwise condition good».

atronitens Kovalev, 1973 **(**Ковалев, 1973a : 206 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия] «MARITIME TERRITORY[,] Suputinsky reservation nr. Ussurijsk[,] 26.IX.[1]968 (B. Mamaev)», «reared from larva under bark of *Ulmus propinqua»,* «81», «Holotypus *Lonchaea atronitens* V. Kovalev», инвентарный номер INS_DIP_0000930. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала было изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is pinned; last abdominal segments dissected and presumed destroyed, otherwise condition good».

carpathica Kovalev, 1974 **(**Ковалев, 1974a : 450 (*Lonchaea*)**)** (рис. 11). Голотип, самец: [Украина] «Закарпатье, Квасы. 1963 (Н. Кривошеина)», «выведен 26.VI.[19]63 (Н. Кривошеина)» «из личинки, взятой в древесине лежащего бука 23.VI.[19]63». Инвен-

Рис. 11. *Lonchaea carpathica* Kovalev, 1974, голотип.

тарный номер INS_DIP_0000931. Голотип наколот на булавку, в хорошем состоянии, под ним подколот пупарий.

Паратип № 4: самец, «Закарпатье, Квасы, выведен 4.VIII.[19]63 (Н. Кривошеина)», «из личинки, взятой в древесине лежащего бука 23.VI.[19]63».

Паратипы №№ 1–3 и 5–7 хранятся в ИПЭЭ.

caucasica Kovalev, 1974 **(**Ковалев, 1974а : 448 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия, Адыгея] «Сев[еро]-зап[падный] Кавказ[,] 70 км южн[ее] Майкопа[,] Гузерипль[,] выведен 28.VII.[19]71[,] Н. Кривошеина», «из личинки на *Fomes* на буке, взятой 9.VII.[19]71», «7», «Holotypus *Lonchaea caucasica* V. Kovalev», инвентарный номер INS_DIP_0000932. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала было изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is pinned. It is in good condition; last abdominal segments dissected and presumed destroyed».

Паратипы – 2 самки с этикетками как у голотипа; экземпляр, выведенный 24.VII.1971, хранится в коллекции ИПЭЭ, а выведенный 28.VII.1971 – в коллекции ЗИН.

gorodkovi Kovalev, 1973 **(**Ковалев, 1973б : 79 (*Lonchaea*)**)** (рис. 12). Голотип, самец: [Россия] «окр[естности] Малокурильск[а,] о[стров] Шикотан. 21.IX.[1]968 (Городков)». Инвентарный номер INS_DIP_0000933. Голотип наколот на булавку; брюшко, левые крыло, жужжальце, средняя и задняя ноги утрачены.

hackmani Kovalev, 1981 **(**Ковалев, 1981 : 225 (*Lonchaea*)**)** (рис. 13). Голотип: самец, [Россия] «Московская область, 5 км N Истры, Полевщина. 3–30.VI.[19]72 (В. Г. Ковалев)», «выведен из личинки, собранной под корой осины». Инвентарный номер INS_DIP_0000934. Голотип наколот на булавку, в хорошем состоянии, под экземпляром на этой же булавке наколот пупарий.

Паратипы. 5 самцов и 6 самок из той же серии, к которой относится голотип, хранятся в коллекции ЗММГУ, еще 1 паратип (самец № D 4511) из Карелии и 8 паратипов из Финляндии – в Зоологическом музее в Хельсинки.

krivosheinae Kovalev, 1973 **(**Ковалев, 1973а : 212 (*Lonchaea*)**)** (рис. 14). Голотип, самец: [Россия, Приморский край] «Супутинский [заповедник], черемуха. 17.4.[19]69, 32 (Н. Кр[ивошеина])», «выведен из личинки, собранной под корой маакии амурской *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim. 17.IV.1969». Инвентарный номер INS_DIP_0000935. Голотип наколот на булавку, в хорошем состоянии.

Паратип № 1: самец, Супутинский заповедник, черемуха, 14.IV.1969 (Н. П. Кривошеина)», выведен из личинки, собранной под корой маакии амурской *Maackia amurensis* 14.IV.1969. На этикетке ошибочно указано «черемуха» вместо маакии амурской (Кривошеина, 1972; Ковалев, 1973а). Паратип № 2: самец, Супутинский заповедник, выведен 28.1.1965 (Н. П. Кривошеина) из личинки, взятой 14.IX.1964 под корой бархата амурского *Phellodendron amurense* Rupr.

Местонахождение паратипа № 3 не установлено, паратипы № 4 и № 5 хранятся в коллекции ИПЭЭ.

mamaevi Kovalev, 1973 **(**Ковалев, 1973а : 202 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия, Приморский край] «MARITIME TERRITORY[,] Suputinsky reservation nr. Ussurijsk[,]

Рис. 12. *Lonchaea gorodkovi* Kovalev, 1974, голотип.

22.IV.[19]69[,] B. Mamaev», «reared from larva under bark of *Maackia amurense»,* «54», «Holotypus *Lonchaea mamajevi* V. Kovalev», инвентарный номер INS_DIP_0000936. Экземпляр временно хранится в коллекции ЗММГУ.

Ранее состояние типового материала было изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is pinned; last abdominal segments dissected and presumed destroyed, otherwise condition good».

mcalpineiana Kovalev, 1973 **(**Ковалев, 1973б : 88 (*Lonchaea*)**)** (рис. 15). Голотип, самка: [Россия, Приморский край] «Южн[ое] Приморье, Супутинский запов[едник], выведен 25.1.1965 (Н. Кривошеина)», «выведен из личинки, собранной 22.IX.1964 под

Рис. 13. *Lonchaea hackmani* Kovalev, 1981, голотип.

Рис. 14. *Lonchaea krivosheinae* Kovalev, 1973, голотип.

Рис. 15. *Lonchaea mcalpineiana* Kovalev, 1974, голотип.

корой ильма (*Ulmus propinqua*)». Инвентарный номер INS_DIP_0000937. Голотип наколот на булавку, в хорошем состоянии, утрачена лишь правая средняя нога.

Паратип, самка с такой же этикеткой, хранится в коллекции ИПЭЭ.

nitidissima Kovalev, 1978 **(**Ковалев, 1978 : 190 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия] «Моск[овская] обл[асть], Приокско-террасн[ый] зап[оведник][,] 23–VI–[19]74 – L, 1[.]VII – I[,] 19[,] В. Ковалев», «под корой сосны», определительная этикетка «Holotypus *Lonchaea nitidissima* V. Kovalev», инвентарный номер INS_DIP_0000938. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала было изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is minute pinned. Condition is excellent».

Паратипы. 1 самка, Московская обл., Приокско-Террасный заповедник, 28.VI.1974 – L, 1.VII – I, 19 (В. Ковалев), под корой сосны (местонахождение не установлено); 1 самец хранится в коллекции ИПЭЭ, 2 самки – в коллекции ЗММГУ.

rossica Kovalev, 1975 **(**Ковалев, 1975 : 1652 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия] «Моск[овская] обл., окр. Красн[ой] Пахры, Малинки[,] 13[.]V–16[.]VI–[19]73[,] 13[,] В. Ковалев», «под корой сосны», «Holotypus *Lonchaea rossica* V. Kovalev», инвентарный номер INS_DIP_0000939. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is pinned; last abdominal segments dissected and presumed destroyed, otherwise condition good».

Паратипы. 2 самца в коллекции ИПЭЭ.

sibirica Kovalev, 1975 **(**Ковалев, 1975 : 1654 (*Lonchaea*)**)** (рис. 16). Голотип, самец: [Россия] «Усть-Омчуг, Магадан[ская] обл., лиственничное редколесье. 1.VII.[1]971 (Городков)». Инвентарный номер INS_DIP_0000940. Голотип наколот на булавку, конец брюшка отсутствует, в остальном состояние экземпляра хорошее.

Паратип, самец с такой же этикеткой, хранится в коллекции ЗММГУ.

Рис. 16. *Lonchaea sibirica* Kovalev, 1975, голотип.

subneatosa Kovalev, 1974 **(**Ковалев, 1974б : 89 (*Lonchaea*)**)** (рис. 17). Голотип, самец: [Россия] «б/н, Краснод[арский] кр[ай], Убинская, л[уб]/к[ора] осины. 14.VII.[19]70 [(Б. Мамаев)]», «Holotypus *Lonchaea subneatosa* Kovalev» (рукописная). Инвентарный номер INS_DIP_0000941. Голотип наколот на булавку, кончик брюшка утрачен.

Паратипы. 1 самка **(**Краснодарский край, станица Убинская, тополь, 4.VII.1970 (Н. Кривошеина)**)** хранится в коллекции ЗИН, остальные 22 паратипа хранятся в коллекции ИПЭЭ.

taigana Kovalev, 1976 **(**Ковалев, 1976 : 939 (*Lonchaea*)**)**. Голотип: самка, [Россия] «Тува, окр. Шагонара, Иштии-Хем[,] 22.8.[1]973[,] В. Ковалев», «под корой лиственницы», «Holotypus *Lonchaea centralasiae* [changed for *taigana* when published] V. Kovalev[,] V. Kovalev det. [19]74», инвентарный номер INS_DIP_0000942. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала было изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is pinned. It is in good condition».

tannuolae Kovalev, 1976 **(**Ковалев, 1976 : 934 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия] «Тува, окр. Шагонара, Иштии-Хем[,] 22.8.[1]973, 172, В. Ковалев», «под корой тополя», «Holotypus *Lonchaea tannuolae* V. Kovalev», инвентарный номер INS_DIP_0000943. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала было изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is minute pinned; last abdominal segments dissected and presumed destroyed, otherwise condition good».

tenuicornis Kovalev, 1978 **(**Ковалев, 1978 : 194 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия] «Моск[овская] обл., окр. Озеры[,] 8.IX.[1]974[,]–II.[1]975[,] 110[,] В. Ковалев», «под корой тополя», «Holotypus *Lonchaea tenuicornis* V. Kovalev[,] V. Kovalev det.», инвентарный номер INS_DIP_0000944. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала было изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is pinned. It is in good condition; last abdominal segments dissected and presumed destroyed».

ussuriensis Kovalev, 1973 **(**Ковалев, 1973a : 204 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия] «MARITIME TERRITORY[,] Suputinsky reservation nr. Ussurijsk[,] 22.IV.[19]69[,] B. Mamaev», «reared from larva under bark of *Maackia amurense», «*54», «Holotypus *Lonchaea ussuriense* V. Kovalev», инвентарный номер INS_DIP_0000945. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала было изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is pinned; last abdominal segments dissected and presumed destroyed, otherwise condition good».

vagans Kovalev, 1978 **(**Ковалев, 1978 : 188 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия] «Моск[овская] обл., окр. Озёр[ы,] 15.IX.1974–II.[1]975[,] 126[,] В. Ковалев», «из личинки, собранной под корой ольхи», «Holotypus *Lonchaea vagans* V. Kovalev[,] V. Kovalev det.», инвентарный номер INS_DIP_0000946. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала было изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is pinned; last abdominal segments dissected and presumed destroyed, otherwise condition good».

xylophila Kovalev, 1978 **(**Ковалев, 1978 : 193 (*Lonchaea*)**)**. Голотип, самец: [Россия] «Моск[овская] обл., Рузск[ий] р-н [= район], оз[еро] Глубокое[,] 16.VI.[19]74 – P, 22[.]

Рис. 17. *Lonchaea subneatosa* Kovalev, 1974, голотип.

VI – I[,] 72–73[,] В. Ковалев», «в древесине березы», «Holotypus *Lonchaea xylophila* V. Kovalev[,] V. Kovalev det. [19]74», инвентарный номер INS_DIP_0000947. Экземпляр временно находится в коллекции ЗММГУ. Состояние типового материала было изучено А. Л. Озеровым (Ozerov, 2010): «The holotype is pinned. Condition is excellent».

Паратип, самец с такой же этикеткой, хранится в коллекции ИПЭЭ.

В коллекции ЗИН хранятся также паратипы следующих видов, подаренные Дж. Макалпайном (J. McAlpine):

Dasiops relictus McAlpine, 1964,

Lonchaea alameda McAlpine, 1964,

*Lonchaea oreadis*McAlpine, 1964,

Lonchaea reidi McAlpine, 1964.

В коллекции есть также определенной И. Мейгеном самец *Lonchaea chorea* (Fabricius, 1781), «Meigen det[,] к[оллекция] Брандта» из коллекции И. Вальтля (I. Waltl).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на основе коллекции Зоологического института РАН (гостема АААА-А19-119020690082-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ковалев В. Г. 1973а. Описания новых и малоизвестных видов мух рода *Lonchaea* Fll. (Diptera, Lonchaeidae) из Южного Приморья. Энтомологическое обозрение **52** (1): 201–214.

Ковалев В. Г. 1973б. Новые данные о фауне мух-копьехвосток (Diptera, Lonchaeidae) Сибири и Дальнего Востока. В кн.: А. И. Черепанов (ред.). Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып. 8: Морфология и биология новых и малоизвестных видов фауны Сибири. Новосибирск: Наука, с. 78–95.

Ковалев В. Г. 1974а. Виды мух-копьехвосток рода *Lonchaea* Fll., близкие к *L. lumatula* Collin (Diptera, Lonchaeidae). Энтомологическое обозрение **53** (2): 447–453.

Ковалев В. Г.1974б. Ревизия палеарктических видов мух-копьехвосток группы *Lonchaea peregrina* (Diptera, Lonchaeidae). В кн.: Б. М. Мамаев (ред.). Насекомые – разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья. М.: Наука, с. 86–95.

Ковалев В. Г. 1975. Палеарктические виды мух-копьехвосток группы *Lonchaea corticis* (Diptera, Lonchaeidae). Зоологический журнал **54** (11): 1648–1655.

Ковалев В. Г. 1976. Материалы по фауне и экологии мух рода *Lonchaea* Fll. (Diptera, Lonchaeidae) Тувы. Энтомологическое обозрение **55** (4): 934–945.

Ковалев В. Г. 1978. Новые и малоизвестные виды мух-копьехвосток (Diptera, Lonchaeidae) из Подмосковья. Энтомологическое обозрение **57** (1): 188–199.

Ковалев В. Г. 1981. О европейских видах мух-копьехвосток группы *Lonchaea peregrina* (Diptera, Lonchaeidae). Зоологический журнал **60** (2): 221–1655.

Кривошеина Н. П. 1972. Комплексы двукрылых насекомых, развивающихся в маакии амурской. Труды Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР, новая серия **7** (110): 121–128.

Штакельберг А. А. 1955. Новые виды мух группы Acalyptrata (Diptera) из Ленинградской области. Труды Зоологического института АН СССР, том 18, с. 329–333.

Штакельберг А. А. 1958. Материалы по фауне двукрылых Ленинградской области, III. Diptera Acalyptrata, ч. 1. Сем. Lonchaeidae. Труды Зоологического института АН СССР, т. 24, с. 99–191.

Becker Th. 1895. Dipterologische Studien III. Lonchaeidae. Berliner Entomologische Zeitschrift **40**: 313–344.
Czerny L. 1934. 43. Lonchaeidae. In: E. Lindner (ed.). Die Fliegen der palaearktischen Region, vol. 5, pt. 83, p. 1–40, tabl. I–III.
Kovalev V. G., Morge G. 1984. Fam. Lonchaeidae. In: Á. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 9. Micropezidae–Agromyzidae. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 247–259.
Morge G. 1959. Monographie der palaearktischen Lonchaeidae (Diptera). Beiträge zur Entomologie **9**: 1–92, 323–371, 909–945.
Morge G. 1962. Monographie der palaearktischen Lonchaeidae (Diptera). Beiträge zur Entomologie **12**: 381–434.
Morge G. 1963a. Monographie der palaearktischen Lonchaeidae (Diptera). Beiträge zur Entomologie **12**: 381–389.
Morge G. 1963b. Lonchaeidae und Pallopteridae Osterreichs und der angrenzenden Gebiete, I, Lonchaeidae. Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz **9**: 123–312.
Ozerov A. V. 2010. Primary types of Diptera (Insecta) in the Zoological Museum of Moscow State University (ZMUM). III. Families Clusiidae, Helomyzidae, Lonchaeidae. Russian Entomological Journal 19 (2): 145–156.

TYPES OF THE DIPTEROUS FAMILY OF LANCE FLIES (DIPTERA, LONCHAEIDAE) IN THE COLLECTION OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES IN ST. PETERSBURG

E. P. Nartshuk, N. M. Paramonov, T. A. Suleymanova

Key words: Diptera, Lonchaeidae, holotypes, paratypes, lectotypes, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences.

SUMMARY

A catalogue of type specimens of the lance flies (Diptera, Lonchaeidae) described by L. Czerny, A. A. Stakelberg, G. Morge and V. G. Kovalev in the collection of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences in St. Petersburg is presented and supplied with photographs of the specimens and original labels. The lectotype of *Lonchaea stackelbergi* (Czerny, 1934) is designated.

ЮБИЛЕИ И ПАМЯТНЫЕ ДАТЫ

УДК 929

ПАМЯТИ А. С. ПЛЕШАНОВА (1941–2011)

© 2021 г. О. А. Чернышева,[1]* А. С. Миронова,[1] О. Т. Русинек[2,3]*****

[1] Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
ул. Лермонтова, 132, Иркутск, 664033 Россия
*e-mail: helga8408@mail.ru, ** e-mail: nkaverzina1986@rambler.ru
[2] Байкальский музей Иркутского научного центра СО РАН
ул. Академическая, 1, пос. Листвянка, Иркутская обл., 664520 Россия
[3] Иркутский государственный университет
ул. Карла Маркса, 1, Иркутск, 664003 Россия
***e-mail: o.rusinek@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.10.2021 г.
После доработки 9.11.2021 г.
Принята к публикации 9.11.2021 г.

Андрей Сергеевич Плешанов (1941–2011) – доктор биологических наук, профессор, ученый-биолог, биогеограф, специалист в области лесной биоценологии, энтомологии, фитопатологии, патофизиологии растений, биологического разнообразия и экологического картографирования. Многие годы возглавлял Лабораторию энтомопатологии древесных растений (1985–2011) и вместе с этим занимал должность заместителя директора по научной работе в Сибирском институте физиологии и биохимии растений СО РАН (1990–2009). 21 июля 2021 г. исполнилось 80 лет со дня рождения Андрея Сергеевича. Научное сообщество отметило это событие несколькими мероприятиями: 29 сентября 2021 г. состоялся межинститутский научный семинар и открытие выставки в Байкальском музее Иркутского научного центра СО РАН (п. Листвянка, Иркутская область), коллектив авторов выпустил книгу «Андрей Сергеевич Плешанов: Жить во времени, понять это время и стремиться к наполнению его новым содержанием», представляющую собой наиболее полное собрание фактов о жизни и деятельности А. С. Плешанова с полным списком его работ.

Ключевые слова: А.С. Плешанов, 80-летний юбилей, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, энтомология, экология, география, научный семинар, книга.

DOI: 10.31857/S036714452104016X

21 июля 2021 г. исполнилось 80 лет со дня рождения Андрея Сергеевича Плешанова – доктора биологических наук, профессора, члена Всероссийского энтомологического общества, Всероссийского общества охраны природы и Географического общества, специалиста в области лесной биоценологии, энтомологии, фитопатологии, патофизиологии растений, биологического разнообразия и экологического картографирования (рис. 1).

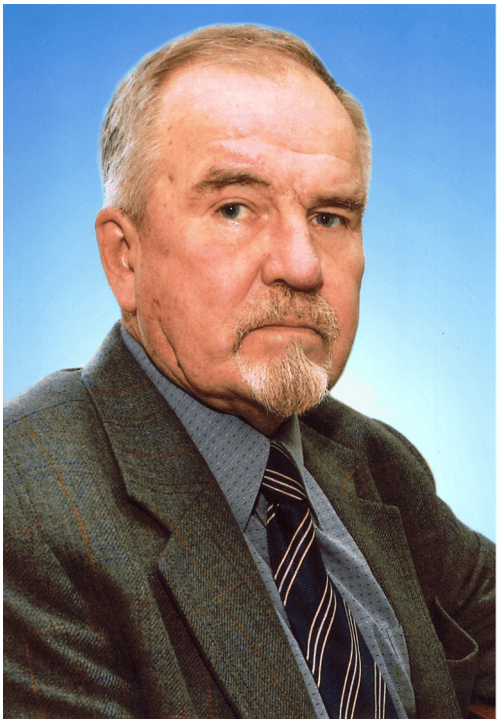

Рис. 1. Андрей Сергеевич Плешанов.

Родился А. С. Плешанов в Иркутске в семье геологов (рис. 2). Отец – Сергей Павлович, кандидат геолого-минералогических наук, доцент. Мать, Анна Лазаревна, окончила Иркутский горно-металлургический институт (ныне Иркутский национальный исследовательский технический университет – ИРНИТУ) и работала инженером в Институте земной коры СО РАН.

Интерес к биологии Андрей Сергеевич проявил еще в детстве, когда вместе со своими бабушками дома проводил «научные эксперименты», которые и посеяли в его сознании зерно неутомимого исследователя, увлекли научным поиском. Бабушка, Надежда Григорьевна Кулеш, по образованию биолог, привила любовь к биологии, а Валентина Григорьевна Плешанова (Кулеш), кандидат физических наук, – научный подход к исследованиям. Андрей Сергеевич со школьных лет начал коллекционировать насекомых; материал, собранный им в 1955 и 1957 гг. в Анапе (рис. 3), в дальнейшем послужил для написания первой публикации (Плешанов, 1958) и курсовой работы «К энтомофауне г. Анапы и его окрестностей».

По окончании школы Андрей Сергеевич в 1958 г. поступил на биолого-почвенный факультет Иркутского государственного университета. В студенческие годы (рис. 4) он проходил практику в Лаборатории энтомопатологии древесных растений в Сибирском институте физиологии и биохимии растений СО РАН (СИФИБР) и после окончания университета поступил в аспирантуру этого института, с которым была связана и вся его дальнейшая научная деятельность.

В 1967 г. А. С. Плешанов успешно защитил кандидатскую диссертацию, а в 1983 г. – докторскую. Обширные знания и организаторские способности позволили ему многие годы возглавлять Лабораторию энтомопатологии древесных растений (1985–2011 гг.) и занимать должность заместителя директора по научной работе (1990–2009 гг.).

Направления научных поисков А. С. Плешанова разнообразны и актуальны. Им разработаны новые подходы к картографической оценке состояния наземных экосистем при воздействии природных и антропогенных факторов, предложены новые методы выделения рефугиальных зон, создан формализованный метод построения реперной сети экологического мониторинга Байкальского региона. Он открыл уникальную реликтовую экосистему широколиственного леса из *Ulmus japonica* (Rehder) Sarg. (вяз японский) в нижнем течении р. Селенга.

Рис. 2. Родители Андрея Сергеевича – Анна Лазаревна и Сергей Павлович.

Важной особенностью научной работы Андрея Сергеевича было использование ее результатов в научно-практических разработках и внедрение их в различные сферы хозяйственной деятельности. Он принимал участие в организации и проведении авиахимических лесозащитных мероприятий в Монголии и внес вклад в разработку практически всех значимых программных директивных документов по охране природы Байкала, разработал рекомендации для Министерства лесного хозяйства РСФСР по защите лесов от насекомых в зоне строительства Байкало-Амурской магистрали (БАМ). А. С. Плешанов выступал в качестве эксперта при оценке состояния растительного покрова на особо охраняемых природных территориях, при строительстве промышленных предприятий, объектов путе- и нефтепроводов на территории Байкальского региона.

Вклад Андрея Сергеевича в энтомологию, экологию и географию огромен. Он автор и соавтор более чем 300 научных работ, в том числе 8 монографий. Одним из его фундаментальных трудов стала монография «Насекомые-дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири» (Плешанов, 1982). В ней проведена ревизия фауны филлофагов и описан новый вид насекомого – *Coleophora maturella* Pleshanov, 1982 (современное название – *Protocryptis maturella*, лиственничная чехлоноска ранняя). Такие коллективные монографии, как «Вредители лиственницы сибирской» (Рожков и др., 1966), «Зоны вредоносности насекомых-филлофагов Азиатской России» (Эпова, Плешанов, 1995), внесли существенный вклад в исследование вредителей в Сибири и на Дальнем Востоке. Как автор и редактор он принимал участие в подготовке коллективной монографии в двух томах «Байкаловедение» (2012). На основе разработанной Андреем Сергеевичем методики лесопатологического картографирования вместе с соавторами им созданы не имеющие аналогов карты «Вредоносность насекомых-филло-

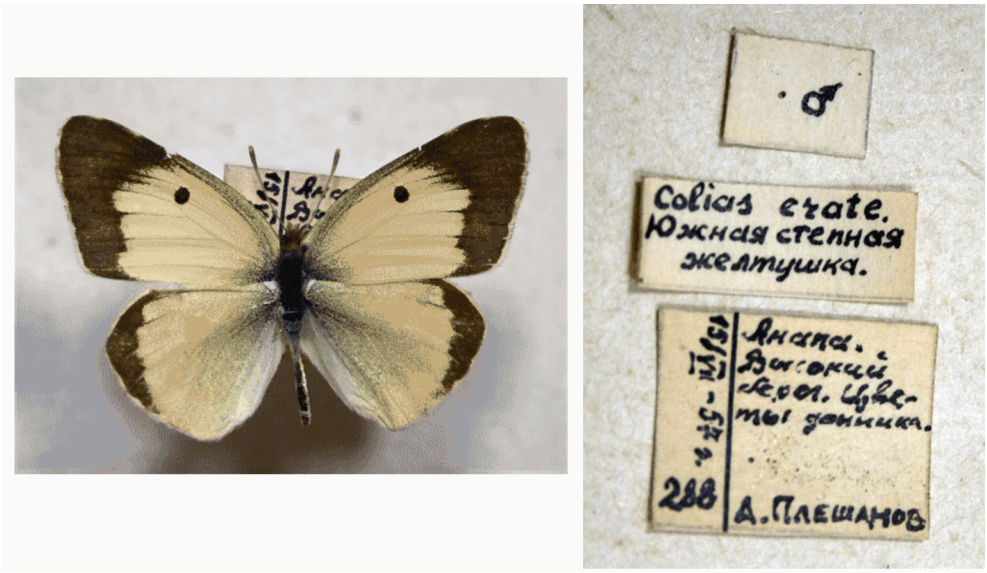

Рис. 3. Экземпляр и этикетка бабочки-желтушки, собранной А. С. Плешановым в Анапе в 1957 г. Экземпляр хранится на кафедре биолого-почвенного факультета ИГУ (фото В. Г. Шиленкова).

фагов Азиатской России» (Эпова, Плешанов, 1995), «Лесопатологическое состояние Байкальского региона» (Плешанов, Эпова, 1996), «Лесопатологическая обстановка (Иркутская область)» (Морозова и др., 2004).

В течение всей своей жизни А. С. Плешанов активно пополнял энтомологическую коллекцию, созданную в 1953 г. в СИФИБР (Иркутск) его учителем Анатолием Сергеевичем Рожковым. Значительное пополнение коллекции происходило в семидесятые годы двадцатого столетия в связи с решением новых региональных проблем лесного хозяйства (ослабление лесов атмосферными выбросами промышленных предприятий, освоение зоны БАМа), а позднее – в связи с возросшим интересом к оценке и сохранению биологического разнообразия. В настоящее время коллекция включает более тысячи видов насекомых и насчитывает около 100 000 смонтированных на булавках этикетированных экземпляров и около 10 000 экз. имаго и личинок насекомых в спирте. Андрей Сергеевич активно гербаризировал во время своих многочисленных экспедиций, зарубежных деловых и частных поездок. Его сборы пополнили гербарную коллекцию СИФИБР (IRK). Благодаря этим сборам на территории Иркутской области были установлены новые местонахождения редких видов сосудистых растений, внесенных в Красную книгу Иркутской области (2010, 2020): *Daphne mezereum* L. (волчеягодник обыкновенный), *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (дремлик чемерицевидный), *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (любка двулистная) и *Waldsteinia ternata* (Stephan) Fritsch (вальдштейния тройчатая) (Кривенко, Чернышева, 2018).

Помимо научной деятельности Андрей Сергеевич активно участвовал в общественной работе по распространению естественнонаучных знаний, читая лекции.

Рис. 4. Андрей Сергеевич в студенческие годы.

В студенческие годы он преподавал в Тутурской средней школе (Жигаловский р-н Иркутской обл.), а после окончания университета читал лекции по экологии и лесной энтомологии студентам Иркутского государственного университета (ИГУ) и Иркутского государственного педагогического института (ныне ПИ ИГУ). К своим научным, научно-популярным, газетным и журнальным публикациям Андрей Сергеевич собственноручно делал рисунки, зарисовки и фотографии. Он был также лектором общества «Знание» и входил в состав президиума этой организации в Восточно-Сибирском филиале СО АН СССР, избирался депутатом Иркутского областного Совета народных депутатов (1987–1990 гг.), возглавлял Окружную городскую избирательную комиссию.

А. С. Плешановым создана научная школа, ученики которой успешно трудятся в актуальных направлениях современной биологии – от энтомологии до ландшафтной экологии. Под его руководством защищено восемь кандидатских диссертаций.

Научное сообщество отметило 80-летний юбилей А. С. Плешанова в Байкальском музее Иркутского научного центра СО РАН (БМ ИНЦ СО РАН) (пос. Листвянка, Иркутская обл.), где 29 сентября 2021 г. состоялся межинститутский научный семинар и была открыта выставка. В семинаре приняли участие 50 человек: преподаватели и студенты биолого-почвенного и географического факультетов ИГУ и ПИ ИГУ (Иркутск); научные сотрудники, аспиранты Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН (ИГ, Иркутск), СИФИБР (Иркутск), БМ ИНЦ СО РАН (Иркутск), Бурятского

государственного университета (БГУ, Улан-Удэ), ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения РАН (Владивосток). В работе семинара приняли участие супруга А. С. Плешанова – Галина Ивановна Плешанова (Иркутск), племянница Мария Александровна и внучатая племянница Елена Сергеевна Татаровы (Иркутск).

На семинаре было сделано шесть докладов, один из них в режиме on-line. Открыла семинар О. А. Чернышева (СИФИБР) докладом о жизни и научной деятельности ученого, И. А. Антонов (СИФИБР) оценил вклад А. С. Плешанова в исследование мирмекофауны Прибайкалья, В. Г. Шиленков (ИГУ) расказал об учебе и деятельности Андрея Сергеевича в Иркутском государственном университете. Доклады Б. Б. Намзалова (БГУ), Т. П. Ореховой (ФНЦ Биоразнообразия ДВО) и Г. И. Плешановой были посвящены воспоминаниям об этом замечательном человеке.

Завершился семинар открытием выставки-экспозиции, посвященной А. С. Плешанову, где продемонстрированы личные фотографии и письма, рукописи, научные труды, коллекция собранных Андреем Сергеевичем насекомых, художественные картины его отца – С. П. Плешанова и научного руководителя – А. С. Рожкова.

В юбилейном 2021 г. в серии «Исследователи Байкала» вышла в свет книга «Андрей Сергеевич Плешанов: Жить во времени, понять это время и стремиться к наполнению его новым содержанием» (Чернышева и др., 2021). Книга включает биографию Андрея Сергеевича, описание его научной деятельности, воспоминания коллег и три его научно-популярные статьи (две опубликованы впервые, одна переиздается). Это полное собрание фактов о жизни и деятельности А. С. Плешанова публикуется впервые, электронная версия книги будет доступна в ближайшее время на сайте http://www.sifibr.irk.ru/.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байкаловедение = Baikalogy, в 2 книгах. 2012. Отв. ред. О. Т. Русинек и др. Новосибирск: Наука, 1110 с.

Вредители лиственницы сибирской. 1966. Отв. ред. А. С. Рожков. М.: Наука, 328 с.

Кривенко Д. А., Чернышева О. А. 2018. Новые местонахождения охраняемых видов сосудистых растений в Южной Сибири. Ботанический журнал **104** (7): 143–160. doi: 10.1134/S0006813619070068

Морозова Т. И., Плешанов А. С., Эпова В. И. 2004. Лесопатологическая обстановка (карта, М 1 : 2 500 000). В кн.: Атлас Иркутской области: экологические условия развития. М.; Иркутск: ИГ СО РАН, Роскартография, с 81, 84.

Плешанов А. С. 1958. Рано или поздно? Юный натуралист **6**: 14.

Плешанов А. С. 1982. Насекомые-дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 209 с.

Плешанов А. С., Рожков А. С. 1977. Рекомендации по планированию борьбы с вредителями листопадных пород (включая лиственницу) в Иркутской области. Отв. ред. Ф.Э. Реймерс. Проспект научно-исследовательских работ, рекомендованных для внедрения в народное хозяйство. Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, с 31–36.

Плешанов А. С., Эпова В. И. 1996. Лесопатологическое состояние Байкальского региона. [Карта]. М 1 : 7 000 000. В кн.: А. В. Белов, В. А. Коптюг (ред.). Настоящее и будущее Байкальского региона (возможности устойчивого развития): Проект. Ч. 1. Природный комплекс. Новосибирск: Издательство ИНЦ и БНЦ СО РАН, с. 44–45.

Чернышева О. А., Антонов И. А., Егорова И. Н., Миронова А. С., Татарова Е. С., Шиленков В. Г., Русинек О. Т. 2021. Андрей Сергеевич Плешанов: Жить во времени, понять это время и стремиться к наполнению его новым содержанием. Иркутск: Издательство Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 140 с.

Эпова В. И., Плешанов А. С. 1995. Зоны вредоносности насекомых-филлофагов Азиатской России. Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма РАН, 47 с.

HOMAGE TO A. S. PLESHANOV (1941–2011)

O. A. Chernysheva, A. S. Mironova, O. T. Rusinek

Key words: A. S. Pleshanov, 80th anniversary, Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, entomology, ecology, geography, scientific seminar, book.

SUMMARY

Andrey Sergeevich Pleshanov (1941–2011) was a Doctor of Biological Science, professor, biologist, biogeographer, specialist in the field of forest biocenology, entomology, phytopathology, plant pathophysiology, biological diversity and ecological mapping. For many years he headed the Laboratory of Entomopathology of Woody Plants (1985–2011) and held the position of Deputy Director for Research at the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS (1990–2009). July 21, 2021 the 80th anniversary of his birthday was marked. The scientific community celebrated this occasion with several events: on September 29, 2021, an inter-institute scientific seminar and the opening of an exhibition in the Baikal Museum of the Irkutsk Scientific Centre of the SB RAS (Listvyanka Village, Irkutsk Province) took place. A group of authors published the book "Andrey Sergeevich Pleshanov: Live in Time, Understand this Time and Strive to Fill it with New Content", which is the most comprehensive collection of facts about the life and work of A. S. Pleshanov with full list of his publications.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92

ПАМЯТИ ВИКТОРА АНАТОЛЬЕВИЧА КРИВОХАТСКОГО (1954–2021)

© 2021 г. М. Г. Волкович,* О. Г. Овчинникова, Ю. В. Самарцева,*** С. А. Белокобыльский******

IN MEMORIAM: VIKTOR ANATOLIEVICH KRIVOKHATSKY (1954–2021)

M. G. Volkovitsh, O. G. Ovtshinnikova, Yu. V. Samartseva, S. A. Belokobylskij

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: polycest@zin.ru, **e-mail: brach@zin.ru, ***e-mail: Yulia.Samartseva@zin.ru,
****e-mail: doryctes@gmail.com

Поступила в редакцию 10.11.2021 г.
После доработки 11.11.2021 г.
Принята к публикации 11.11.2021 г.

DOI: 10.31857/S0367144521040171

18 августа 2021 г. ушел из жизни доктор биологических наук Виктор Анатольевич Кривохатский, ведущий научный сотрудник лаборатории систематики насекомых Зоологического института РАН.

Виктор Анатольевич родился 20 января 1954 г. Детство и юношеские годы он провел в Ленинграде. Родители, Инесса Викторовна и Анатолий Сергеевич Кривохатские, однокурсники, выпускники химического факультета Ленинградского государственного университета (ЛГУ), радиохимики, в то время работали научными сотрудниками в Радиевом институте им. В. Г. Хлопина. Его отец, доктор химических наук, профессор, лауреат двух Государственных премий СССР (1977, 1985), был заведующим отделом института, участвовал в ликвидации послед-

ствий аварии на Чернобыльской АЭС и до конца жизни активно занимался ядерной безопасностью. Родители не были коренными ленинградцами, мать была уроженкой Петрозаводска, а отец – Ростова-на-Дону, и на лето Виктора вместе со старшей сестрой Натальей отправляли к ростовской бабушке, Валентине Петровне Романовой. Валентина Петровна была энтомологом, преподавала на биологическом факультете Ростовского государственного университета, летом вела студенческую энтомологическую практику и брала с собой маленького Виктора. Во время экскурсий на этой практике у него и проявился интерес к изучению насекомых, там он постигал азы энтомологии и уже в старших классах посещал энтомологический кружок при кафедре энтомологии биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета, в который он поступил сразу после окончания школы.

После окончания университета в 1976 г. Виктор Анатольевич в течение года работал преподавателем биологического кружка в Ленинградском Дворце пионеров, но это не соответствовало его научным интересам, и он уехал работать в Туркмению, где занимал различные должности сначала в Бадхызском государственном (1977–1978 гг.), а затем в Репетекском биосферном (1978–1983 гг.) заповедниках. В этот период он занялся изучением членистоногих, обитающих в норах и гнездах пустынных животных, что определило тематику его кандидатской диссертации. Однако его интересовали не только обитатели нор и гнезд, но и вся богатейшая энтомофауна пустынь Средней Азии, которую Виктор Анатольевич прекрасно знал и впоследствии опубликовал фаунистический список (кадастр) насекомых Репетекского заповедника (Кривохатский, 1985). Он был замечательным коллектором, по его сборам были описаны новые монотипный род и вид эмбий из Бадхызского заповедника – *Badkhyzembia krivokhatskyi* Gorochov et Anisyutkin, 2006, а также новые виды скорпионов, сольпуг и насекомых из различных отрядов. В 1985 г. Виктор Анатольевич защитил в Ленинградском государственном университете кандидатскую диссертацию, посвященную норовым консорциям членистоногих в песчаных пустынях Средней Азии.

В 1983 г. он переехал в Белгородскую обл. в заповедник «Лес на Ворскле» (в настоящее время участок заповедника «Белогорье»), на базе которого проходили учебные практики студентов биологического факультета и проводились научные исследования преподавателями и научными сотрудниками ЛГУ и других учреждений. В заповеднике он прошел путь от младшего научного сотрудника до директора (1985 г.) и по совместительству – заведующего филиалом Биологического научно-исследовательского института ЛГУ (1989 г.). В годы работы в заповеднике Виктор Анатольевич активно изучал его богатую лесостепную энтомофауну, работал над составлением кадастра насекомых «Леса на Ворскле», опубликовал несколько статей по норовым консорциям лесостепной зоны и фауне жесткокрылых из семейств щелкунов и пластинчатоусых (совместно с М. Г. Волковичем), занимался постановкой справочной коллекции насекомых заповедника. Он находил также время для преподавательской деятельности, проводя практические занятия по энтомологии со студентами ЛГУ.

Еще в Туркмении Виктор Анатольевич заинтересовался муравьиными львами (Neuroptera: Myrmeleontidae) и затем продолжал их собирать и изучать в экспедиционных поездках, которые он организовывал, работая в заповеднике «Лес на Ворскле». Этому увлечению определенно способствовала дружба с Александром Всеволодовичем Захаренко (1948–2004) (Харьков, Украина), профессором кафедры зоологии и

1

2

3

4

5

1 – юный энтомолог Витя Кривохатский, Ростов-на-Дону, 1965 г.; *2* – за сбором норных членистоногих, Туркмения, Репетек, 1982 г.; *3* – студенческая полевая практика, Белгородская обл., «Лес на Ворскле», 1990 г.; *4* – Туркмения, упаковка материала в экспедиции ЗИН, 1991 г.; *5* – Саратов, начало экспедиции, 2004 г. (слева направо: В. В. Аникин, В. А. Кривохатский, О. Г. Овчинникова, Э. П. Нарчук, Н. М. Парамонов, А. Н. Овчинников).

энтомологии Харьковского аграрного университета, известным специалистом по сетчатокрылым насекомым.

Все время после окончания университета Виктор Анатольевич поддерживал связь с Зоологическим институтом АН СССР в Ленинграде и его сотрудниками, собирая для них материал по различным группам паукообразных и насекомых и публикуя совместные статьи.

В 1991 г. Виктор Анатольевич был приглашен в Зоологический институт РАН на должность старшего научного сотрудника лаборатории биологических основ интродукции полезных организмов, создаваемую под руководством В. Ф. Зайцева, а в 1999 г. он был переведен на должность ведущего научного сотрудника. Виктор Анатольевич активно участвовал в реализации нескольких международных проектов по биологическому контролю сорняков и в организации совместных экспедиционных поездок на юг европейской России и в Среднюю Азию для поиска новых перспективных агентов биоконтроля некоторых инвазивных сорняков (горчака, молочая). Однако его научные интересы были далеки от сугубо прикладных проблем биологического контроля, и он продолжал интенсивно заниматься систематикой и зоогеографией сетчатокрылых, а в 2002 г. перешел в лабораторию систематики насекомых, где заведовал отделением сетчатокрылых и дополнительно курировал «бесхозные» и весьма обширные коллекции водных насекомых, паукообразных и многоножек. В 1999 г. им была успешно защищена докторская диссертация по систематике и зоогеографии муравьиных львов «Муравьиные львы (Neuroptera, Myrmeleontidae) Палеарктики (морфология, классификация, зоогеография)».

Виктор Анатольевич был признанным специалистом в области систематики сетчатокрылых мировой фауны; он автор 337 научных работ, в том числе 5 монографий. Им были описаны десятки новых видов муравьиных львов из разных частей света. Книга «Муравьиные львы (Neuroptera: Myrmeleontidae) России» оказалась широко востребованной, несмотря на небольшое число мирмелеонтологов. Им также были опубликованы многочисленные газетные и журнальные статьи в периодических изданиях Туркмении и России (главным образом в Белгородской области) и биографические материалы. Его интересовали экология сообществ членистоногих в гнездах птиц и норах млекопитающих, фаунистика, эволюция и особенно зоогеография и охрана природы, биоиндикация, информационное обеспечение научных исследований. С 1998 г. Виктор Анатольевич возглавлял Экспертную комиссию по зоологическим коллекциям Зоологического института, уделял много времени развитию фондовой коллекции лаборатории систематики насекомых, был членом Центральной экспертной группы по зоологическим коллекциям Госкомэкологии РФ и экспертом Межведомственной комиссии по Красной книге РФ. В разные годы Виктор Анатольевич был организатором или участником более чем тридцати энтомологических экспедиций по степям и пустыням Причерноморья, Центрального Черноземья, Северного Кавказа, Прикаспия, Поволжья, Казахстана, Средней Азии, а также горам Крыма, Кавказа, Урала, Забайкалья и Дальнего Востока. Он многократно выезжал в командировки для изучения коллекций сетчатокрылых в ведущих зоологических учреждениях России, музеях Хельсинки, Варшавы, Бытома, Будапешта, Сан-Франциско и Пекина.

Виктор Анатольевич много времени посвящал обработке и обновлению старых коллекций. Им идентифицированы и обозначены уникальные экземпляры сетчатокрылых из коллекций Г. И. Фишера фон Вальдгейма, Э. А. Эверсмана, Э. Ф. Менетрие,

1

2

3

4

5

6

В. А. Кривохатский.

1 – в президиуме XII съезда РЭО, С.-Петербург, 2002 г. (слева направо: президент РЭО Г. С. Медведев, В. А. Кривохатский, О. А. Катаев, В. И. Тобиас, С. А. Белокобыльский); *2* – в коллекции сетчатокрылых ЗИН с Андре Простом (A. Prost, France), 2006 г.; *3*, *4* – во время поездки в Китай, 2006 г.; *5* – сбор личинок муравьиных львов в Польше, 2005 г.; *6* – с Ильхамой Гудрет Гызы Керимовой (Азербайджан, Баку) в своем рабочем кабинете в ЗИНе, 2019 г.

А. П. Федченко, Ф. А. Р. Коленати, хранящиеся в Зоологическом институте РАН, Зоологическом музее Московского университета и музее Лесотехнической академии. Он участвовал в поиске, реставрации и обозначении типовых экземпляров видов членистоногих, описанных Ф. Ф. Брандтом, С. А. Спасским, А. А. Бялыницким-Бирулей; им обозначен неотип широко распространенного палласовского вида муравьиного льва [*Myrmecaelurus trigrammus* (Pallas, 1773)] (Кривохатский, 2011). Виктор Анатольевич принимал участие в работе двух международных конгрессов по сетчатокрылым насекомым (Каир, 1994; Хельсинки, 1997) и во многих других отечественных и зарубежных научных конференциях.

Большая и очень важная работа была проведена Виктором Анатольевичем в качестве члена Президиума и Совета и многолетнего казначея Русского энтомологического общества. Виктор Анатольевич был ученым секретарем XI (1997 г.) и XII (2002 г.) съездов РЭО – первых после развала СССР, которые очень помогли объединению энтомологов России в этот период. В 2000 г. он взял на себя основные хлопоты по перерегистрации РЭО как юридического лица. Виктор Анатольевич много сделал для развития библиотеки РЭО и начал масштабную электронную каталогизацию ее фондов. Благодаря его энергичной деятельности и энтузиазму удалось восстановить издательскую деятельность Общества после перерыва в начале 90-х годов: были возобновлены издания «Трудов Русского энтомологического общества» (ответственным редактором которых он был с 2005 г. и оставался до последних дней) и «Чтений памяти Н. А. Холодковского». В 2012 г. на XIV съезде РЭО он был избран Почетным членом общества.

К Виктору Анатольевичу часто обращались за консультациями по самым разным вопросам, и он всегда с радостью делился своими обширными знаниями. Была успешно защищена выполненная под его руководством кандидатская диссертация, им отредактировано более десяти монографий и сборников.

Много времени и сил Виктор Анатольевич уделял организации охраны природы, принимал активнейшее участие в подготовке и публикации Красных книг Ленинградской и Московской областей, С.-Петербурга, Краснодарского края, Крыма и Севастополя. Например, для Красной книги природы Ленинградской области им написано 77 очерков, причем только 18 из них – в соавторстве с коллегами. В специальных публикациях им оценено видовое разнообразие насекомых Петергофского фонтанного парка и энтомофауны Ленинградской области.

Виктор Анатольевич много занимался научно-организационной деятельностью, он состоял членом диссертационного совета при Зоологическом институте РАН, его часто включали в комиссию по предварительному рассмотрению диссертаций, причем он никогда не подходил к этому формально; Виктор Анатольевич был одним из организаторов создания информационной системы по энтомологии в Интернете «ZInsecta» и одним из разработчиков информационной системы по биологическому разнообразию России «BIODIV», до последнего времени входил в состав редколлегии «Кавказского энтомологического бюллетеня».

Виктор Анатольевич был исключительно разносторонним и увлекающимся человеком с неуемной энергией, его интересовали многие аспекты жизни. Он хорошо знал литературу, писал стихи, неплохо рисовал, интересовался кулинарией, очень любил готовить и модернизировать старые рецепты, создавая новые, и с удовольствием

1 *2*

Бадхыз, Кызыл-Джар. Картины В. А. Кривохатского (1978), масло, картон.
1 – вид из пещеры, *2* – 2-й км оврага.

угощал собственными блюдами друзей и коллег, занимался садоводством, был активным участником, а нередко и организатором лабораторных праздников (особенно новогодних). Всеми своими делами и идеями он умел заразить и увлечь окружающих.

Несмотря на серьезные проблемы со здоровьем после перенесенного в 2007 г. инсульта, Виктор Анатольевич продолжал активную научную и организационную деятельность, показывая пример истинного служения науке, преданности профессии и творчеству, несмотря ни на какие трудности. Только за период 2013–2017 гг. им было опубликовано 19 научных статей, 7 рецензий; большое число статей было подготовлено и опубликовано им в последние годы жизни. Виктор Анатольевич многое успел сделать и оставил богатое научное наследие, однако к великому сожалению многие работы и планы он завершить не успел. Мы очень надеемся, что хотя бы часть рукописей будет закончена и опубликована его соавторами.

Светлая память о Викторе Анатольевиче навсегда останется в сердцах всех, кто его знал.

СПИСОК РАБОТ В. А. КРИВОХАТСКОГО

1980

Кривохатский В. А. 1980. Беспозвоночные. В отчете: Обитатели нор грызунов пустыни. Экспериментальные исследования песчаных пустынь на уровне экосистем и геосистем. Отчет НИР РППС, Ашхабад, № ГР 760 75037. Деп. ВИНИТИ, № деп. Б 939 694, с. 393–431.

1981

Кривохатский В. А. 1981. Динамика численности ногохвостки *Willowsia samarkandica* в Восточных Каракумах. В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Тезисы докладов 7 Всесоюзного совещания, Киев: с. 109.

Кривохатский В. А. 1981. Определение «индекса ботробионтности» беспозвоночных. Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. М: с. 222–223.

Кривохатский В. А. 1981. Сезонная и суточная динамика численности беспозвоночных животных в норах большой и полуденной песчанок в Восточных Каракумах. Известия АН ТССР, Серия биологических наук **4**: 32–39.

Кривохатский В. А., Фет В. Я., 1981. Особенности распределения пауков Бадхыза в весенний период. Известия АН ТССР, Серия биологических наук **1**: 45–51.

1982

Кривохатский В. А. 1982. Блохи из нор грызунов Репетекского заповедника. Известия АН ТССР, Серия биологических наук **4**: 74–76.

Кривохатский В. А. 1982. Связи членистоногих норовых экосистем большой песчанки с окружающими экосистемами. Энтомологическое обозрение **61** (4): 779–785.

Кривохатский В. А. 1982. Членистоногие животные из ходов нор песчанок в Восточных Каракумах. Экология **2**: 60–64.

Кривохатский В. А., Фет В. Я. 1982. Пауки (Aranei) из нор грызунов Восточных Каракумов. Проблемы освоения пустынь **4**: 68–75.

Ишанкулиев М. И., Кривохатский В. А. 1982. Список работ, опубликованных по материалам Репетекской песчано-пустынной станции с 1972 по 1981 гг. Проблемы освоения пустынь **4**: 76–88.

1983

Кривохатский В. А. 1983. К изученности норовых консорций большой песчанки. Проблемы освоения пустынь **1**: 59–68.

1984

Кривохатский В. А. 1984. Сезонное изменение распределения блох в наружных ходах нор как показатель их миграционной активности. Паразитология **43** (2): 150–153.

1985

Кривохатский В. А. 1985. К истории формирования норовой энтомофауны песчаных пустынь. Энтомологическое обозрение **64** (4): 696–704.

Кривохатский В. А. 1985. Насекомые норовых консорций песчаных пустынь Средней Азии. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Л.: Ленинградский ордена Ленина и ордена трудового Красного знамени государственный университет им. А. А. Жданова, 20 с.

Кривохатский В. А. 1985. Насекомые Репетека. Кадастр видов. Ашхабад: Ылым, 72 с.

Кривохатский В. А. 1985. Опыт мониторинга норовых консорций большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) в Репетекском биосферном заповеднике. Известия АН ТССР, Серия биологических наук **1**: 27–32.

1986

Кривохатский В. А. 1986. Очередные задачи энтомологических исследований в заповедниках. В кн.: Природные ресурсы заповедных территорий, перспективы их охраны в условиях ускоренного научно-технического прогресса. Тезисы докладов научной конференции. Воронеж, с. 137–139.

Кривохатский В. А., Кащеев В. А. 1986. Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) из нор грызунов и других местообитаний Репетекского заповедника. Известия АН ТССР, Серия биологических наук **3**: 26–31.

Волкович М. Г., Кривохатский В. А. 1986. Материалы к фауне жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) заповедника «Лес на Ворскле». В кн.: В. С. Ипатов (ред.). Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. Л.: Издательство ЛГУ, с. 204–206.

1987

Кривохатский В. А. 1987. Об оптимальном соотношении плотности хищников и их жертв в сообществах членистоногих животных в норах большой песчанки. Вестник Ленинградского университета. Серия 3 **1** (3): 95–98.

1988

Кривохатский В. А. 1988. Заметки о фауне блох (Aphaniptera) заповедника «Лес на Ворскле». Вестник Ленинградского университета. Серия 3 **1** (3): 124–125.

Гусаров В. И., Кривохатский В. А., Павлов И. В. 1988. Членистоногие животные из нор подземной полевки (*Pitymys subterraneus* Sel.-Long., 1836) в заповеднике «Лес на Ворскле». Вестник Ленинградского университета. Серия 3 **2** (10): 11–15.

1989

Кривохатский В. А. 1989. Государственный заповедник «Лес на Ворскле». Белгород: Всероссийское общество охраны природы, 24 с.

Кривохатский В. А. 1989. Исследование обитателей нор млекопитающих в СССР. Вестник Ленинградского университета. Серия 3 **4** (24): 13–18.

Кривохатский В. А. 1989. Кадастр заповедника в системе кадастров. В кн.: Всесоюзное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. Тезисы докладов. Часть I. Уфа: Башкирское книжное издательство, с. 35–37.

Кривохатский В. А. 1989. Кадастр насекомых заповедника «Лес на Ворскле». В кн.: Всесоюзное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. Тезисы докладов. Часть IV. Уфа: Башкирское книжное издательство, с. 161–163.

Волкович М. Г., Кривохатский В. А. 1989. Пластинчатоусые жесткокрылые (Coleoptera, Scarabaeoidea) заповедника «Лес на Ворскле». Вестник Ленинградского университета. Серия 3 **2** (10): 3–7.

1990

Кривохатский В. А. 1990. Новый вид муравьиного льва (Neuroptera, Myrmeleonidae) из Средней Азии. В кн.: И. А. Акимов (ред.). Новости фаунистики и систематики: сборник научных трудов. Академия наук Украинской ССР, Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена. Киев: Наукова думка, с. 61–63.

Кривохатский В. А. 1990. Проблемы охранных зон на примере заповедника «Лес на Ворскле». В кн.: Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Актуальные вопросы заповедного дела. Тезисы докладов Всесоюзной конференции, т. 1. Новгород, с. 302–303.

Кривохатский В. А. 1990. Ревизия муравьиных львов рода *Lopezus* Navás, 1913 (Neuroptera, Myrmeleonidae). Энтомологическое обозрение **69** (4): 893–904. Krivokhatskiy [Krivokhatsky] V. A. 1991. Revision of the genus *Lopezus* Navás, 1913 (Neuroptera, Myrmeleonidae). Entomological Review **70** (5): 90–102].

Кривохатский В. А. 1990. Членистоногие животные – обитатели гнезд птиц лесостепной дубравы. В кн.: Проблемы кадастра, экологии и охраны животного мира России. Тезисы докладов Всероссийской научной конференции. Воронеж, с. 104–106.

1991

Кривохатский В. А. 1991. Новый вид муравьиного льва рода *Myrmeleon* (Neuroptera, Myrmeleonidae) из Туркмении. Зоологический журнал **70** (2): 147–149.

1992

Кривохатский В. А. 1992. Новые таксоны азиатских муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae). Энтомологическое обозрение **71** (2): 405–413. Krivokhatskiy [Krivokhatsky] V. A. 1995. New taxa of Asiatic ant lions (Neuroptera, Myrmeleontidae). Entomological Review **74** (5): 33–42].

Krivokhatsky V. A. 1992. A new ant-lion from Turkmenia, Middle Asia (Insecta, Neuroptera, Myrmeleonidae). Reichenbachia **29** (14): 77–80.

1993

Кривохатский В. А. 1993. Обзор муравьиных львов группы *Myrmecaelurus* (*Nohoveus*) *zigan* (Neuroptera, Myrmeleontidae) с описанием нового вида из Армении. Энтомологическое обозрение **72** (3): 626–630. [Krivokhatskiy V. A. 1994. Review of the *Myrmecaelurus* (*Nohoveus*) *zigan* group (Neuroptera, Myrmeleontidae), with description of a new species from Armenia. Entomological Review **73** (5): 23–27].

Кривохатский В. А. 1993. О сроках развития некоторых палеарктических муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) в лабораторных условиях. Известия Харьковского энтомологического общества **1** (2): 84–91.

Захаренко А. В., Кривохатский В. А. 1993. К познанию сетчатокрылых (Insecta, Neuroptera) Центрально-Черноземного заповедника и заповедника «Лес на Ворскле». Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3 **4** (24): 26–31.

Захаренко А. В., Кривохатский В. А. 1993. Сетчатокрылые (Neuroptera) европейской части бывшего СССР. Известия Харьковского энтомологического общества **1** (2): 34–83 (текст на русском языке и его полный английский перевод).

1994

Кривохатский В. А. 1994. Личинки муравьиных львов рода *Euroleon* E.-P. (Neuroptera, Myrmeleontidae). Известия Харьковского энтомологического общества **2** (1): 49–61.

Кривохатский В. А., Захаренко А. В. 1994. Муравьиные львы родов *Euroleon* Esben-Petersen, 1918 и *Kirghizoleon* gen. n. (Neuroptera, Myrmeleontidae) Палеарктики. Энтомологическое обозрение **73** (3): 690–699. [Krivokhatskiy V. A., Zakharenko A. V. 1995. Antlions of genera *Euroleon* Esben-Petersen, 1918 and *Kirghizoleon* gen. n. (Neuroptera, Myrmeleontidae) of the Palearctic Region. Entomological Review **74** (9): 34–45].

Кривохатский В. А., Захаренко А. В. 1994. Список сетчатокрылых (Neuroptera), собранных в Крыму экспедицией Харьковского энтомологического общества. Известия Харьковского энтомологического общества **2** (1): 168–169.

Krivokhatsky V. A. 1994. Ant-lions (Neuroptera, Myrmeleontidae) in Turkmenistan. In: V. Fet, K. I. Atamuradov (eds). Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 495–498.

Krivokhatsky V. A. 1994. Arthropods inhabiting rodent burrows in the Karakum Desert in: V. Fet, K. I. Atamuradov (eds). Biogeography and Ecology of Turkmenistan. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 389–402.

Krivokhatsky V. A. 1994. The ant-lion fauna (Neuroptera, Myrmeleontidae) of the Former Soviet Union. In: Fifth International Symposium of Neuropterology. Abstracts. Cairo, Egypt, p. 15.

1995

Кривохатский В. А. 1995. Насекомые сетчатокрылые (Neuroptera). В кн.: О. А. Скарлато (ред.). Каталог типовых экземпляров коллекции Зоологического института РАН. СПб.: Зоологический институт РАН, 18 с.

Krivokhatsky V. A. 1995. Antlions of the subgenus *Ganussa* (genus *Neuroleon*) from Middle Asia (Neuroptera: Myrmeleontidae). Zoosystematica Rossica **4** (2): 301–306.

Krivokhatsky V. A. 1995. *Isoleon amseli* (Hölzel, 1967), comb. n., with description of the larva (Neuroptera: Myrmeleontidae). Zoosystematica Rossica **4** (1): 155–158.

1996

Кривохатский В. А. 1996. Два новых вида палеарктических муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae). Энтомологическое обозрение **75** (3): 643–649. [Krivokhatskii V. A. 1996. Two new species of Palaearctic antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae). Entomological Review **76** (4): 523–528].

Кривохатский В. А., Аникин В. В. 1996. Муравьиные львы (Neuroptera, Myrmeleontidae) Нижнего Поволжья. Известия Харьковского энтомологического общества **3** (1–2): 52–61.

Нарчук Э. П., Кривохатский В. А. 1996. Необычная среда развития двукрылых насекомых (Diptera) – вредителей биологических коллекций. Зоологический журнал **75** (8): 1214–1219. [Narchuk E. P., Krivokhatskii V. A. 1996. Unusual substratum for development of dipteran insects (Diptera), biological collection pests. Entomological Review **76** (4): 446–450].

Krivokhatsky V. A. 1996. *Subgulina kerzhneri*, a new genus and species of antlion from Central Asia (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). In: M. Canard, H. Aspöck, M. W. Mansell (eds). Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology. Meeting: 2–6 May 1994, Cairo, Egypt, 1994. Toulouse, France: Privately printed, p. 313–318.

Krivokhatsky V. A., Emeljanov A. F., Lobanov A. L. 1996. The distribution of antlions in Mongolia (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). In: M. Canard, H. Aspöck, M. W. Mansell (eds). Pure and Applied Research in Neuropterology. Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology. Meeting: 2–6 May 1994, Cairo, Egypt. Toulouse, France: Privately printed, p. 147–159.

Krivokhatsky V. A., Zakharenko A. V. 1996. Notes on the antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae) of the Ryn-Desert, Western Kazakhstan. Известия Харьковского энтомологического общества **3** (1–2): 62.

1997

Кривохатский В. А. 1997. Новый и малоизвестные виды муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) из Индокитая. Энтомологическое обозрение **76** (3): 631–640. [Krivokhatskii V. A. 1997. Some little known and a new species of ant-lions (Neuroptera, Myrmeleontidae) from Indo-China. Entomological Review **77** (7): 807–814].

Кривохатский В. А., Пирюлин Д. Д. 1997. Состав, происхождение и современное изменение фауны муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) Приаралья. Зоологический журнал **76** (10): 1150–1159.

[Krivokhatsky V. A., Piryulin D. D. 1997. Composition, origin, and current changes of Myrmeleontidae (Neuroptera) fauna in the Aral Sea Region. Entomological Review **77** (9): 1191–1201].

Krivokhatsky V. A. 1997. New synonyms of Asian antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae). Zoosystematica Rossica **5** (2): 289–290.

1998

Кривохатский В. А. 1998. Зоогеография муравьиных львов Палеарктики (Neuroptera, Myrmeleontidae). Доклад на пятьдесят первом ежегодном чтении 3 апреля 1998 г. В кн: С. Ю. Синев (ред.). Чтения памяти Н. А. Холодковского, СПб., с. 3–90.

Кривохатский В. А. 1998. Муравьиные львы (Neuroptera, Myrmeleontidae) России – биоразнообразие и зоогеография. В кн.: Проблемы энтомологии в России. Т. 1. СПб., с. 215–216.

Кривохатский В. А. 1998. Отряд Сетчатокрылые – Neuroptera. В кн.: Красная книга Московской области. М.: Аргус, с. 151–154.

Кривохатский В. А. 1998. Сетчатокрылые семейств Myrmeleontidae и Ascalaphidae (Neuroptera) коллекции А. П. Федченко (Зоологический музей Московского государственного университета) в обработке Р. Мак-Лахлана. Энтомологическое обозрение **77** (2): 421–431. [Krivokhatskii V. A. 1998. Myrmeleontoid lacewings (Neuroptera: Myrmeleontidae, Ascalaphidae) from the A. P. Fedchenko collection (Zoological Museum, Moscow State University), identified by R. McLachlan. Entomological Review **78** (6): 682–690].

Кривохатский В. А., Овчинникова О. Г. 1998. Консорция горчака (*Acroptilon repens*). Проблемы энтомологии в России. Т. 1. СПб., с. 216–217.

Медведев Г. С., Кривохатский В. А. 1998. XI съезд Русского энтомологического общества, 23–26 сентября 1997 г., Санкт-Петербург. Энтомологическое обозрение **77** (3): 730–731.

Krivokhatsky V. A. 1998. Addition to the knowledge of the genus *Epacanthaclisis* Okamoto, 1910 (Neuroptera: Myrmeleontidae). Journal of Neuropterology **1**: 37–54.

Krivokhatsky V. A. 1998. On systematics and biogeography of the Palaearctic antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae). In: S. P. Panelius (ed.). Neuropterology 1997. (Proceedings of the Sixth International Symposium on Neuropterology, 13–16 July 1997, Helsinki). Acta Zoologica Fennica **209**: 25.

Kluge N. Yu., Krivokhatsky V. A. 1998. Neuroptera, Megaloptera, Stegoptera, Planipennia, etc. – where is a true name for the lacewings (Insecta). [Клюге Н. Ю., Кривохатский В. А. Neuroptera, Megaloptera, Stegoptera, Planipennia и др. – где же действительное научное название сетчатокрылых насекомых (Insecta). (Статья на английском языке с переводом названия и расширенным рефератом на русском языке на с. 12–15]. Известия Харьковского энтомологического общества **6** (1): 5–15.

1999

Кривохатский В. А. 1999. Зоогеографические исследования наземных насекомых. В кн.: Методологические проблемы развития зоологии. Тезисы докладов Международной конференции, посвященной 275-летию Российской академии наук. СПб., с. 40–43.

Кривохатский В. А. 1999. Муравьиные львы (Neuroptera, Myrmeleontidae) Палеарктики (морфология, классификация, зоогеография). Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН, 39 с.

Иванов В. Д., Кривохатский В. А. 1999. Насекомые и пауки Ленинградской области. Биоразнообразие Ленинградской области (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные). Труды СПб общества естествоиспытателей, серия 6, т. 2, с. 339–396. [Ivanov V. D., Krivokhatsky V. A. 1999. Insects and spiders of the Leningrad region. Biodiversity of the Leningrad region (Algae. Fungi. Lichens. Bryophytes. Invertebrates. Fishes and pisciformes). Transactions of St. Petersburg Naturalist Society, ser. 6, vol. 2, p. 339–396.]

Мир-Моайеди А., Захаренко А. В., Кривохатский В. А., Ясайи А. 1999. К фауне сетчатокрылых (Insecta: Neuroptera) национального парка Гулистан и провинции Керманшах (Иран). Известия Харьковского энтомологического общества **6** (2): 53–56.

2000

Кривохатский В. А., Емельянов А. Ф. 2000. Использование выделов общей биогеографии для частных зоогеографических исследований на примере палеарктической фауны муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae). Энтомологическое обозрение **79** (3): 557–578. [Krivokhatsky V. A., Emeljanov A. F. 2000. Use of general zoogeographical subdivisions in particular zoogeographical researches for the example of the Palaearctic antlion fauna (Neuroptera, Myrmeleontidae). Entomological Review **80** (9): 1042–1056].

Krivokhatsky V. A. 2000. Musculature of male genitalia of antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae). In: VII International Symposium on Neuropterology, Budapest, Hungary. Abstracts. Budapest, p. 24.

Krivokhatsky V. A. 2000. *Myrmecaelurus fedtschenkoi* McLachlan, 1875 (curently *Lopezus fedtschenkoi*) to have precedence over *Myrmeleon conspurcatum* Kolenati, 1857 (Case 2985). Bulletin of Zoological Nomenclature **57** (1): 7.

2001

Кривохатский В. А. 2001. Муравьиные львы (Neuroptera: Myrmeleontidae) Ульяновской области. Серия Природа Ульяновской области. Насекомые и паукообразные Ульяновской области. Вып. 9. Ульяновск, с. 82–83.

Кривохатский В. А. 2001. Сетчатокрылые. В кн.: Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. СПб.: Наука, с. 369–371, 764–767.

Белокобыльский С. А., Дианов М. Б., Кривохатский В. А., Лобанов А. Л., Медведев Г. С. 2002. Проект ZInsecta – информационная система по энтомологическим коллекциям в Интернете. В кн.: XII Съезд Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург. Тезисы докладов. СПб., с. 35.

Кривохатский В. А., Нарчук Э. П. 2001. Двукрылые (Diptera) – обитатели гнезд птиц в заповеднике «Лес на Ворскле». Энтомологическое обозрение **80** (2): 383–397. [Krivokhatskii V. A., Nartshuk E. P. 2001. Flies (Diptera) inhabiting bird nests in the «Forest on the Vorskla River» Nature Reserve (Belgorod Province, Russia). Entomological Review **81** (2): 177–187].

Медведев Г. С., Кривохатский В. А. 2001. 100 лет журналу «Энтомологическое обозрение». Энтомологическое обозрение **80** (4): 785–787. [Medvedev G. S., Krivokhatsky V. A. 2001. Centenary of "Entomologicheskoe Obozrenie" ("Entomological Review"). Entomological Review **81** (9): 1269–1270].

Нарчук Э. П., Кривохатский В. А. 2001. Консорции гнезд птиц: насекомые как компоненты гнездовых экосистем. В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 2000 г. Тезисы докладов Зоологического института РАН, с. 39–41. [Nartshuk E. P., Krivokhatsky V. A. 2001. Bird nest's consortia: insects as components of nest ecosystems. Zoological Session (Annual Reports 2000). Proceedings of the Zoological Institute RAS, vol. 289, p. 155–160].

Krivokhatsky V. A. 2001. *Myrmecaelurus fedtschenkoi* McLachlan, 1875, currently *Lopezus fedtschenkoi*: reversal of precedence relative to *Myrmeleon conspurcatum* Kolenati, 1857 (Neuroptera: Myrmeleontidae). Zoosystematica Rossica **9** (2): 439–441.

2002

Кривохатский В. А. 2002. Глава 6. Насекомые: **(**редактор тома и 77 авторских очерков, из них 18 в соавторстве (В. Д. Иванов, Б. М. Катаев, С. Ю. Кузнецов, Г. С. Медведев, Э. П. Нарчук, В. А. Рихтер)**).** В кн. Г. А. Носков (ред.). Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные. СПб.: Мир и Семья, с. 95–300.

Кривохатский В. А. 2002. Новые виды азиатских муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae). Энтомологическое обозрение **81** (4): 883–889. [Krivokhatsky V. A. 2002. New Asian species of ant-lions (Neuroptera, Myrmeleontidae). Entomological Review **82** (5): 558–562].

Кривохатский В. А. 2002. Русские названия насекомых. В кн.: XII Съезд Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 19–24 августа 2002 г. Тезисы докладов. СПб., с. 186.

Ильинский И. В., Кривохатский В. А., Кудерский Л. А., Носков Г. А. 2002. Введение. В кн. Г. А. Носков (ред.). Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные. СПб.: Мир и Семья, с. 9–16.

Кривохатский В. А., Громов А. В. 2002. Глава 4. Паукообразные. В кн. Г. А. Носков (ред.). Красная книга природы Ленинградской области. Т. 3. Животные. СПб.: Мир и Семья, с. 71–82.

Лобанов А. Л., Смирнов И. С., Дианов М. Б., Алимов А. Ф., Кирейчук А. Г., Кривохатский В. А. 2002. Российские зоологические базы данных в Интернете. В кн.: Труды Всероссийской научной конференции. «Научный сервис в сети ИНТЕРНЕТ», г. Новороссийск. М.: Издательство Московского университета, с. 51–53.

Krivokhatsky V. A. 2002. Some corrections to the paper "Use of general zoogeographical subdivisions in particular zoogeographical researches for the example of the Palaearctic antlion fauna (Neuroptera, Myrmeleontidae)" by V. A. Krivokhatsky and A. F. Emeljanov (Entomological Review **80** (9): 1042–1056). Entomological Review **81** (4): 430–431.

Krivokhatsky V. A. 2002. The musculature of male genitalia of antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae): first results of study. Acta Zoologica Hungarica **48** (2): 141–147.

2003

Кривохатский В. А. 2003. К номенклатуре некоторых палеарктических муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae). Энтомологическое обозрение **82** (1): 229–230. [Krivokhatsky V. A. 2003. To the nomenclature of some Palaearctic antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae. Entomological Review **83** (3): 300].

Кривохатский В. А., Аникин В.В., Овчинникова О. Г. 2003. К вопросу о редкости муравьиного льва *Distoleon tetragrammicus* (F.) (Neuroptera, Myrmeleontidae). Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Вып. 2. Саратов: Издательство Саратовского университета, с. 123–124.

Кривохатский В. А., Лобанов А. Л., Дианов М. Б. 2003. Интернет-коллекция муравьиных львов (Insecta, Neuroptera, Myrmeleontidae). В кн.: Информационные системы по биоразнообразию видов и экосистем. Научная программа и тезисы 4-го Международного симпозиума. СПб., с. 92–93.

Кривохатский В. А., Лобанов А. Л., Медведев Г. С., Белокобыльский С. А., Дианов М. Б., Смирнов И. С., Халиков Р. Г. 2003. Информационная система по энтомологическим коллекциям в Интернете. Труды Русского энтомологического общества, т. 74, с. 59–70.

Медведев Г. С., Богданова Е. Н., Кипятков В. Е., Князев А. Н., Кривохатский В. А., Кузнецова В. Г., Медведев С. Г., Михайлов К. Г., Нарчук Э. П., Песенко Ю. А., Резник С. Я., Селиховкин А. В., Семьянов В. П., Синёв С. Ю., Тобиас В. И. 2003. XII съезд Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург. Энтомологическое обозрение **82** (1): 231–246.

Пугачев О. Н., Смирнов И. С., Кривохатский В. А., Лобанов А. Л., Рысс А. Ю., Дианов М. Б. 2003. Информационная система по биоразнообразию России. В кн.: Информационные системы по биоразнообразию видов и экосистем. Научная программа и тезисы 4-го Международного симпозиума. СПб., с. 82–83. [Pugachev O. N., Smirnov I. S., Krivokhatsky V. A., Lobanov A. L., Ryss A. Y., Dianov M. B. 2003. Information system on the biodiversity of Russia. In: Information Systems on Biodiversity of Species & Ecosystems. Scientific program & abstracts. SPb., p. 81–82].

Смирнов И. С., Лобанов А. Л., Алимов А. Ф., Кривохатский В. А. 2003. RCDL Электронные коллекции Зоологического института РАН. В кн.: Электронные библиотеки: перспективные методы и технологии, электронные коллекции: Труды Пятой Всероссийской научной конференции RCDL. СПб.: НИИ химии СПбГУ, с. 275–278.

Смирнов И. С., Лобанов А. Л., Алимов А. Ф., Пугачев О. Н., Кривохатский В. А. 2003. Информационная система по биологическому разнообразию России. Научный сервис в сети ИНТЕРНЕТ. В кн.: Труды Всероссийской научной конференции. Новороссийск. М.: Издательство МГУ, с. 12–14.

2004

Кривохатский В. А. (ред.). 2004. Малощетинковые черви – Oligochaeta. В кн.: Г. А. Носков (ред.). Красная книга природы Санкт-Петербурга. СПб.: «Профессионал», с. 257–261.

Кривохатский В. А. 2004. (соавторы: В. В. Богатов, Я. И. Старобогатов, Я. С. Шапиро). Моллюски – Mollusca. В кн.: Г. А. Носков (ред.). Красная книга природы Санкт-Петербурга. СПб.: «Профессионал», с. 249–256.

Кривохатский В. А. (соавторы: В. Д. Иванов, Б. М. Катаев, Э. П. Нарчук, В. А. Рихтер). 2004. Насекомые – Insecta. В кн.: Г. А. Носков (ред.). Красная книга природы Санкт-Петербурга. СПб.: «Профессионал», с. 179–240.

Кривохатский В. А., Громов А. В. 2004. Паукообразные – Arachnida. В кн.: Г. А. Носков (ред.). Красная книга природы Санкт-Петербурга. СПб.: «Профессионал», с. 243–248.

Кривохатский В. А., Рохлецова А. В. 2004. Новые данные о сетчатокрылообразных (Neuroptera, Raphidioptera) Нижнего Поволжья. Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Вып. 3. Саратов: Издательство Саратовского университета, с. 36–39.

Ильинский И. В., Кривохатский В. А., Носков Г. А. 2004. Введение. В кн.: Г. А. Носков (ред.). Красная книга природы Санкт-Петербурга. СПб.: «Профессионал», с. 11–15.

2005

Кривохатский В. А. 2005. Памяти Александра Всеволодовича Захаренко (15.05.1948–23.09.2004). Кавказский энтомологический бюллетень **1** (1): 95.

Кривохатский В. А. 2005. (Рецензия). Л. Стэнге. Систематический каталог, библиография и классификация муравьиных львов мировой фауны (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). Энтомологическое обозрение **84** (2): 471–474. [Krivokhatsky V. A. 2005. L. Stange. A Systematic Catalog, Bibliography and Classification of the World Antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). (A review). Entomological Review **85** (4): 461–464].

Кривохатский В. А. 2005. Чернополосые морфы муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae). Энтомологическое обозрение **84** (1): 159–163. [Krivokhatsky V. A. 2005. Black-striped morphs of antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae). Entomological Review **85** (3): 236–243].

Медведев Г. С., Кирейчук А. Г., Кривохатский В. А. 2005. Памяти А. В. Захаренко (1948–2004). Энтомологическое обозрение **84** (2): 465–470. [Medvedev G. S., Kirejtshuk A. G., Krivokhatsky V. A. 2005. In memory of A. V. Zakharenko (1948–2004). Entomological Review **85** (8): 1013–1017].

2006

Кривохатский В. А. 2006. Изменчивость признака как признак, а также синдром, мода и архетип при реконструкции филогенеза сетчатокрылых (Insecta, Neuroptera). В кн.: Проблемы эволюционной морфологии животных. Тезисы международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения акад. А. В. Иванова. СПб., с. 66–69.

Кривохатский В. А. 2006. Новый научный журнал «Кавказский энтомологический бюллетень». Вестник Южного научного центра РАН **2** (1): 86.

Кривохатский В. А. 2006. В. Г. Мордкович «Основы биогеографии» (Рецензенты: М. Г. Сергеев, Ю. С. Равкин, И. А. Жирков. М.: Товарищество научных изданий КМК, 236). (Рецензия). Зоологический журнал **85** (6): 789–800.

Кривохатский В. А., Миронов А. Д. 2006. Утилитарная ценность биологического разнообразия рекреационных экосистем на примере Петергофского фонтанного парка. В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 2005 г. Тезисы докладов. СПб.: Зоологический институт, с. 20–21.

Пугачев О. Н., Алимов А. Ф., Лобанов А. Л., Кривохатский В. А., Смирнов И. С., Дианов М. Б. 2006. Первые итоги разработки информационной системы по биоразнообразию России (BIODIV-ZOODIV). В кн.: Информационные системы и WEB-порталы по разнообразию видов и экосистем. М.: КМК, с. 170–171. [Pugachev O. N., Alimov A. F., Lobanov A. L., Krivokhatsky V. A., Smirnov I. S., Dianov M. B. The first results of the development of the information system on biodiversity in Russia (BIODIV-ZOODIV). In: Information systems and WEB-portals on diversity of species & ecosystems. M.: KMK, p. 172–173].

Смирнов И. С., Лобанов А. Л., Алимов А. Ф., Пугачев О. Н., Кирейчук А. Г., Кривохатский В. А., Граничин О. Н., Вахитов А. Т. 2006. Зоологические электронные публикации: коллекции и идентификационные системы. В кн.: Интернет и современное общество. Труды IX Всероссийской объединенной конференции. 14–16 ноября 2006 г., Санкт-Петербург. СПб.: Санкт-Петербургский государственный университет, с. 115–118.

Krivokhatsky V. A., Mironov A. D. 2006. Utilitarian value of biodiversity in recreation ecosystems (by the example of Peterhof Park). Zoological Sessions (Annual Reports 2005) Proceedings of the Zoological Institute RAS, vol. 310, p. 99–106.

2007

Кривохатский В. А. 2007. Биоиндикация наземных экосистем по насекомым. В кн.: Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества. Краснодар, с. 174–176.

Кривохатский В. А. 2007. Краснокнижные насекомые на охраняемых территориях. В кн.: Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества. Краснодар, с. 173–174.

Кривохатский В. А. 2007. Отряд Сетчатокрылые – Neuroptera. В кн.: А. С. Замотайлов (ред.). Красная книга Краснодарского края (животные). Издание 2-е. Краснодар: Центр развития ПТР Краснодарского края, с. 109–116.

Кривохатский В. А., Нарчук Э. П. 2007. Сообщества двукрылых насекомых (Diptera) в норах подземной полевки *Microtus* (*Terricola*) *subterraneus* Sel.-Long. в заповеднике «Лес на Ворскле» (Белгородская область). Энтомологическое обозрение **86** (1): 100–103. [Krivokhatsky V. A., Nartshuk E. P. 2007. Assemblages of dipterans (Diptera) in burrows of the European pine vole *Microtus* (*Terricola*) *subterraneus* Sel.-Long. in the “Les na Vorskle (Forest on the Vorskla River)» Nature Reserve (Belgorod Province). Entomological Review **87** (2): 156–158. https://doi.org/10.1134/S0013873807020042].

Рохлецова А. В., Кривохатский В. А. 2007. К познанию фауны волго-уральских сетчатокрылых (Neuroptera). В кн.: Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Т. 5. Саратов: Издательство Саратовского университета, с. 23–30.

Смирнов И. С., Лобанов А. Л., Алимов А. Ф., Пугачев О. Н., Кривохатский В. А., Кирейчук А. Г., Воронина Е. П. 2007. Информационная система по биологическому разнообразию животных России в интернете. В кн.: Научный сервис в сети Интернет: многоядерный компьютерный мир. 15 лет РФФИ: Труды Всероссийской научной конференции (24–29 сентября 2007 г., г. Новороссийск) М.: Издательство МГУ, с. 293–295.

2008

Кривохатский В. А. 2008. Открытое письмо С. А. Рябову. В кн.: Н. И. Немов (ред.). Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. Сборник научных трудов. Отдельный выпуск 1. Тула, с. 97–98.

2009

Кривохатский В. А. 2009. Дискретность и спорадичность как свойства вида. В кн.: А. Ф. Алимов, С. Д. Степаньянц (ред.). Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций. СПб.: Зоологический институт РАН, Товарищество научных изданий КМК, с. 109–116. (Труды Зоологического института, т. 313; Приложение 1).

Кривохатский В. А. 2009. Златоглазка сокращенная. *Chrysopa abbreviata* Curtis, 1834. В кн.: Т. И. Варлыгина, В. А. Зубакин, Н. А. Соболев (ред.). Красная книга Московской области. 2-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 218.

Кривохатский В. А. 2009. Изменчивость признака как признак на примере жилкования пресекторального поля крыла у мирмелеонтоидных сетчатокрылых (Insecta, Neuroptera). Труды Санкт-Петербургского общества испытателей природы. Серия 1, **97** (2): 5–15.

Кривохатский В. А. 2009. Маллада желтолобая. *Mallada flavifrons* (Brauer, 1851). В кн.: Т. И. Варлыгина, В. А. Зубакин, Н. А. Соболев (ред.). Красная книга Московской области. 2-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 217.

Кривохатский В. А. 2009. Отряд Сетчатокрылые – Neuroptera. В кн.: Т. И. Варлыгина, В. А. Зубакин, Н. А. Соболев (ред.). Красная книга Московской области. 2-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 216–219.

Кривохатский В. А. 2009. Род Муравьиный лев *Myrmeleon* Linnaeus, 1767. В кн.: Т. И. Варлыгина, В. А. Зубакин, Н. А. Соболев (ред.). Красная книга Московской области. 2-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 219.

Кривохатский В. А., Волкова Л. Б., Соболев Н. А. 2009. Сизира темная. *Sisyra fuscata* (Fabricius, 1793). В кн.: Т. И. Варлыгина, В. А. Зубакин, Н. А. Соболев (ред.). Красная книга Московской области. 2-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, с. 216.

Кривохатский В. А., Овчинникова О. Г. 2009. Глеб Сергеевич Медведев. Страница памяти. Кавказский энтомологический бюллетень **5** (2): 141, 284.

2010

Болотова Н. Л., Ивантер Э. В., Кривохатский В. А. (ред.). 2010. Красная книга Вологодской области. Т. 3. Животные. Вологда, 215 с.

Кривохатский В. А., Овчинникова О. Г. 2010. Г. Ю. Любарский. История Зоологического музея МГУ. Идеи, люди, структуры. (Рецензия). Зоологический журнал **89** (10): 1277–1280.

Кривохатский В. А., Овчинникова О. Г. 2010. А. И. Шаталкин. «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка: взгляд из XXI века. (Рецензия). Труды Зоологического института РАН, т. 314, ч. 3, с. 357–359.

Смирнов И. С., Пугачев О. Н., Кирейчук А. Г., Дианов М. Б., Лобанов А. Л., Халиков Р. Г., Голиков А. А., Кривохатский В. А. 2010. Итоги и перспективы разработки информационной системы по биоразнообразию животных России (BIODIV-ZOODIV). В кн.: Труды 12 Всероссийской научной конференции «Электронные библиотеки: перспективные методы и технологии, электронные коллекции» RCDL. Казань, с. 461–464.

2011

Кривохатский В. А. 2011. Зоология и рядом. Виталий Танасийчук. Невероятная зоология. (Зоологические мифы и мистификации). М.: Товарищество научных изданий КМК. (Рецензия). Українська ентомофауністика **2** (2): 49–51.

Кривохатский В. А. 2011. Муравьиные львы (Neuroptera: Myrmeleontidae) России. СПб; М.: Товарищество научных изданий КМК, 334 с. (Определители по фауне, издаваемые Зоологическим институтом РАН, вып. 174).

Кривохатский В. А. 2011. Перспективы деятельности Русского энтомологического общества в XXI веке. В кн.: В. Е. Кипятков, Д. Л. Мусолин (ред.). Материалы международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». СПб., с. 78.

Кривохатский В. А., Овчинникова О. Г. 2011. Принцип провинциальности как основной в биогеографическом районировании. Энтомологическое обозрение **90** (4): 861–866. [Krivokhatsky V. A., Ovtshinnikova O. G. 2012. Provinciality as the main principle in biogeographic regionalization. Entomological Review **92** (2): 184–187. doi: 10.1134/S0013873812020078].

Кривохатский В. А., Овчинникова О. Г. 2011. Провинциальность – основной принцип биогеографии. В кн.: В. Е. Кипятков, Д. Л. Мусолин (ред.). Материалы международной научной конференции «Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке». СПб., с. 79.

Овчинникова О. Г., Кривохатский В. А. 2011. А. А. Стекольников. Морфологические принципы эволюции мускулатуры насекомых. СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета. (Рецензия). Энтомологическое обозрение **90** (3): 710–711.

2012

Кривохатский В. А. 2012. Муравьиный лев. Электронная книга. Экологический центр «Экосистема». [URL: http://ecosystema.ru/01welcome/articles/lions/index.htm] (дата обращения 10.11.2021).

Кривохатский В. А. 2012. Новые и интересные находки муравьиных львов (Neuroptera: Myrmeleontidae) в России. Эверсмания **29**–**30**: 40–41.

Кривохатский В. А., Ван Жилян, Ван Синли. 2012. Новые находки и новые синонимы муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) из Китая. Энтомологическое обозрение **91** (3): 569–582. [Krivokhatsky V. A., Wang Zhiliang, Wang Xinli. 2012. New records and new synonyms of antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae). Entomological Review **93** (5): 572–583. https://doi.org/10.1134/S0013873813050059].

Кривохатский В. А., Каверзина А. С. 2012. О необычном типе распространения у муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae). Кавказский энтомологический бюллетень **8** (2): 254–256. https://doi.org/10.23885/1814-3326-2012-8-2-254-256

Ильина Е. В., Кривохатский В. А. 2012. О фауне муравьиных львов (Neuroptera: Myrmeleontidae) Дагестана. Кавказский энтомологический бюллетень **8** (1): 159–160. https://doi.org/10.23885/1814-3326-2012-8-1-159-160

Михайлов К. Г., Кривохатский В. А. 2012. Материалы по фауне пауков (Arachnida: Aranei) Петергофского фонтанного парка. Вестник Пермского университета. Серия: биология **3**: 36–37.

Овчинникова О. Г., Кривохатский В. А. 2012. А. Х. Саулич. Энтомография к курсу лекций «Сезонные циклы насекомых». Изд-во СПБ. гос. ун-та (2007–2011 гг.). (Рецензия). Энтомологическое обозрение **91** (4): 890–891.

Селиховкин А. В., Белокобыльский С. А., Гапон Д. А., Горохов А. В., Князев А. Н., Коваль А. Г., Коротяев Б. А., Кривохатский В. А., Кузнецова В. Г., Лухтанов В. А., Медведев С. Г., Михайлов К. Г., Мусолин Д. Л., Овчинникова О. Г., Павлюшин В. А., Резник С. А., Русина Л. Ю., Шатров А. Б. 2012. XIV съезд Русского энтомологического общества, Санкт-Петербург. Энтомологическое обозрение **91** (4): 892–905.

Смирнов И. С., Лобанов А. Л., Пугачев О. Н., Кирейчук А. Г., Кривохатский В. А., Дианов М. Б., Халиков Р. Г., Голиков А. А., Воронина Е. П. 2012. От системы ЗООИНТ к системе ЗООДИВ. В кн.: Электронные библиотеки: перспективные методы и технологии, электронные коллекции. XIV Всероссийская научная конференция RCDL – 2012, Переславль-Залесский, 15–18 октября 2012 года. Труды конференции. Переславль-Залесский: Университет города Переславля, с. 241–246.

2013

Кривохатский В. А. (составитель). 2013. Приключение жизни Виктора Ивановича Мочульского, описанное им самим. М.: Товарищество научных изданий КМК, 261 с.

Плотников И. С., Сидоренко В. С., Кривохатский В. А. 2013. Зоогеографический анализ дрозофилид (Diptera, Drosophilidae) Палеарктики с описанием программы кластеризации провинциальных фаун. Энтомологическое обозрение **92** (1): 102–119. [Plotnikov I. S., Sidorenko V. C., Krivokhatsky V. A. 2013. Zoogeographic analysis of the Palaearctic fauna of fruit flies (Diptera, Drosophilidae) with description of clusterization software for provincial faunas. Entomological Review **93** (7): 831–843. https://doi.org/10.1134/S0013873813070051].

Krivokhatsky V. A. 2013. New and interesting antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae) in small collection from United Arab Emirates. Caucasian Entomological Bulletin **9** (1): 168–170. https://doi.org/10.23885/1814-3326-2013-9-1-168-170

2014

Аладин Н. В., Кривохатский В. А. 2014. Предисловие. В кн.: Д. Д. Пирюлин. Членистоногие временных водоемов и высохшего дна Аральского моря. СПб.: Зоологический институт РАН, с. 5.

Беляев Е. А., Кривохатский В. А., Фалькович М. И. 2014. Экологические и морфологические адаптации зимних пядениц *Cheimoptena pennigera* Danilevsky и *Desertobia nocturna* Viidalepp (Lepidoptera, Geometridae) к условиям суббореальной песчаной пустыни. Евразиатский энтомологический журнал **13** (6): 545–559.

Ильина Е. И., Хабиев Г. Н., Кривохатский В. А. 2014. Мирмелеонтоидные сетчатокрылые (Neuroptera: Myrmeleontidae, Ascalaphidae) Сарыкума и его окрестностей. Труды государственного природного заповедника «Дагестанский» **5**: 32–36.

Кривохатский В. А. 2014. М. В. Таращук, И. В. Бондаренко-Борисова, О. В. Безкровная, О. В. Старостенко. Ногохвостки (Collembola) в ландшафтах Украины. Донецк, 2013. 408 с. (Рецензия). Энтомологическое обозрение **93** (2): 474–475.

Кривохатский В. А., Шаповал Н. А., Шаповал А. П. 2014. Муравьиные львы (Neuroptera, Myrmeleontidae) в орнитологических ловушках на Куршской косе: трехвидовое сообщество с новым для науки видом.

Зоологический журнал **93** (1): 171–178. https://doi.org/10.7868/S0044513414010073 [Krivokhatsky V. A., Shapoval N. A., Shapoval A. P. 2014. Antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae) from ornithological traps on the Coronian Spit; a three-species community containing a new species. Entomological Review **94** (4): 605–612. https://doi.org/10.1134/S0013873814040137].

Khabiev G. N., Krivokhatsky V. A. 2014. Rare species of antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae) new for the fauna of Caucasian and Middle Asian countries. Zoosystematica Rossica **23** (1): 122–126. https://doi.org/10.31610/zsr/2014.23.1.122

Ovtshinnikova O. G., Wang Zhiliang, Ovchinnikov A. N., Wang Xinli, Krivokhatsky V. A. 2014. Description of the larva and biological notes on *Vermiophis taihangensis* Yang et Chen (Diptera: Vermileonidae) from China. Zootaxa **3790** (3): 487–494. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3790.3.7

2015

Кривохатский В. А. 2015. Описание самца *Nuglerus maculatus* (Navás, 1915) с замечаниями по составу рода *Nuglerus Navás*, 1912 (Neuroptera, Myrmeleontidae). Энтомологическое обозрение **94** (3): 698–704. [Krivokhatsky V. A. 2015. Description of the male of *Nuglerus maculatus* (Navás, 1915) with comments on the composition of the genus *Nuglerus* Navás, 1912 (Neuroptera, Myrmeleontidae). Entomological Review **95** (7): 931–936. https://doi.org/10.1134/S0013873815070106].

Кривохатский В. А., Добос Р., Хабиев Г. Н. 2015. Муравьиные львы и аскалафы (Neuroptera: Myrmeleontidae, Ascalaphidae) Киргизии. Энтомологическое обозрение **94** (4): 803–818. [Krivokhatsky V. A., Dobosz R., Khabiev G. N. 2016. Antlions and owlflies (Neuroptera: Myrmeleontidae, Ascalaphidae) of Kyrgyzstan. Entomological Review **95** (9): 1212–1224). https://doi.org/10.1134/S0013873815090092].

Кривохатский В. А., Прокопов Г. А. 2015. Бабочник колыванский. *Libelloides makaronius kolyvanensis* (Laxmann, 1842). В кн.: С. П. Иванов, А. В. Фатерыга (ред.). Красная книга Республики Крым. Животные. Издание второе, исправленное. Симферополь: ООО ИТ «Ариал», с. 142.

Кривохатский В. А., Прокопов Г. А. 2015. Дилар турецкий. *Dilar turcicus* Hagen, 1858. В кн.: С. П. Иванов, А. В. Фатерыга (ред.). Красная книга Республики Крым. Животные. Издание второе, исправленное. Симферополь: ООО ИТ «Ариал», с. 144.

Кривохатский В. А., Прокопов Г. А. 2015. Комаровка итальянская. *Bittacus italicus* (Müller, 1786). В кн.: С. П. Иванов, А. В. Фатерыга (ред.). Красная книга Республики Крым. Животные. Издание второе, исправленное. Симферополь: ООО ИТ «Ариал», с. 145.

Кривохатский В. А., Прокопов Г. А. 2015. Кривошпор западный. *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789). В кн.: С. П. Иванов, А. В. Фатерыга (ред.). Красная книга Республики Крым. Животные. Издание второе, исправленное. Симферополь: ООО ИТ «Ариал», с. 139.

Кривохатский В. А., Прокопов Г. А. 2015. Мантиспа штирийская. *Mantispa styriaca* (Poda, 1761). В кн.: С. П. Иванов, А. В. Фатерыга (ред.). Красная книга Республики Крым. Животные. Издание второе, исправленное. Симферополь: ООО ИТ «Ариал», с. 143.

Кривохатский В. А., Прокопов Г. А. 2015. Невролеон сходный. *Neuroleon microstenus* (Navás, 1911). В кн.: С. П. Иванов, А. В. Фатерыга (ред.). Красная книга Республики Крым. Животные. Издание второе, исправленное. Симферополь: ООО ИТ «Ариал», с. 140.

Кривохатский В. А., Прокопов Г. А. 2015. Шпорник бэтийский. *Synclisis baetica* (Rambur, 1842). В кн.: С. П. Иванов, А. В. Фатерыга (ред.). Красная книга Республики Крым. Животные. Издание второе, исправленное. Симферополь: ООО ИТ «Ариал», с. 141.

Кривохатский В. А., Хабиев Г. Н., Ильина Е. В. 2015. К фауне муравьиных львов (Neuroptera: Myrmeleontidae) острова Тюлений и низовий Кумы. Труды государственного природного заповедника Дагестанский **11** (11): 44–48.

Овчинникова О. Г., Кривохатский В. А. 2015. Памяти Веры Андреевны Рихтер (28.08.1936–7.02.2015). Кавказский энтомологический бюллетень **11** (1): 221–223.

Хабиев Г. Н., Ильина Е. В., Кривохатский В. А. 2015. Новый для участка «Сарыкумские барханы» вид муравьиных львов. Труды государственного природного заповедника Дагестанский **11** (11): 49–51.

Korotyaev B. A., Ovtshinnikova O. G., Krivokhatsky V. A. 2015. Suppl. material 3: Vera Andreevna Richter short obituary. Biodiversity Data Journal **3**: e4187 (20 Feb 2015). [url: http://bdj.pensoft.net/articles.php?id=4187] (дата обращения 10.11.2021).

Kuznetsova V. G, Khabiev G. N., Krivokhatsky V. A. 2015. Chromosome numbers in antlions (Myrmeleontidae) and owlflies (Ascalaphidae) (Insecta, Neuroptera). In: V. A. Lukhtanov, V. G. Kuznetsova, S. Grozeva, N. V. Golub (eds). Genetic and Cytogenetic Structure of Biological Diversity in Insects. ZooKeys **538**: 47–61. https://doi.org/10.3897/zookeys.538.6655

Mirmoayedi A., Krivokhatsky V. A., Dobosz R. 2015. Annotated check-list of the antlions of Iran (Neuroptera, Myrmeleontidae). Acta Entomologica Silesiana **23** (online 025): 1–16.

2016

Кривохатский В. А. 2016. Что и как охранять на юге России? Практическое соединение заповедного дела с сохранением видового разнообразия. Рецензия на книгу: Редкие беспозвоночные животные заповедника «Дагестанский» / Е. В. Ильина, А. Н. Полтавский, В. В. Тихонов, Н. Б. Винокуров, Г. Н. Хабиев. (Труды государственного заповедника «Дагестанский» Вып. 7). Махачкала: Алеф, 2014. 297 с. Наука Юга России (Вестник Южного научного центра) **12** (1): 112–114.

Кривохатский В. А., Аникин В. В., Астахов Д. М., Астахова А. С., Плотников И. С. 2016. Новые данные по распространению муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) Нижнего и Среднего Поволжья и анализ распространения локальных фаун. В кн.: Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Выпуск 13. Саратов: Саратовское отделение Русского энтомологического общества, с. 7–31.

Кривохатский В. А., Хабиев Г. Н., Ильина Е. В. 2016. К фауне муравьиных львов (Neuroptera: Myrmeleontidae) острова Тюлений и низовий Кумы. В кн.: Летопись природы. Материалы наблюдений и исследований в природных комплексах заповедника «Дагестанский» и федеральных заказников «Аграханский», «Самурский» и «Тляратинский» в 2015 году. Т. 16. Махачкала, с. 99–106.

Макаркин В. Н., Кривохатский В. А., Аверенский А. И. 2016. Златоглазки (Neuroptera: Chrysopidae) Якутии и Магаданской области (Россия) и северная граница распространения семейства. Кавказский энтомологический бюллетень **12** (2): 279–284. https://doi.org/10.23885/1814-3326-2016-12-2-279-284

Овчинникова О. Г., Кривохатский В. А., Каспарян Д. Р., Емельянов А. Ф., Коротяев Б. А. 2016. Памяти В. А. Рихтер (1936–2015). Энтомологическое обозрение **95** (1): 253–269.

Овчинникова О. Г., Кривохатский В. А., Нарчук Э. П. 2016. Памяти В. Н. Танасийчука (1928–2014). Энтомологическое обозрение **95** (3): 657–673.

Хабиев Г. Н., Ильина Е. В., Кривохатский В. А. 2016. Новый для участка «Сарыкумские барханы» вид муравьиных львов. В кн.: Летопись природы. Материалы наблюдений и исследований в природных комплексах заповедника «Дагестанский» и федеральных заказников «Аграханский», «Самурский» и «Тляратинский» в 2015 году. Т. 16. Махачкала, с. 107–110.

Хабиев Г. Н., Кривохатский В. А. 2016. Формирование фауны и охрана муравьиных львов федерального заповедника «Дагестанский». В кн.: Отчетная научная сессия по итогам работ 2015 г. Тезисы докладов. 12–14 апреля 2016 г. СПб.: Зоологический институт, с. 39–40.

Хабиев Г. Н., Кузнецова В. Г., Анохин Б. А., Кривохатский В. А. 2016. Цитогенетические особенности муравьиных львов и аскалафов (Neuroptera: Myrmeleontidae and Ascalaphidae). Бюллетень медицинских Интернет-конференций **6** (9) (Тема выпуска: VI международная конференция по кариосистематике беспозвоночных животных): 1529.

Черчесова С. К., Тесленко В. А, Кривохатский В. А., Дунаева Ю. А., Пржиборо А. А., 2016. Памяти Л. А. Жильцовой (1926–2015). Энтомологическое обозрение **95** (3): 674–698.

Dobosz R., Khabiev G. N., Krivokhatsky V. A. 2016. *Pseudomallada venosus* (Rambur, 1838) – a green lacewing new to Russia – and some new faunistic data on lacewings (Neuroptera: Chrysopidae, Hemerobiidae, Mantispidae) from Dagestan. Acta Entomologica Silesiana **24**: 139–144.

Ovtshinnikova O. G., Krivokhatsky V. A., Korotyaev B. A., O'Hara J. E. 2016. Vera Andreevna Richter (28 August 1936 – 7 February 2015). Studia Dipterologica **22** (1): 45–50.

Xingyue Liu, Krivokhatsky V. A., Samartseva J. V. 2016. Asian dobsonflies (Megaloptera, Corydalidae) of the collection of Zoological Institute of Russian Academy of Science, St. Petersburg. Russian Entomological Journal **25** (1): 59–63. https://doi.org/10.15298/rusentj.25.1.04

2017

Кривохатский В. А. 2017. Бабочник золотоволосый – *Libelloides macaronius* Scopoli, 1763. В кн.: А. С. Замотайлов, Ю. В. Лохман, Б. И. Вольфов (ред.). Красная книга Краснодарского края. Животные. III издание. Краснодар: Администрация Краснодарского края, с. 327–328.

Кривохатский В. А. 2017. Бабочник опалённый – *Libelloides hispanicus* (Rambur, 1842). В кн.: А. С. Замотайлов, Ю. В. Лохман, Б. И. Вольфов (ред.). Красная книга Краснодарского края. Животные. III издание. Краснодар: Администрация Краснодарского края, с. 328–329.

Кривохатский В. А. 2017. Дилар турецкий – *Dilar turcicus* Hagen, 1858. В кн.: А. С. Замотайлов, Ю. В. Лохман, Б. И. Вольфов (ред.). Красная книга Краснодарского края. Животные. III издание. Краснодар: Администрация Краснодарского края, с. 330–331.

Кривохатский В. А. 2017. Древесный лев пантеровидный – *Dendroleon pantherinus* (Fabricius, 1787). В кн.: А. С. Замотайлов, Ю. В. Лохман, Б. И. Вольфов (ред.). Красная книга Краснодарского края. Животные. III издание. Краснодар: Администрация Краснодарского края, с. 323–324.

Кривохатский В. А. 2017. Кривошпор западный – *Acanthaclisis occitanica* (Villers, 1789). В кн.: А. С. Замотайлов, Ю. В. Лохман, Б. И. Вольфов (ред.). Красная книга Краснодарского края. Животные. III издание. Краснодар: Администрация Краснодарского края, с. 324–325.

Кривохатский В. А. 2017. Пахучник элегантный – *Osmylus elegantissimus* Kozhanchikov, 1951. В кн.: А. С. Замотайлов, Ю. В. Лохман, Б. И. Вольфов (ред.). Красная книга Краснодарского края. Животные. III издание. Краснодар: Администрация Краснодарского края, с. 329–330.

Кривохатский В. А. 2017. Шпорник бэтийский – *Synclisis baetica* (Rambur, 1842). В кн.: А. С. Замотайлов, Ю. В. Лохман, Б. И. Вольфов (ред.). Красная книга Краснодарского края. Животные. III издание. Краснодар: Администрация Краснодарского края, с. 325–326.

Аникин В. В., Астахов Д. М., Астахова А. С., Кривохатский В. А., Плотников И. С., Ильина Е. В., Хабиев Г. Н. 2017. Сочетание методов и подходов в анализе распространения локальных энтомофаун. В кн.: А. В. Баркалов (ред.). XV Съезд Русского энтомологического общества. Россия, Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г. Материалы съезда. Новосибирск: издательство «Гарамонд», с. 22–23.

Астахов Д. М., Кривохатский В. А. 2017. Обзор ктырей рода *Polysarca* Schiner, 1866 (Diptera, Asilidae) Палеарктики с анализом их распространения. Энтомологическое обозрение **96** (2): 366–384. [Astakhov D. M., Krivokhatsky, V. A. 2017. A review of robber flies of the Palaearctic genus *Polysarca* Schiner, 1866 (Diptera, Asilidae) with analysis of their distribution. Entomological Review **97** (4): 523–541. https://doi.org/10.1134/S0013873817040145].

Ильина Е. В., Хабиев Г. Н., Кривохатский В. А. 2017. Популяционные ответы редких видов насекомых на природоохранные стратегии Юга России. В кн.: А. В. Баркалов (ред.). XV Съезд Русского энтомологического общества. Россия, Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г. Материалы съезда. Новосибирск: издательство «Гарамонд», с. 220–221.

Хабиев Г. Н., Кузнецова В. Г., Кривохатский В. А. 2017. Сравнительная цитогенетика высших таксонов муравьиных львов и аскалафов (Neuroptera: Myrmeleontidae, Ascalaphidae). В кн.: А. В. Баркалов (ред.). XV Съезд Русского энтомологического общества. Россия, Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г. Материалы съезда. Новосибирск: издательство «Гарамонд», с. 507–508.

Dobosz R., Krivokhatsky V., Wąsala R., Plewa R., Aladshvili N. 2017. New data on the occurrence of lacewings (Neuroptera) in Georgia. Acta Entomologica Silesiana **25** (002): 15–23.

Krivokhatsky V., Hajiesmailian A., Mirmoayedi A., Khabiev G., Dobosz R., Ostroverkhova M. 2017. *Palpares turcicus* Koçak, 1976 – new name for Iranian fauna and its place in the *P. libelluloides* species group (Neuroptera: Myrmeleontidae). Proceedings of the Zoological Institute **321** (4): 377–402.

2018

Кривохатский В. А. 2018. Бабка двупятнистая – *Epitheca bimaculata* Charpentier, 1825. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 225–226.

Кривохатский В. А. 2018. Бабочник колыванский – *Libelloides macaronius kolyvanensis* Laxmann, 1842. В кн.: И. В. Довгаль, В. В. Корженевский (ред.). Красная книга города Севастополя. 2018. Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя. Калининград; Севастополь: ИД «РОСТ-ДОАФК», с. 291.

Кривохатский В. А. 2018. Болотный паук – *Pardosa paludicola* (Clerck, 1757). В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 323.

Кривохатский В. А. 2018. Булавобрюх кольчатый – *Cordulegaster annulata* Latreille, 1805. В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон,с. 330.

Кривохатский В. А. 2018. Булавобрюх кольчатый – *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807). В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 224.

Кривохатский В. А. 2018. Вислокрылка траурная – *Sialis sordida* Klingstedt, 1932. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 255.

Кривохатский В. А. 2018. Дилар турецкий – *Dilar turcicus* Hagen, 1858. В кн.: И. В. Довгаль, В. В. Корженевский (ред.). Красная книга города Севастополя. Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя. Калининград; Севастополь: ИД «РОСТ-ДОАФК», с. 288.

Кривохатский В. А. 2018. Златоглазка медлительная белополосая – *Cunctochrysa albolineata* Killington, 1935. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 251–252.

Кривохатский В. А. 2018. Изогенус мутный – *Isogenus nubecula* Newman, 1833. В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 334.

Кривохатский В. А. 2018. Каемчатый охотник – *Dolomedes plantarius* (Clerck, 1757) В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 324.

Кривохатский В. А. 2018. Коромысло зеленое – *Aeschna viridis* Eversmann, 1835. В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 328.

Кривохатский В. А. 2018. Коромысло зеленое – *Aeschna viridis* Eversmann, 1835. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 223.

Кривохатский В. А. 2018. Крестовик угловатый – *Araneus angulatus* Clerck, 1757. В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 321.

Кривохатский В. А. 2018. Кривошпор западный – *Acanthaclisis occitanica* Villers, 1789. В кн.: И. В. Довгаль, В. В. Корженевский (ред.). Красная книга города Севастополя. Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя. Калининград; Севастополь: ИД «РОСТ-ДОАФК», с. 289.

Кривохатский В. А. 2018. Мантиспа штирийская – *Mantispa styriaca* Poda, 1761. В кн.: И. В. Довгаль, В. В. Корженевский (ред.). Красная книга города Севастополя. 2018. Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя. Калининград; Севастополь: ИД «РОСТ-ДОАФК», с. 292.

Кривохатский В. А. 2018. Муравьиный лев обыкновенный – *Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767. В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 358.

Кривохатский В. А. 2018. Муравьиный лев обыкновенный – *Myrmeleon formicarius* Linnaeus, 1767. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 254–255.

Кривохатский В. А. 2018. Невролеон сходный – *Neuroleon microstenus propinquus* Navás, 1911. В кн.: И. В. Довгаль, В. В. Корженевский (ред.). Красная книга города Севастополя. 2018. Главное управление природных ресурсов и экологии города Севастополя. Калининград; Севастополь: ИД «РОСТ-ДОАФК», с. 290.

Кривохатский В. А. 2018. Осмил желтоголовый – *Osmylus fulvicefalus* (Scopoli, 1763) [= *Osmylus chrysops* Linnaeus, 1767]. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 249–250.

Кривохатский В. А. 2018. Псектра двукрылая – *Psectra diptera* (Burmeister, 1839). В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 357.

Кривохатский В. А. 2018. Псектра двукрылая – *Psectra diptera* Burmeister, 1839. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 253.

Кривохатский В. А. 2018. Серпокрыл обыкновенный – *Drepanepteryx phalaenoides* (Linnaeus, 1758). В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 356.

Кривохатский В. А. 2018. Серпокрыл обыкновенный – *Drepanopteryx phalaenoides* Linnaeus, 1758. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 252–253.

Кривохатский В. А. 2018. Сизира тёмная – *Sisyra nigra* (Retzius, 1783). В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 250–251.

Кривохатский В. А. 2018. Стрелка вооруженная – *Coenagrion armatum* Charpentier, 1810. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 219.

Кривохатский В. А. 2018. Стрелка элегантная (Исхнура изящная) – *Ischnura elegans* Van der Linden, 1823. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 220.

Кривохатский В. А. 2018. Тэниоптерикс дымчатый – *Taeniopteryx nebulosa* (Linnaeus, 1758). В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 335.

Кривохатский В. А. 2018. Цикада горная – *Cicadetta montana* (Scopoli, 1772). В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 332.

Иванов В. Д., Кривохатский В. А. 2018. Ручейник бабочковидный – *Semblis phalaenoides* (Linnaeus, 1758). В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 359.

Иванов В. Д., Кривохатский В. А. 2018. Чешуерот европейский – *Lasiocephala basalis* (Kolenati, 1848). В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 360.

Керимова И. Г., Кривохатский В. А. 2018. Современный состав фауны муравьиных львов (Neuroptera: Myrmeleontidae) Азербайджана. Кавказский энтомологический бюллетень **14** (1): 55–66. https://doi.org/10.23885/1814-3326-2018-14-1-55-66

Кривохатский В. А., Багатуров М. Ф., Прокопов Г. А. 2018. Аскалафы (Neuroptera: Ascalaphidae) Крыма и близкие им таксоны из Западной Палеарктики. Кавказский энтомологический бюллетень **14** (Suppl.): 41–72. doi: 10.23885/18143326201814S4172

Кривохатский В. А., Медведев А. Ф. 2018. Коромысло арктическое – *Aeschna subarctica elisabethae* Djakonov, 1922. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 222.

Кривохатский В. А., Озерский П. В. 2018. Трещотка ширококрылая – *Bryodema tuberculata* (Fabricius, 1775). В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 331.

Кривохатский В. А., Пржиборо А. А. 2018. Дедка рогатый – *Ophiogomphus cecilia* Fourcroy, 1785. В кн.: Ю. Н. Бубличенко и др. (ред.). Красная книга Ленинградской области. Животные. СПб.: Папирус, с. 221–222.

Кривохатский В. А., Пржиборо А. А. 2018. Дедка рогатый – *Ophiogomphus cecilia* Fourcroy, 1785. В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 329.

Кривохатский В. А., Пржиборо А. А. 2018. Красотка блестящая – *Calopteryx splendens* Harris, 1782. В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 216–217.

Кривохатский В. А., Пржиборо А. А. Паук-серебрянка – *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1757). В кн.: Д. В. Гельтман и др. (ред.). Красная книга Санкт-Петербурга. Комитет по природопользованию, охране окружающей среды и обеспечению экологической безопасности, Ботанический институт им. В. Л. Комарова и др. СПб.: Дитон, с. 322.

Dobosz R., Japoshvili G., Krivokhatsky V., Wąsala R. 2018. Contributions to the knowledge of neuropterid insects (Neuropterida: Raphidioptera, Neuroptera) of Georgia (Sakartvelo). Part II. Acta Entomologica Silesiana **26** (006): 1–21. http://doi.org/10.5281/zenodo.1147632

Kerimova I. G., Krivokhatsky V. A. 2018. About fauna and distribution of owlflies (Neuroptera, Ascalaphidae) in Azerbaijan. In: International Artvin Symposium, Artvin 18–20 October. Turkey: Artvin Çoruh University, p. 33. [URL: https://ias.artvin.edu.tr/en/abstract-and-full-text-books]

Kerimova I. G., Krivokhatsky V. A. 2018. Current composition of the fauna of antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae) of Azerbaijan. Caucasian Entomological Bulletin **14** (1): 55–66. https://doi.org/10.23885/1814-3326-2018-14-1-55-66.

Кривохатский В. А., Багатуров М. Ф., Прокопов Г. А. 2018. Аскалафы (Neuroptera: Ascalaphidae) Крыма и близкие им таксоны из Западной Палеарктики. Кавказский энтомологический бюллетень **14** (приложение): 41–72. https://doi.org/10.23885/18143326201814S4172

2019

Кривохатский В. А. 2019. Об изменчивости двух видов аравийских мирмелеонтоидных сетчатокрылых (Neuroptera: Myrmeleontidae, Ascalaphidae). Энтомологическое обозрение **98** (1): 147–151. https://doi.org/10.1134/S036714451901012X [Krivokhatsky V. A. 2019. On variability of two Arabian myrmeleontoid lacewings (Neuroptera: Myrmeleontidae, Ascalaphidae). Entomological Review **99** (1): 78–81. https://doi.org/10.1134/S0013873819010111].

Кривохатский В. А. 2019. Рецензия на книгу И. А. Жиркова «Био-география» (М.: Товарищество научных изданий КМК. 2017. 568 с.). Зоологический журнал **98** (2): 230–237. doi.org/10.1134/S0044513419020090

Астахов Д. М., Астахова А. С., Кривохатский В. А. 2019. Использование ГИС-технологий в зоогеографическом районировании Прикаспия: учебно-методическое пособие для обучающихся по основной образовательной программе подготовки бакалавров. Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Волгоградский государственный университет», Институт естественных наук, Кафедра биологии. Волгоград: Издательство ВолГУ, 52 с.

Dobosz R., Krivokhatsky V. A. 2019. *Nemoptera sinuata* Olivier, 1811 (Neuroptera: Nemopteridae) – old new record for Russia. Russian Entomological Journal **28** (1): 64–65. https://doi.org/10.15298/rusentj.28.1.09

Hajiesmaeilian A., Shoushtari R. V., Mozaffarian F, Ebrahimi E., Krivokhatsky V. A. 2019. Discovery and description of the male *Echthromyrmex sehitlerolmez* Koçak & Kemal (Neuroptera: Myrmeleontidae) from Iran. Journal of Entomological Society of Iran **38** (4): 423–427. doi: 10.22117/jesi.2019.122800.1249

Kuznetsova V. G., Maryańska-Nadachowska A., Khabiev G. N., Karagyan G., Krivokhatsky V. A. 2019. Variation in the number of testicular follicles and ovarioles among 18 lacewing species of the families Myrmeleontidae, Ascalaphidae, and Nemopteridae (Insecta, Neuroptera, Myrmeleontiformia). ZooKeys **894**: 33–51. https://doi.org/10.3897/zookeys.894.47040

Nartshuk E. P., Krivokhatsky V. A., Evenhuis N. L. 2019. First record of a bee fly (Diptera, Bombyliidae) parasitic on antlions (Myrmeleontidae) in Russia. Russian Entomological Journal **28** (2): 189–191. https://doi.org/10.15298/rusentj.28.2.13

2020

Астахова Т. Д., Овчинникова О. Г., Кривохатский В. А., Сулейманова Г. М., Брехов О. Г. 2020. Памяти Дмитрия Михайловича Астахова (1987–2019). Энтомологическое обозрение **99** (2): 466–471. https://doi.org/10.31857/S0367144520020203

Krivokhatsky V. A., Kerimova I. G., Anikin V. V., Astakhov D. M.†, Astakhova A. S., Ilyina E. V., Plotnikov I. S., Samartseva J. V. 2020. Antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae) along the North Caspian shore; distributional analysis and zoogeographical division of Caspian coast of Russia. Biodiversitas **21** (1): 258–281. https://doi.org/10.13057/biodiv/d210134

2021

Кривохатский В. А. 2021 Обзор и анализ генезиса фауны муравьиных львов (Neuroptera, Myrmeleontidae) Мадагаскара по материалам коллекции Зоологического института в Санкт-Петербурге. Энтомологическое обозрение **100** (1): 111–145. https://doi.org/10.31857/S036714452101081

Kerimova I. G., Snegovaya N., Krivokhatsky V. A. 2021. Cohabitation of ant lions *Palpares libelluloides* (Linnaeus, 1764) and *P. turcicus* Koçak, 1976 (Neuroptera, Myrmeleontidae). Journal of the Entomological Research Society **23** (2): 179–186.

Krivokhatsky V. A., Ilyina E. V., Kerimova I. Contribution to the knowledge of antlions of the genus *Euroleon* Esben-Petersen, 1918 (Neuroptera: Myrmeleontidae) with new records and synonymy [Кривохатский В. А., Ильина Е. В., Керимова И. 2021. Вклад в познание муравьиных львов рода *Euroleon* Esben-Petersen, 1918 (Neuroptera: Myrmeleontidae) с новыми находками и синонимией. Резюме]. Кавказский энтомологический бюллетень **17** (2): 315–323. https://doi.org/10.23885/181433262021172-315323

СПИСОК ОТЧЕТОВ НИР В. А. КРИВОХАТСКОГО, ДЕПОНИРОВАННЫХ В ВИНИТИ И ИМЕЮЩИХ НОМЕРА ГОС. РЕГИСТРАЦИИ

Кривохатский В. А. (научн. рук.) 2009. Региональные фауны насекомых и их биогеографические особенности. Отчет о НИР. СПб.: ЗИН РАН. № госрегистрации 01200703080. 78 с.

Кривохатский В. А. (научн. рук.). 2013. Распространение насекомых и формирование их фаун в свете современной биогеографии. Отчет о НИР. СПб.: ЗИН РАН. № госрегистрации 01201051256. Инв. № 2008-2012. 154 с.

СПИСОК ГАЗЕТНЫХ И ЖУРНАЛЬНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ В. А. КРИВОХАТСКОГО

Чарджоуская правда. Орган Чарджоуского обкома КП Туркменистана и областного совета народных депутатов (2)

– № 74, 14 апреля 1979 г., с. 4. Пощадите маки! Л. Комарова, В. Кривохатский.
– № 86, 1 мая 1982 г., с. 4. Репетек и его гости. В. Кривохатский.

Призыв. Орган Борисовского райкома КПСС и районного совета народных депутатов Белгородской области (26)

– № 17, 4 февраля 1984 г., с. 3. Памятник прошлого. В. Кривохатский.
– № 20, 11 февраля 1984 г., с. 4. Кладовая для науки. В. Кривохатский.
– № 78, 26 июня 1984 г., с. 3. Примет музей гостей. В. Кривохатский.
– № 92, 28 июля 1984 г., с. 3. Научные проблемы заповедника. В. Кривохатский.
– № 153, 1 ноября 1984 г., с. 3. За бережное отношение к лесу. А. Максимов, В. Кривохатский.
– № 151, 17 декабря 1985 г., с. 2. Сохранить животный мир. В. Кривохатский.
– № 13, 30 января 1986 г., с. 2. Бурелом. В. Кривохатский.
– № 38, 29 марта 1986 г., с. 3. Муравей. В. Кривохатский.
– № 67, 5 июня 1986 г., с. 3. Зачем лишние хлопоты. В. Кривохатский.
– № 27, 5 марта 1987 г., с. 3. Добить еще живого. В. Кривохатский.
– № 43, 11 апреля 1987 г., с. 3. Где ты, кузнечик? В. Кривохатский.
– № 63, 23 мая 1987 г., с. 3. Красная книга. Биощит–87. В. Кривохатский.
– № 63, 23 мая 1987 г., с. 3. По научной программе. В. Анатольев.
– № 68, 4 июня 1987 г., с. 3. По экологической тропе. В. Кривохатский.
– № 22, 20 февраля 1988 г., с. 3. Новый режим. В. Кривохатский.
– № 48, 21 апреля 1988 г., с. 3. Весна в лесу. И. Тарасенко, В. Кривохатский.
– № 67, 4 июня 1988 г., с. 3. Этого могло не быть. В. Кривохатский.
– № 91, 30 июля 1988 г., с. 3. Витязь на распутье или современный вариант басни «Лебедь, рак и щука». В. Кривохатский.
– № 112, 17 сентября 1988 г., с .3. Рубка леса в заповеднике. В. Кривохатский.
– № 27, 28 февраля 1989 г., с. 3. Кадастр животного мира. В. Кривохатский.
– № 110, 12 сентября 1989 г., с. 3. Степь заповедная: Луганские степи. Провальская степь. Сальские степи. В. Кривохатский.
– № 111, 14 сентября 1989 г., с. 3. Степь заповедная: Приазовские степи. Манычские степи. Прикавказские степи. Кубанские степи. В. Кривохатский.
– № 144, 30 ноября 1989 г., с. 3. Амарант. В. Кривохатский.
– № 6, 13 января 1990 г., с. 3. О неотложных мерах. В. Кривохатский.
– № 27, 27 февраля 1990 г., с. 3. Полкопейки для заповедников. В. Кривохатский.

БИОГРАФИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ

Вечерний Ашхабад. Орган Ашхабадского городского комитета Компартии Туркменистана и Ашхабадского городского совета народных депутатов

– № 189, 28 сентября 1982 г., с. 3. Репетек – земля заповедная. Ж. Дорст.

Журнал «Вокруг света»

№ 2, 1983. Солнечный ветер. В. Лебедев. С. 42–48.

Призыв. Орган Борисовского райкома КПСС и районного совета народных депутатов Белгородской области

– № 102, 24 августа 1989 г., с. 3. И сердцем, и разумом. Ю. Петров.

Lacewing News 16. Newsletter of the International Association of Neuropterology No. 16, 2013. p. 2–4. Who is Who in Neuropterology. Victor A. Krivokhatsky.

Кривохатский В. А. 2021. На кордоне Кызыл-Джар. В кн.: Бадхызские архивы. Составители: Р. И. Горелова, В. Я. Фет. Памяти Юрия Константиновича Горелова (1931–2018). Издательство: Библиотека Университета Маршалла, Хантингтон, Западная Виргиния, США. Published by Marshall University Libraries, Huntington, West Virginia, USA. Том 1, с. 313–325.

ВИДЫ ЧЛЕНИСТОНОГИХ, НАЗВАННЫЕ В ЧЕСТЬ В. А. КРИВОХАТСКОГО

Gylippus (*Hemigylippus*) *krivokhatskyi* Gromov, 1998. Arachnida: Solifugae: Gylippidae.

Anomalobuthus krivochatskyi Teruel et al., 2018. Arachnida: Scorpiones: Buthidae.

Hottentotta krivokhatskyi Kovarik, Yagmur et Fet, 2019. Arachnida: Scorpiones: Buthidae.

Badkhyzembia krivokhatskyi Gorochov et Anisyutkin, 2006. Insecta: Embioptera: Paedembiidae.

Microchelonus krivokhatskyi Tobias, 2005. Insecta: Hymenoptera: Braconidae.

Neohercostomus krivokhatskii (Grichanov, 1999). Insecta: Diptera: Dolichopodidae.

Geron victolgae Zaitzev, 2004. Insecta: Diptera: Bombyliidae.